



HAL
open science

Apprentissage moteur chez les personnes jeunes et âgées : effet de l'imagerie motrice et de la stimulation transcrânienne à courant continu

Angele Metais

► **To cite this version:**

Angele Metais. Apprentissage moteur chez les personnes jeunes et âgées : effet de l'imagerie motrice et de la stimulation transcrânienne à courant continu. Neurosciences. Université Claude Bernard - Lyon I, 2023. Français. NNT : 2023LYO10232 . tel-04792675

HAL Id: tel-04792675

<https://theses.hal.science/tel-04792675v1>

Submitted on 20 Nov 2024

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.

**THESE de DOCTORAT DE
L'UNIVERSITE CLAUDE BERNARD LYON 1**

**Ecole Doctorale N° 205
Ecole doctorale interdisciplinaire Sciences-Santé - EDISS**

Discipline : Neurosciences comportementales

Soutenue publiquement le 21/11/2023, par :

Angèle Métais

**Apprentissage moteur chez les personnes
jeunes et âgées : effet de l'imagerie motrice et
de la stimulation transcrânienne à courant
continu**

Devant le jury composé de :

RODE Gilles , PU-PH, Université Lyon 1, UMR 5292 - CNRL	Président
PERREY Stéphane , PU, Université de Montpellier, IMT Mines Alès - EuroMov	Rapporteur
PERROCHON Anaïck , PU, Université de Limoges, UR 20217 - HAVAE	Rapporteur
RUFFINO Célia , MCF, Université de Franche-Comté Besançon, EA 4660 - C3	Examinatrice
TALLET Jessica , MCF, Université de Toulouse, ULE 1214 - ToNIC	Examinatrice
TOUSSAINT Lucette , PU, Université de Poitiers, UMR 7295 - CeRCA	Examinatrice
COLLET Christian , PU, Université Lyon 1, UR 7424 - LIBM	Directeur de thèse
SAIMPONT Arnaud , MCF, Université Lyon 1, UR 7424 - LIBM	Co-directeur de thèse
LEBON Florent , MCF, Université de Bourgogne Franche-Comté, U1093 - CAPS	Invité
XIE Jing , PH, HCL Lyon, UMR 529 - ISC-MJ	Invitée

RÉSUMÉ

L'autonomie d'une personne est tributaire de sa capacité à réaliser les activités de la vie quotidienne, notamment les actions séquentielles, qui font partie intégrante de notre motricité. Elles vont de mouvements des doigts tels que lacer ses chaussures, à des activités impliquant l'ensemble du corps, comme la danse. Ainsi, la préservation de ces habiletés motrices - fines et globales - sont nécessaires pour 1) conserver son indépendance 2) pratiquer des activités de loisirs, deux éléments clés favorisant un vieillissement réussi. L'apprentissage moteur séquentiel (APseq) est un processus par lequel une combinaison de mouvements distincts arrive à être effectuée avec aisance et fluidité après une pratique répétée. Il est principalement étudié à travers des paradigmes de mouvements des doigts (*finger tapping tasks*), qui examinent la manière dont nous acquérons, consolidons et retenons de nouvelles habiletés motrices.

L'objectif principal de cette thèse était d'étudier les effets de deux méthodes, l'imagerie motrice (IM) et la stimulation transcrânienne à courant continu (STCC), sur l'APseq d'habiletés motrices fines et globales, chez des individus jeunes et âgés. L'IM consiste en une simulation mentale des actions, tandis que la STCC est une stimulation cérébrale non invasive qui peut modifier l'excitabilité corticale. Leur association pourrait faciliter l'apprentissage.

Premièrement, nous avons appliqué le modèle classique de l'APseq de mouvements des doigts à l'APseq d'une tâche sollicitant l'ensemble du corps. Cette tâche a été apprise soit par pratique physique (PP ; *étude 1*), soit par pratique mentale basée sur l'IM (PIM ; *étude 2*), chez des individus jeunes (*études 1 et 2*) et âgés (*étude 5*). Dans l'ensemble, les performances étaient plus faibles chez les sujets âgés que chez les jeunes. Leur apprentissage, bien qu'altéré pour les mouvements fins, était préservé pour les mouvements globaux, en restant du niveau de celui des jeunes. Ces études apportent des éléments fondamentaux sur les processus d'acquisition et de consolidation des mouvements fins à globaux lors d'une courte période d'entraînement.

Deuxièmement, nous avons évalué l'effet de la PIM sur une seule session d'entraînement (*études 2,4,5*) ou plusieurs (*étude 3*), avec une population jeune (*études 2, 3 et 4*) et âgée (*études 3 et 5*), en comparaison ou en combinaison avec la PP (*études 4 et 5*). Dans l'ensemble, la PIM apporte des bénéfices variables. Dans certains cas, elle améliore la performance (*études 2 et 3, 5*). Dans d'autres, les résultats sont moins concluants, parfois même sans différence avec les groupes n'ayant pas suivi d'entraînement (*études 2 et 5*). L'effet de l'IM varie en fonction de l'individu, de la tâche et du temps de pratique. Elle n'est pas toujours bénéfique pour l'apprentissage lorsqu'elle est utilisée seule et/ou sur un entraînement court, que l'on soit jeune ou âgé. Lorsque la PIM est combinée à la PP, chez les sujets âgés, elle induit les mêmes bénéfices que l'entraînement physique seul, et devrait être privilégiée.

Enfin, nous avons testé l'application d'une STCC anodale sur M1, pendant ou après un entraînement mental ou physique de tâches de motricité fine ou globale, chez des individus jeunes et âgés. La STCC n'a pas amélioré les performances, que la stimulation ait été appliquée pendant (*étude 3*) ou après (*étude 5*) l'acquisition de ces tâches. Dans ce contexte, avec les paramètres employés et les échantillons de population examinés, la STCC anodale sur M1 n'apparaît pas efficace pour favoriser les apprentissages moteurs.

Mots clés. Apprentissage moteur séquentiel, acquisition, consolidation et rétention, imagerie motrice, stimulation transcrânienne à courant continu, habiletés motrices fines et globales, vieillissement.

ABSTRACT

Autonomy of the individuals is dependent on their ability to carry out daily-life activities, particularly sequential actions, which are an integral part of our motor skills. They range from finger movements such as tying your shoes to whole-body movements such as dancing. Therefore, developing and maintaining both fine and gross motor skills are necessary to 1) maintain independence and 2) engage in leisure activities, two crucial factors in successful aging. Motor sequence learning (MSL) is a process by which a combination of distinct movements comes to be performed with ease and fluidity after repeated practice. It is primarily investigated through finger tapping tasks, which examine how we acquire, consolidate, and retain new motor skills.

The main aim of this Doctoral dissertation was to study the effects of two methods, motor imagery (MI) and transcranial direct current stimulation (tDCS), on the MSL of fine and gross motor skills, in individuals young and old. MI consists of mental simulation of actions, while tDCS is a non-invasive brain stimulation that can modify cortical excitability. Their association could facilitate motor learning.

First, we applied the classical model of sequential finger movements learning to a whole-body task. This was learned either by physical (PP; *study 1*) or mental practice based on MI (MIP; *study 2*) in young (*studies 1 and 2*) and old (*study 5*) individuals. Overall, older participants exhibited lower performance than young people. Their learning, although impaired for fine movements was preserved for global movements, remaining at the level of that of young people. These studies provide fundamental insights into the acquisition and consolidation processes of fine to gross movements during a brief training period.

Second, we assessed the effect of MIP on a single training session (Studies 2, 4, 5) or multiple sessions (*study 3*) with a young (*studies 2, 3, and 4*) and elderly group (*Studies 3 and 5*), in comparison or in combination with PP (*studies 4 and 5*). Overall, MIP provided varied benefits. In some cases, it improved performance (*Studies 2 and 3, 5*). In others, the results were less conclusive, sometimes even with no difference from the groups that did not follow training (*studies 2 and 5*). The effect of MI varies depending of the individual, task and practice time. MI is not always a beneficial for learning, when used alone and/or for short training whether you are young or old. When MIP is combined with PP in the elderly, it induces the same benefits as physical training alone, and should be favored.

Finally, we tested the application of anodal tDCS over M1 during or after mental or physical training of fine or gross motor tasks in young and older adults. The tDCS did not improve performance, whether stimulation was applied during (*Study 3*) or after (*Study 5*) the learning of these tasks. In this context, with the parameters used and the population samples examined, anodal tDCS over M1 does not appear effective in promoting motor learning.

Keywords: Motor sequence learning, acquisition, consolidation and retention, motor imagery, transcranial direct current stimulation, fine and gross motor skills, aging.

REMERCIEMENTS

Je me permets de commencer par remercier mes deux rapporteurs, Stéphane Perrey et Anaïck Perrochon, qui ont accepté de passer en revue mon (très) long manuscrit. Par la même occasion, je tiens à remercier chaleureusement tous les membres du jury, à savoir Gilles Rode, Célia Ruffino et Jessica Tallet ainsi que Lucette Toussaint, pour avoir consenti à évaluer cette thèse. C'est pour moi une chance de bénéficier d'un jury aussi éminent et d'avoir l'occasion de partager ce travail avec vous. Je tiens à remercier également Florent Lebon qui a accepté de faire partie de mes CSI.

À mes directeurs,

Je tiens à vous exprimer ma plus sincère reconnaissance pour votre rôle fondamental en tant que directeur et co-directeur de ma thèse. J'ai eu la chance de travailler sous vos précieuses directions. Je vous remercie sincèrement de m'avoir fait confiance il y a quatre ans, dès le début de cette aventure académique. Merci d'avoir consacré vos mardis matin à nos réunions de thèse, moments constants d'enrichissement scientifique grâce à vos expertises. Christian, vos relectures attentives et vos commentaires constructifs ont grandement contribué à l'amélioration de ma recherche. Arnaud, votre sens du détail et votre expertise scientifique rigoureuse, ainsi que votre présence quotidienne et votre bienveillance m'ont profondément influencée en tant que chercheuse et enseignante. Au-delà du domaine scientifique, je suis ravie de partager avec vous la passion du ballon ovale, nos discussions animées sur ces sujets sont toujours un véritable plaisir. Si la France est en finale, nous irons voir le match ensemble !

Aux membres du CRC-VFC,

Je remercie toute l'équipe du CRC-VFC, en particulier Pierre Krolak-Salmon et Jing Xie, pour leur soutien dans le cadre des projets STIM et VASTIM. Karine, merci d'avoir consacré du temps à me former à la recherche clinique, et tes encouragements dans le recrutement « des volontaires sains âgés en bonne santé », une tâche qui n'était pas toujours facile à accomplir pendant ma thèse. Valérie, merci d'avoir toujours été réactive à mes moindres demandes et pour ton accueil toujours chaleureux et souriant.

À mes collègues,

Merci à toutes les personnes du laboratoire sont à chacune d'utiles conseillères. Ursula et Yoann, je vous remercie pour nos collaborations fructueuses. Alexandre, merci pour tes précieux conseils et d'être toujours une oreille attentive. Je tiens aussi à remercier l'ensemble des stagiaires qui ont travaillé à mes côtés et que j'ai eu la chance de co-encadrer. Lucile et Laurine, Youssif, Anaël, Uriel et Louise, Maëlys, puis Celya et Manon, j'espère que vous trouverez vos voies, dans la recherche, le domaine clinique ou ailleurs ! Merci aux doctorants, ceux qui ont déjà ouvert le bal des soutenances, et ceux vont soutenir leur thèse prochainement, ou plus lointainement. Que ce soit lors des séminaires, de nos expériences de laboratoire et même autour de nos pauses déjeuners, merci pour vos idées, vos commentaires et votre enthousiasme. Courage aux suivants, Jérémy et Guillaume vous êtes maintenant les anciens, et promis je me porte volontaire pour vos expériences. Matthias, tu es ma belle rencontre de ces derniers mois, merci pour ton soutien et d'avoir pris soin de mes plantes pendant mon exil de rédaction ! Thomas, merci pour l'organisation de ces événements docs' !

Aux participants, sans qui aucune de ces études n'aurait été possible.

À mes amis,

À Matthieu, Sophie et Mathilde, je tiens à vous remercier du fond du cœur pour avoir été des modèles à suivre, merci d'avoir si brillamment montré l'exemple.

Mathieu, bien que nous avons passé le concours de l'EDISS ensemble, tu as réussi à finaliser ta thèse bien avant moi. Ton incroyable capacité à jongler avec mille projets et ton acharnement au travail m'impressionnent. Je te souhaite tout le succès possible dans ton (tes) nouveau (x) projet (s).

Sophie, tu as été une collègue exemplaire, avec une détermination sans faille pour accomplir un travail impeccable. Tu as été mon modèle dans de nombreux domaines, de la mise en place de protocoles rigoureux à tes scripts R, et passant par ton manuscrit de thèse en BD. Depuis, tu es surtout devenue une amie avec qui je partage bien plus que le travail, la passion pour l'enseignement des neurosciences et de la « science bien faite ». Merci pour ton soutien tout au long de ma thèse, et aussi durant ces 42km genevois interminables ! J'ai vraiment hâte de partager de nouvelles aventures avec toi.

Mathilde, tu es et resteras l'une des plus belles rencontres que j'ai faites à Lyon, et je te remercie d'être une amie si extraordinaire. Merci de m'avoir poussé hors de ma zone de confort. Chaque excursion en ta compagnie que ce soit à vélo, à ski, dans l'eau, et surtout à pied, est un véritable bol d'air frais (parfois même glacial lorsque le thermomètre affiche -15 !). Chacun de ces petits moments est empreint d'une belle dose de joie.

Je ne peux pas terminer ces lignes, sans évoqué notre amour commun à toutes les trois pour la gastronomie et notre *team* « *Running to the Sky* ». Merci d'avoir tour à tour suivies, subies, menées et encouragées ces folles expériences de courses.

Gilles et Carole de m'avoir si bien accueilli durant ces quelques jours en montagne, et maintenant place aux séjours Normands !

À mes amis d'Oléron, et de toutes les côtes françaises. Jean-Phi merci d'avoir toujours les bons mots et d'assumer le rôle de coach personnel lors de nos sessions surf...à très vite, sur l'eau ! Loann, tu es toujours un rayon de soleil et nos échanges toujours légers, et j'espère te voir très bientôt, peu importe le continent sur lequel tu seras !

À mes Lulus, merci d'être toujours présentes après toutes ces belles années d'amitié, des bancs d'école partagés ou d'heures passées sous l'eau à observer les carreaux du fond la piscine sous la « bulle ».

À mes amis du lycée, pour qui je n'ai vraiment pas été assez présente, je m'en excuse. Noémie, je suis si fière de toi. Julien, toutes mes félicitations. Clémence, Félicie, Marie, Laura, Manon, Mattéo, Florian, Benjamin, j'espère tous vous revoir dans un avenir proche.

À mes BG d'IRHPM, Tiphaine, Val' et Valou, Chloë et Emeline, sans vous, je n'aurais jamais entrepris cette aventure. Nous avons grandi ensemble, tant sur le plan humain que professionnel, au cours de ces cinq années en STAPS. Nos traditionnels week-ends de retrouvailles sont précieux. Après Paris et Lyon, j'ai hâte d'être au prochain, à Nice ou à Mayotte qui sait ! Petite dédicace à Valentin, « Monsieur le Doyen », je suis ravie d'avoir partagé temporellement cette thèse avec toi, même à distance. Je te souhaite la meilleure des soutenances à venir !

À ma famille,

À mes parents, qui sont toujours présents pour nous. Merci pour les moments de répit que vous m'avez offert, qui m'ont permis de prendre du recul et de me ressourcer quand cela était nécessaire. Merci pour votre soutien indéfectible. Cyprien, ton innocence, ta bouille de petit gars maintenant ado. Le petit dernier, tu as l'avenir pour toi et peut-être qu'un jour tu liras cette thèse et tu comprendras. Nos échanges tennistiques ont été une véritable bouffée d'oxygène. Ambre, merci d'être toi. Tantôt littéraire, tantôt soigneur animalier, ton caractère fait ta force. Merci pour tes innombrables relectures (et tes maux de crânes associés) et les heures interminables où tu sais si bien m'écouter blablater. Merci à vous quatre d'avoir survécu aux discours interminables sur ma thèse sans vous plaindre (trop souvent) et d'accepter mes folies passagères.

PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS

Travaux expérimentaux associés à la thèse

Articles publiés

Metais A., Muller C.O., Boublay N., Breuil C., Guillot A., Daligault S., Di Rienzo F., Collet C., Krolak-Salmon P. & Saimpont A. (2022). Anodal STCC does not enhance the learning of the sequential finger-tapping task by motor imagery practice in healthy older adults. *Frontiers in Aging Neuroscience*, 14, 1060791 <https://doi.org/10.3389/fnagi.2022.1060791>. IF=4.8

Debarnot U., **Metais A.**, Digonet G., Freitas E., Blache Y. & Saimpont A. (2022) Sleep dependent consolidation of gross motor sequence learning with motor imagery. *Psychology of Sport and Exercise*, 61, 102216 <https://doi.org/10.1016/j.psychsport.2022.102216>. IF=5.1

Article accepté

Saimpont A., **Metais A.** & Collet C. (2023) Learning by motor imagery in older adults. *Aging (Albany NY)*. IF=5.96.

Articles soumis

Muller C.O., **Metais A.**, Breuil C., Boublay N., Di Rienzo F., Guillot A., Collet C., Krolak-Salmon P. & Saimpont A. (2023) Anodal STCC does not enhance the effects of motor imagery training of a sequential finger-tapping task in young adults. *Journal of Sports Sciences* IF= 3.9.

Communications en congrès associés à la thèse

Metais A., Goldet K., Xie J., Krolak-Salmon P., Collet C. & Saimpont A. (2023). Combinaison de l'imagerie motrice et la pratique physique pour l'apprentissage de séquences digitales vs locomotrices chez le sujet âgé. *20ème Congrès International de l'ACAPS Montpellier, novembre 2023 France*.

Debarnot U., **Metais A.**, Digonet G., Freitas E., Blache Y. & Saimpont A. (2023) Sleep dependent consolidation of gross motor sequence learning with motor imagery. *Meeting of the Laboratory for Sleep, Cognition and Consciousness Research, University of Salzburg, Février 2023*,

Metais A., Taza Y., Blache Y., Collet C. & Saimpont A. (2022) Motor sequence learning - Different effectors, similar processes. *31st Annual Meeting of the Society for Neural Control of Movement, juillet 2022, Dublin, Ireland*.

Vergnes-Blanquer L., Lascombes U., Collet C., **Metais A.** & Saimpont A. Effects of motor imagery on movement learning in the elderly. *Congrès NeuroSchool, Université Aix-Marseille, juin 2022, France*.

Lascombes U., Vergnes-Blanquer L., Collet C., **Metais A.** & Saimpont A. Event related desynchronization in the alpha band during mental or physical practice of finger tapping task. *Congrès NeuroSchool, Université Aix-Marseille, juin 2022, France*.

Metais A., Taza Y, Blache Y, Collet C, Saimpont A. (2021) Motor sequence learning – Different effectors, similar processes. *26^{ème} Journée Scientifique de l'EDISS, novembre 2021, France.*

Metais A., Muller C., Breuil C., Boublay N., Di Rienzo F., Guillot A., Collet C., Krolak-Salmon P., Saimpont A. (2021) Effects of motor imagery combined with STCC in the acquisition of a sequential finger tapping task in healthy young and older adults. *19^{ème} Congrès International de l'ACAPS Montpellier, octobre 2021 France.*

Metais A., Muller C., Breuil C., Boublay N., Di Rienzo F., Guillot A., Collet C., Krolak-Salmon P. & Saimpont A. (2021) Effet de l'imagerie motrice combinée à une stimulation transcrânienne à courant continu dans l'apprentissage d'une séquence motrice complexe chez des personnes âgées. *Journée d'étude sur le vieillissement 20-21 mai 2021, Lyon, France*

Muller C., Breuil C., Boublay N., **Metais A.**, Di Rienzo F., Guillot A., Collet C., Krolak-Salmon P. & Saimpont A. (2020) Effects of motor imagery and anodal transcranial direct current stimulation on motor sequence learning in healthy young adults. *7th International Conference on Non-invasive Brain Stimulation, 10-14 November 2020 • virtual*

Metais A., Muller C., Breuil C., Boublay N., Di Rienzo F., Guillot A., Collet C., Krolak-Salmon P. (2020) Effects of Anodal Transcranial direct current stimulation combined with motor imagery on motor sequence learning in healthy older adults. *7th International Conference on Non-invasive Brain Stimulation, 10-14 November 2020 • virtual*

Communications en séminaire

Metais A., The desynchronization of the sensorimotor rhythm is observed only during a movement realized physically? *Flash-talk, LIBM seminar, July 2022, Saint-Étienne, France.*

Metais A. & Bourion A. Sensorimotor Rhythm desynchronization during Imagery of a sequential finger tapping task in elderly people. *LIBM seminar, May 2022, Lyon, France*

Metais A., Dignonet G., Blache Y., Freitas E., Collet C., Saimpont A. & Debarnot U. Physical and mental learning of sequential footstep movements. *LIBM seminar, November 2021, Lyon, France.*

Metais A. Vieillesse, Apprentissage moteur, Stimulation cérébrale, Imagerie Motrice, VIASTIM projet, *séminaire CRC – VFC, Hôpital des Charpennes, mars 2021.*

Publications relatives à des travaux annexes ou antérieurs à la thèse

Debarnot U, **Metais A.**, Legrand M, Blache Y & Saimpont A. (*soumis*). Sequential motor learning transfer between the upper and lower limbs. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*.

Daneshgar-Pironneau S., Audiffren M., Benraïss A., **Metais A.**, André N. (*soumis*). Detrimental effect of mental fatigue on a time-to-exhaustion handgrip task: Control of effort engagement in the depleting and control tasks. *Journal of Sport and Exercise Psychology*;

Daneshgar-Pironneau S., Audiffren M., Benraïss A., **Metais A.**, André N. (2022) A Replication of the Ego-Depletion Effect: Control of Effort Engagement during the Depleting Task with EEG and ECG. *Conference 2022 APS annual convention*.

André N., Audiffren M., **Metais A.**, Mangin T. & Benraïss A. (2020). Prefrontal Theta Rhythm as an index of effortful activity. *Medicine and Science in Sports and Exercise. Conference Papers, July 2020*.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	16
CADRE THÉORIQUE	18
CHAPITRE 1 : L'APPRENTISSAGE MOTEUR.....	19
1. Vieillessement.....	20
1.1. Les tendances démographiques.....	20
1.2. Le vieillissement biologique.....	21
1.3. Vieillessement du système nerveux.....	23
2. Contrôle moteur : des théories aux processus neuronaux.....	26
2.1. Le mouvement volontaire : de l'intention à l'exécution.....	26
2.2. Contrôle moteur : détérioration et compensation liées au vieillissement.....	34
3. Apprentissage moteur.....	37
3.1. Définition.....	37
3.2. Les paradigmes de l'apprentissage moteur.....	39
4. Apprentissage moteur séquentiel.....	40
4.2. Les différentes phases de l'apprentissage séquentiel.....	41
4.3. Résultats comportementaux.....	43
4.4. Résultats neurophysiologiques.....	54
CHAPITRE 2 : L'IMAGERIE MOTRICE ET LA STIMULATION TRANSCRANIENNE A COURANT CONTINU	62
1. L'imagerie motrice	63
1.1. Aspects généraux et théoriques.....	63
1.2. Evaluations des capacités d'imagerie motrice.....	65
1.3. Apprentissage moteur séquentiel et imagerie motrice.....	75
2. La stimulation transcrânienne à courant continu.....	86
2.1. Aspects généraux.....	86
2.2. Apprentissage moteur séquentiel et stimulation transcrânienne à courant continu.....	93
2.3. Vieillessement.....	101
3. Imagerie motrice et stimulation transcrânienne à courant continu.....	106
3.1. Impact de la STCC combinée à l'IM sur la motricité fine.....	106
3.2. Impact de la STCC combinée à l'IM sur des tâches posturales.....	108
PROBLÉMATIQUES GÉNÉRALES	110
CONTRIBUTIONS EXPERIMENTALES.....	114
Etude 1 METTA	116
AVANT-PROPOS.....	116
ARTICLE 1. Motor sequence learning of fine and gross motor tasks.....	116
CONCLUSION.....	136
Etude 2 CONSOFEET.....	138

AVANT-PROPOS	138
ARTICLE 2. Sleep Dependent consolidation of gross motor sequence learning with motor imagery.	138
CONCLUSION.....	148
Etude 3 STIM.....	150
AVANT-PROPOS	150
ARTICLE 3a. Anodal tDCS does not enhance the effects of motor imagery training of sequential finger-tapping task in young adults.	150
ARTICLE 3b. Anodal tDCS does not enhance the learning of the sequential finger-tapping task by motor imagery practice in healthy older adults.	150
CONCLUSION.....	166
Etude 4 DESYNCH	170
INTRODUCTION	170
MATÉRIEL ET MÉTHODE.....	171
RÉSULTATS.....	175
CONCLUSION.....	176
Etude 5 VIASTIM	178
INTRODUCTION	178
MATÉRIEL ET MÉTHODE.....	179
RÉSULTATS.....	187
CONCLUSION.....	191
DISCUSSION GÉNÉRALE	194
1. De l'APseq de tâches de motricité fine à l'APseq de tâches de motricité globale.....	195
1.1. Un cadre méthodologique commun.....	195
1.2. Les caractéristiques de l'APseq de la tâche locomotrice répétée physiquement.	197
2. La pratique de l'imagerie motrice, comment et pour quels bénéfices ?.....	201
2.1. Effet d'une seule session de PIM.....	201
2.2. Pourquoi une grande variabilité des résultats ?.....	204
2.3. Quelles alternatives, comment améliorer les effets de la PIM ?.....	208
3. La STCC : pourquoi une absence d'effet ?.....	210
3.1. Moment de la stimulation : pendant ou après l'apprentissage, aucune influence observée.	210
3.2. L'intensité de stimulation était-elle assez importante ?.....	211
3.3. Est-ce que cibler M1 était la meilleure approche pour améliorer l'APseq ?.....	214
3.4. Autres facteurs.....	215
4. Conclusion.....	216
5. Perspectives.....	216
RÉFÉRENCES	218
ANNEXES.....	248

TABLE DES ABRÉVIATIONS

APseq : Apprentissage moteur séquentiel
BOLD : *Blood-Oxygen-Level Dependent*
DLE : Désynchronisation liée à l'évènement
EEG : Encéphalographie
GABA : Gamma-aminobutyrique
HM : Habiletés motrices
IM : Imagerie motrice
INSEE : Institut national des statistiques et des études économiques
IRM_f : Imagerie par résonance magnétique fonctionnelle
KVIQ : *Kinesthetic and visual Imagery Questionnaire*
PEM : Potentiel évoqué moteur
PIM : Pratique de l'imagerie motrice
PLT : Potentialisation à long terme
PP : Pratique physique
SFOT : *Sequential finger opposition task*
SFTT : *Sequential finger tapping task*
SFST : *Sequential footsteps task*
SLE : Synchronisation liée à l'évènement
STCC : Stimulation transcrânienne à courant continu
SVIPT : *Sequential Visual Isometric Pinch Task*
TEP : Tomographie par émission de positons
OMS : Organisation mondiale de la santé

Structures cérébrales.

AMS : Aire motrice supplémentaire
APM : Aire prémotrice
CPFdl : Cortex préfrontal dorsolatéral
C : Cervelet avec CC cortex cérébelleux et NC noyaux cérébelleux
CP : Cortex pariétal
CO : Cortex occipital
M1 : Cortex moteur primaire
NGC : Noyaux gris centraux
S1 : Cortex somatosensoriel primaire
S2 : Cortex somatosensoriel secondaire/ associatif.
SNC : Système Nerveux Central
SNP : Système Nerveux périphérique
ST_A : Striatum associatif
ST_S : Striatum sensorimoteur

TABLE DES ILLUSTRATIONS

Cadre théorique

Figure 1 Les tendances de développement probable tout au long de la vie.	21
Figure 2 Neuroanatomie du système nerveux.	22
Figure 3 Modifications morphologiques du système nerveux avec l'âge.	23
Figure 4 Illustration des quatre patterns majeurs d'activation cérébrale associés à l'âge.	25
Figure 5 Le vieillissement en bonne santé.	26
Figure 6 Élaboration d'un mouvement volontaire et contrôle sensoriel associé.	27
Figure 7 Implication des mémoires dans l'élaboration d'un mouvement volontaire.	28
Figure 8 Organisation somatotopique selon Penfield au niveau du gyrus moteur précentral.	31
Figure 9 Les modèles internes et les types de contrôle liés au mouvement volontaire.	32
Figure 10 Les voies sensorielles et motrices lors d'un mouvement volontaire.	33
Figure 11 Modèle de détérioration et compensation de la fonction motrice avec le vieillissement.	36
Figure 12 Classification des habiletés motrices.	38
Figure 13 Illustration des principaux paradigmes de l'apprentissage moteur séquentiel.	41
Figure 14 Modèle de Fitts-Posner sur l'apprentissage des habiletés motrices.	42
Figure 15 Les phases de l'apprentissage selon le modèle de Doyon.	43
Figure 16 Exemples de courbes d'acquisition lors d'une SFTT et d'une SRTT explicites.	44
Figure 17 Pattern caractéristique des temps de réaction lors de tâches séquentielles.	45
Figure 18 Les processus de consolidation.	47
Figure 19 Exemples de consolidation d'une SFTT chez des personnes jeunes et âgées.	47
Figure 20 Comparaison d'une SFTT classique et adaptée chez des personnes jeunes et âgées.	49
Figure 21 Tâches séquentielles de mouvements impliquant l'ensemble du corps.	51
Figure 22 Exemples de consolidation des tâches séquentielles de motricité globale.	52
Figure 23 La potentialisation à long terme.	55
Figure 24 Implication des réseaux neuronaux engagés dans l'APseq.	57
Figure 25 Cartes motrices des fléchisseurs et extenseurs des doigts lors d'un apprentissage au piano.	60
Figure 26 Représentation d'un mouvement volontaire et implication des modèles internes.	64
Figure 27 Similitude temporelle entre l'IM et l'exécution pour des tâches de motricité fine et globale.	68
Figure 28 Les réseaux neuronaux de l'imagerie motrice et l'exécution d'une SFTT.	69
Figure 29 Désynchronisation liée à l'évènement.	72
Figure 30 Désynchronisation liée à l'évènement durant l'IM et effets de la complexité de la tâche et de la modalité d'exécution du mouvement sur les signatures de désynchronisation.	72
Figure 31 Évolution de la désynchronisation lors de la PP et la PIM chez des personnes jeunes et des âgées lors d'une tâche de rétrocontrôle biologique.	73
Figure 32 Paramètres des mouvements améliorés lors de l'apprentissage par imagerie motrice.	75
Figure 33 Pratiques d'imagerie motrice et physique : similarités dans les performances.	77
Figure 34 Illustrations des effets de la PIM sur l'APseq chez les personnes âgées.	78

Figure 35 Acquisition, consolidation et rétention d'une SFOT après un entraînement multisession par imagerie motrice chez des jeunes.	79
Figure 36 Effets de primauté de la PIM avant la PP.	80
Figure 37 Cartes motrices des muscles de la main lors d'un apprentissage au piano par PIM ou PP.	83
Figure 38 Plasticité cérébrale induite par la PIM, la PP et la PIM+PP chez des personnes âgées.	84
Figure 39 Les techniques de stimulation électrique transcrânienne non invasive.	86
Figure 40 La STCC et ses différents montages d'électrodes.	87
Figure 41 Perméabilité et focalisation du courant - Modèle de diffusion pour la STCC.	88
Figure 42 Modèle hypothétique des mécanismes de la STCC appliquée aux neurones corticaux de M1.	90
Figure 43 Excitabilité corticale après une STCC de 1mA pendant 5 minutes.	91
Figure 44 Les moments d'application de la STCC par rapport à l'entraînement.	94
Figure 45 Effet de différentes intensités de STCC anodale sur l'apprentissage d'une SFTT.	95
Figure 46 Effet d'une STCC anodale sur l'acquisition et la consolidation d'une tâche d'équilibre.	97
Figure 47 Courbes et gains d'apprentissage d'une SVIPT pour les groupes de STCC anodale et placebo pour les 30 blocs d'entraînements sur 5 jours.	98
Figure 48 Interactions potentielles entre la STCC et les phases d'apprentissage moteur.	99
Figure 49 Effets de la STCC combinée à l'apprentissage d'une SFTT.	103
Figure 50 Effets de 5 jours d'intervention d'une STCC sur l'apprentissage d'une SRTT.	104
Figure 51 Effet de la combinaison d'une STCC et d'une PIM sur l'apprentissage de tâches manuelles.	107
Figure 52 Problématiques générales – Objectifs des différentes études.	111

Contributions expérimentales

Figure 53 Performances physiques et imaginées chez les jeunes et les âgées lors de la session.	167
Figure 54 Similitudes et différences dans les tâches séquentielles utilisées.	196

Discussion générale

Figure 55 Synthèse des courbes d'apprentissage chez les participants jeunes et âgés lors de la SFTT et de la tâche locomotrice.	199
Figure 56 Synthèse des évolutions des performances en ligne et hors ligne chez les participants jeunes et âgés lors de l'apprentissage de la SFTT et de la tâche locomotrice	200
Figure 57 Synthèse des effets de la PIM en ligne et hors ligne chez les participants jeunes et âgés lors de l'apprentissage des deux tâches séquentielles étudiées.	201
Figure 58 Synthèse des effets de la PIM+PP en ligne et hors ligne chez les participants âgés lors de l'apprentissage d'une SFTT et d'une tâche locomotrice.	209
Figure 59 Synthèse des effets comportementaux généralement retrouvés en fonction des moments d'application de la STCC par rapport à l'entraînement en PP ou en PIM	211

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les données de l'institut nationale des études démographiques prévoient que d'ici à 2040 près de 25% de la population française aura au moins 65 ans, et leur part pourrait atteindre 28,9% en 2070. Cette tendance positive est attribuée aux avancées médicales, socio-économiques et aux changements d'habitudes de vie, qui ont contribué à une augmentation de l'espérance de vie, à 85,2 ans pour les femmes et 79,3 ans pour les hommes en 2022. Cependant, malgré ces progrès, l'espérance de vie en bonne santé reste significativement inférieure, avec seulement 67 ans pour les femmes et 65,6 ans pour les hommes, soulignant la nécessité de se concentrer sur le « *bien vieillir* ». Et, dans cette quête de « *vieillir vieux mais vieillir mieux* », être physiquement actif permet de ralentir voire d'arrêter la progression de certaines pathologies liées au vieillissement. Ainsi, il est donc essentiel de maintenir une activité physique, d'adapter les mouvements déjà acquis et de continuer d'apprendre de nouvelles habiletés motrices. Pour cela, il est important de trouver des méthodes d'apprentissage répondant aux caractéristiques d'une population vieillissante tout en conciliant efficacité et accessibilité. La thématique principale de ce manuscrit de thèse porte sur l'optimisation et/ou le maintien de l'apprentissage d'habiletés motrices chez une population jeune et âgée.

Pour retenir les habiletés motrices en mémoire et les y maintenir, il faut d'abord les acquérir puis les consolider. Notre travail s'intéresse tout particulièrement à l'apprentissage moteur séquentiel, qui est un processus par lequel une combinaison de mouvements distincts arrive à être effectuée avec aisance et fluidité après une pratique répétée. Expérimentalement, ces mouvements séquentiels sont habituellement étudiés avec des tâches de tapotement des doigts (*finger tapping task*). Nous avons ici utilisé les connaissances établies par ces paradigmes et les avons étendues à de nouveaux mouvements séquentiels de l'ensemble du corps. Lorsque l'on apprend un nouveau mouvement, l'entraînement, ou pratique, consiste, le plus souvent, en sa répétition. Elle engendre une plasticité cérébrale, c'est-à-dire une réorganisation au niveau du cortex moteur, qui se traduit par une augmentation des performances motrices au niveau comportemental. Cependant, les multiples sollicitations de la pratique physique peuvent être fatigantes et entraîner des douleurs chroniques ou une faiblesse musculaire voire des blessures, en particulier chez un public âgé présentant des problèmes ostéo-articulaires. Dans ces cas-là, la pratique peut devenir plus difficile, exigeante et inconfortable. L'imagerie motrice favorise aussi la plasticité cérébrale et facilite l'apprentissage lorsqu'elle est associée au mouvement. C'est une simulation mentale des actions, sans leur exécution effective. La pratique de l'imagerie motrice (le fait de répéter mentalement une action) a un intérêt particulier avec un public vieillissant, lorsque la possibilité de réaliser physiquement des mouvements devient limitée. La stimulation transcrânienne à

courant continu, quant à elle, est une forme de stimulation cérébrale non invasive qui permet de modifier l'excitabilité corticale. Appliquée au cortex moteur, une stimulation électrique anodale peut faciliter l'apprentissage et augmenter les performances motrices. Bien qu'utilisée depuis une quinzaine d'années expérimentalement, de nombreuses interrogations restent en suspens, et notamment, ses effets associés avec l'imagerie motrice et la pratique réelle. Son application sur des cerveaux âgés reste à préciser.

L'objectif de cette thèse est de comprendre comment interagissent ces méthodes de stimulation, censées induire la plasticité cérébrale lors d'un apprentissage moteur. Ce travail s'intéresse plus particulièrement à développer les connaissances sur l'imagerie motrice, combinée ou non à une stimulation transcrânienne à courant continu, pour faciliter les apprentissages moteurs séquentiels chez des sujets jeunes et âgés.

La *première partie* présente le cadre théorique en examinant l'influence du vieillissement sur deux aspects essentiels pour maintenir l'autonomie ; le contrôle moteur et l'apprentissage séquentiel, dans le chapitre 1. Ensuite, dans le chapitre 2, l'attention est portée sur la pratique de l'imagerie motrice et la stimulation transcrânienne à courant continu avec leur rôle potentiel facilitant l'apprentissage moteur chez des individus jeunes et vieillissants.

La *seconde partie* détaille les cinq études expérimentales. Des éléments de généralisation de tâches motrices fines à des tâches plus globales (impliquant l'ensemble du corps), apprises par pratique physique ou par imagerie motrice, sont apportés. Les interactions entre l'entraînement par imagerie motrice et la stimulation transcrânienne à courant continu, sont également explorées.

Enfin, dans une *troisième partie*, nous résumerons les principaux résultats expérimentaux au cœur d'une discussion générale. Enfin, nous aborderons les applications possibles à court et moyen termes, puis les perspectives futures.

CADRE THÉORIQUE

Chapitre 1 : L'apprentissage moteur

Préambule - La motricité pour tous -

Les Jeux Olympiques d'été Paris 2024 sont tout proches, et les 32 sports au programme stimulent notre imagination. À l'instar du surf, du skateboard et l'escalade sportive, qui ont fait leurs débuts olympiques à Tokyo 2020, le breaking, la forme compétitive du break-dance, est la nouvelle discipline de cette olympiade. A votre niveau de sportif du dimanche, vous rêvez aussi de réaliser des jeux de jambes, des pirouettes arrières et des rotations sur la tête ! Mais comment réalisons-nous de tels mouvements ? Comment les apprenons-nous ? Comment sont-ils contrôlés, appris, mémorisés ? Loin du sport de performance pratiqué par des sportifs élites, une des missions de Paris 2024 est de promouvoir la pratique physique dans la vie des Français avec des objectifs de santé et de bien-être. Il faut stimuler l'engouement dès le plus jeune âge, favoriser le développement et le maintien des capacités motrices de tous et tout au long de la vie, et lutter contre le déclin des aptitudes physiques. Car si les problèmes de mémoire - oublier ses rendez-vous, égarer ses clefs, ne plus se souvenir du titre du bouquin lu hier - sont au cœur des préoccupations des personnes âgées, ils sont également associés à une prévalence accrue des troubles de la motricité. Ces troubles ont des répercussions significatives sur la mobilité et l'autonomie fonctionnelle et préfigurent des effets délétères pour la santé. Et si toutes les générations participaient aux entraînements de break-dance ? ... attention, prêt, partez !

Extrait et modifié de paris2024.org

Dans ce chapitre, nous nous intéresserons au vieillissement et à ses conséquences sur la motricité, en intégrant les concepts clés du contrôle moteur notamment ceux issus des théories cognitivistes. Ensuite, nous nous concentrons sur l'apprentissage moteur séquentiel (APseq), une capacité qui permet d'acquérir des habiletés motrices (HM) sous forme de séquences de mouvements. Nous analyserons ses différentes phases sous deux angles complémentaires. D'abord, nous examinerons les aspects comportementaux, en étudiant comment les personnes jeunes et âgées assimilent et retiennent les séquences de mouvements. Ensuite, nous considérerons son aspect neurophysiologique, en examinant les processus cérébraux sous-jacents qui expliquent cette capacité à différents âges.

1. Vieillessement.

1.1. Les tendances démographiques.

En janvier 2023, en France, les personnes âgées de plus de 65 ans représentaient 21,5% de la population. Selon les projections de l'institut national d'études démographiques, cette proportion devrait atteindre 26,5% d'ici à 2040, et potentiellement 28,9% en 2070. Malheureusement, l'augmentation de la longévité ne s'accompagne pas systématiquement d'une bonne santé. Elle est plutôt associée à une plus grande prévalence de maladies chroniques et de problèmes de santé. L'espérance de vie sans incapacité, c'est-à-dire sans limitations dans les activités quotidiennes, est un meilleur indicateur de la qualité des années de vie. La nécessité de mieux appréhender le vieillissement est devenue une urgence de santé publique et socio-économique, reconnue par l'organisation mondiale de la santé (OMS), qui a mis en place deux plans d'action depuis 2016 : la *Stratégie et plan d'action mondiaux sur le vieillissement et la santé 2016-2020*, puis le plan *Décennie pour le vieillissement en bonne santé 2021-2030*.

Qu'est qu'une personne « sénior » ?

Selon l'INSEE, les populations âgées sont classées dans catégories allant de 65 à 74 ans, 75 à 84 ans, et 85 ans et plus. Dans de nombreux pays occidentaux, l'âge de 65 ans est souvent considéré comme une référence pour définir le statut de sénior en raison de l'âge de la retraite. Dans les études scientifiques, les personnes jeunes sont considérées entre 18 et 35 ans. Les populations plus âgées sont subdivisées en trois catégories : les jeunes âgés (55-65 ans), les personnes âgées (65-80 ans) et les très âgés (plus de 80 ans). Dans cette thèse, les catégories jeunes et âgées iront respectivement de 18 à 30 ans et de 65 à 80 ans.

À partir de quel âge, l'être humain vieillit-il ?

Les capacités cognitives et motrices suivent une forme de courbe en U inversé, augmentant pendant l'enfance et l'âge adulte, puis diminuant chez les personnes âgées. Trois trajectoires du

vieillessement peuvent être observées : normale, pathologique et réussie¹ (Fig.1). Elles varient d'un individu à l'autre : des personnes de même âge chronologique peuvent présenter des déclinés différents. Il faut alors distinguer l'âge biologique, qui représente les changements réels de l'organisme, de l'âge chronologique, qui représente l'âge civil, le simple passage du temps.

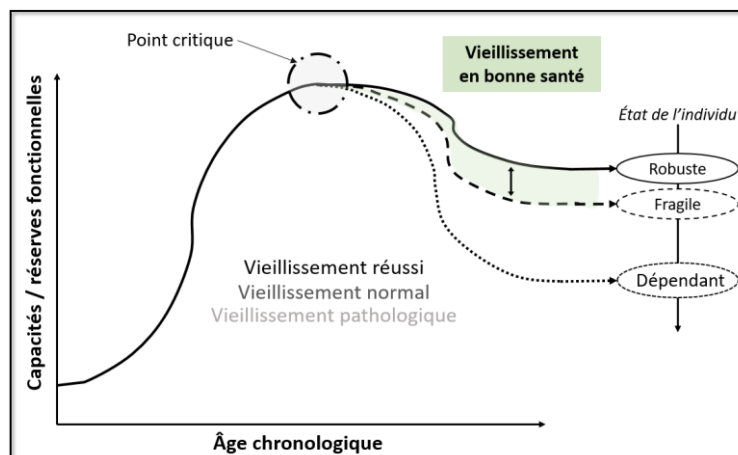


Figure 1 | Les tendances de développement probable tout au long de la vie.

Le vieillissement **normal** est le processus biologique naturel sans maladies associées, caractérisé par des changements attendus d'ordre neurologique, physiologique, psychologique et social, sans détérioration de la qualité de vie ou de l'autonomie. Le vieillissement **pathologique** est caractérisé par des comorbidités, entraînant un déclin significatif des capacités fonctionnelles, indépendamment des modifications typiques liées au vieillissement normal. Le vieillissement **réussi** est qualifié de « positif » ou « d'actif ». Il intègre des éléments tel que la santé physique et mentale, l'apprentissage de nouvelles connaissances et la réalisation de nouveaux défis. Il inclus aussi des caractéristiques psychologiques : l'autonomie perçue, l'indépendance et l'estime de soi, la satisfaction de vie ainsi que la participation sociale (Bowling & Dieppe, 2005; Lowry et al., 2012). En cas de vieillissement réussi, l'individu sera qualifié de « **robuste** », tandis que s'il est pathologique, il conduira à un état « **dépendant** ». Cet état est associé à une forte détérioration de la qualité de vie et de l'autonomie. L'état intermédiaire est qualifié de « **fragile** » lorsque la diminution des réserves fonctionnelles de l'individu le rend plus fragile aux facteurs de stress internes et externes. Figure adaptée de Cai et al. (2004).

1.2. Le vieillissement biologique.

« Du point de vue biologique, le vieillissement est le produit de l'accumulation de divers dommages moléculaires et cellulaires au fil du temps. Celle-ci entraîne une dégradation progressive des capacités physiques et mentales, une majoration du risque de maladie et, enfin, le décès. » (OMS ; 2022).

Le vieillissement naturel résulte d'une combinaison complexe de facteurs intrinsèques et extrinsèques qui affectent l'organisme à différents niveaux, du moléculaire aux systèmes en passant par le niveau cellulaire et organique. Ses processus précis sont encore mal définis malgré les nombreuses théories proposées (Medvedev, 1990). Selon le modèle physiologique, il proviendrait d'une dizaine de causes comprenant les altérations génétiques (mutation

¹ Le concept de vieillissement réussi est aussi utilisé sous la formulation québécoise « Bien vieillir ».

génomique, raccourcissement des télomères), épigénétiques (modifications de l'expression génique sans altération de la séquence d'ADN), ou encore le stress oxydatif, en particulier mitochondrial (López-Otín et al., 2023, pour une revue). Leur accumulation rend l'individu plus vulnérable et entraîne une difficulté à « réparer » les dommages, ce qui altère la régulation homéostatique (Khan et al., 2017). En plus des facteurs intrinsèques, ceux environnementaux (l'alimentation, l'activité physique, la sédentarité, l'apprentissage) et ceux psycho-sociaux (la motivation, la personnalité, le lien social) sont également considérés comme des éléments cruciaux dans ce processus. Ils modifient les réserves fonctionnelles, notamment les capacités cognitives (Cai et al., 2014; Cabeza et al., 2018).

Les systèmes physiologiques sont impactés à des rythmes différents, avec des conséquences variables selon les organes concernés. Par exemple, le système cardio-respiratoire vieillit plus précocement et rapidement que le système nerveux (Khan et al., 2017). Dans ce travail, nous nous intéresserons spécifiquement au système nerveux (Fig.2).

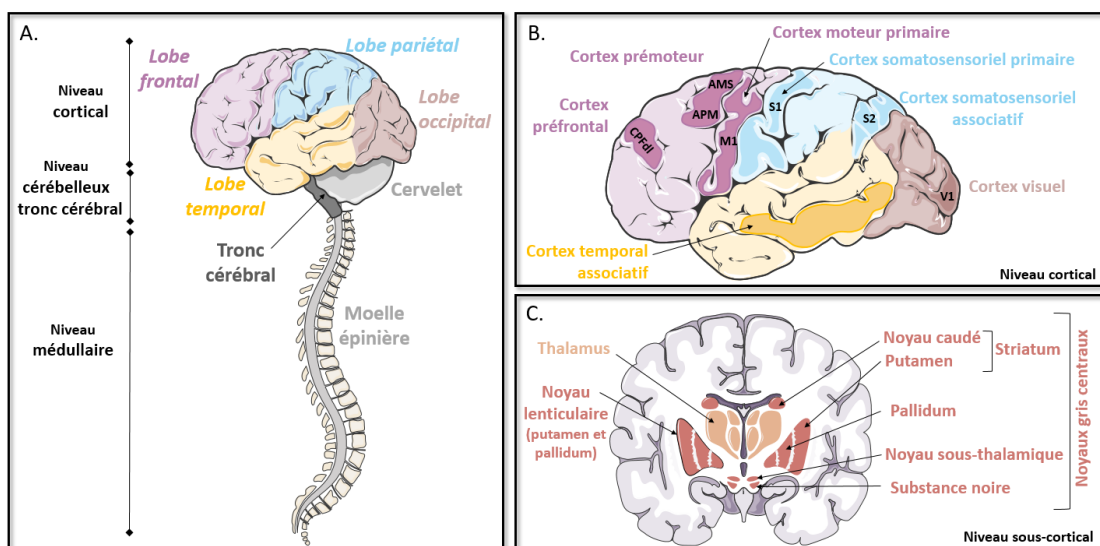


Figure 2 | Neuroanatomie du système nerveux.

A. Le système nerveux central (SNC) se compose du cerveau, du cervelet et du tronc cérébral puis de la moelle épinière. Le cerveau est formé de deux hémisphères cérébraux qui sont étroitement connectés par le corps calleux. Chaque hémisphère cérébral est divisé en zones anatomiques, avec quatre lobes externes (frontal, pariétal, temporal, occipital) et deux lobes internes (insulaire et cingulaire). **B.** Le cortex cérébral est aussi divisé en zones fonctionnelles, appelées aires, chacune assurant une fonction précise, avec trois grands types : les aires motrices, sensorielles ou d'association. Le cortex frontal inclut le cortex préfrontal avec sa partie dorsolatérale (CPFd1) ainsi que les aires motrices, comprenant le cortex moteur primaire (M1, aire n°4) et le cortex prémoteur (aire n°6) qui inclut l'aire prémotrice (APM) et l'aire motrice supplémentaire (AMS). Le cortex pariétal inclut le cortex somatosensoriel primaire (S1, aire n°1, 2 et 3) au niveau latéral et le cortex somatosensoriel associatif (S2, aire n°5 et 7) au niveau postérieur. Le cortex temporal inclut le cortex auditif primaire et associatif (aires n°41 et 42) au niveau supérieur et des aires associatives au niveau inférieur. Le cortex occipital comprend notamment le cortex visuel primaire (V1). **C.** Au niveau sous cortical, le cerveau comporte le thalamus et les noyaux gris centraux. Ces derniers sont composés du noyau caudé, du putamen, du pallidum, du noyau sous-thalamique et de la substance noire. Fonctionnellement, le striatum (ST) est séparé en striatum associatif (ST_A) et sensorimoteur (ST_S).

1.3. Vieillessement du système nerveux.

1.3.1. Modifications structurales liées à l'âge.

Volume cérébral et épaisseur corticale.

L'atrophie cérébrale est caractérisée par la perte de volume de matières blanche et grise, un amincissement cortical et un élargissement des ventricules et des sillons (Fig.3A ; Blinkouskaya et al., 2021, pour une revue). Elle s'intensifie entre 50 et 60 ans, âges à partir desquels on observe une perte annuelle de volume cérébral global entre 0,2% et 0,5% (Salat, 2004; Hedman et al., 2012; Coupé et al., 2019). Les neurones disparaissent de manière marginale (seulement 2 à 4% de mort neuronale) mais leurs structures changent avec un rétrécissement des corps cellulaires et une dégénérescence du réseau dendritique (Fig.3B). Cela réduit les connexions entre les neurones et ralentit les transmissions synaptiques. La matière blanche est la source majeure de l'atrophie avec une démyélinisation et des lésions vasculaires, ces dernières induisant à une diminution du débit sanguin et de la consommation d'oxygène du cerveau (Fig.3C).

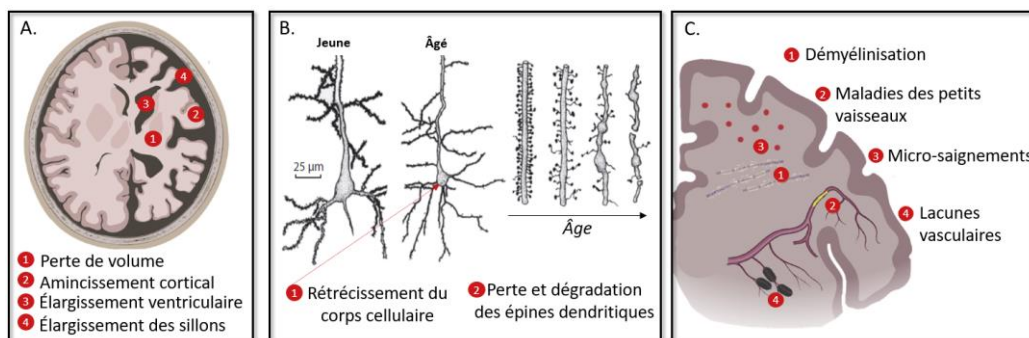


Figure 3 | Modifications morphologiques du système nerveux avec l'âge.

Les différentes causes de l'atrophie cérébrale A), des altérations des matières grise (B) et blanche (C). Figures adaptées de Blinkouskaya et al. (2021).

Ces modifications morphologiques se produisent selon un gradient antéro-postérieur (Salat, 2004; Bennett et al., 2009). Ainsi, les régions frontales (la partie préfrontale) et temporales présentent des altérations plus marquées que les régions pariétales et occipitales (Raz & Rodrigue, 2006). D'autres zones du cerveau, comme le corps calleux (Bastin et al., 2010), les noyaux gris centraux et le cervelet (Raz et al., 2004) montrent également des signes d'atrophie liée à l'âge.

Déplétion en neurotransmetteurs.

L'âge affecte également les propriétés chimiques du cerveau, notamment les systèmes cholinergique, sérotoninergique, noradrénergique et dopaminergique (Seidler et al., 2010 pour une revue). La diminution de la concentration globale en neurotransmetteurs est due à une

diminution de leur synthèse, de leur libération et à leur dégradation accrue. Cela s'accompagne également d'une diminution du nombre de récepteurs et de leur capacité à transmettre l'information. Par exemple, le déficit de dopamine est significatif dans les noyaux gris centraux avec un déclin annuel de 0,5 à 0,7%. Ses récepteurs (D1 et D2) diminuent à un rythme de 5 à 10% par décennie et de manière significative dans le striatum, le thalamus, les cortex frontal et temporal par rapport au cerveau du jeune adulte. La concentration d'acide gamma-aminobutyrique (GABA), le principal neurotransmetteur inhibiteur du cerveau, est réduite dans les cortex frontal, pariétal et occipital (Hermans et al., 2018).

1.3.2. Modifications fonctionnelles liées à l'âge.

Les progrès des techniques de neuroimagerie, comme l'IRM_f ou la TEP² ont permis d'identifier les régions cérébrales qui résistent le mieux au vieillissement. Chez les personnes âgées, des schémas d'activation cérébrale très hétérogènes ont pu être identifiés via des changements de flux sanguin (signal *BOLD*) et de métabolisme (signal TEP) en relation avec différentes tâches cognitives et motrices (Fig.4 ; McDonough et al., 2022; Zapparoli et al., 2022, pour des revues).

Maintien cérébral.

Dans le cas du vieillissement réussi, les réseaux cérébraux activés chez les jeunes et les âgés présentent un large recouvrement avec des niveaux d'activation équivalents et des performances maintenues.

Réductions et dédifférenciation.

Par rapport aux jeunes, les personnes âgées peuvent présenter une sous-activation des réseaux cérébraux associés à différentes fonctions cognitives et motrices, qui est souvent corrélée à des performances réduites. Les activations peuvent aussi être moins ciblées : les neurones corticaux normalement spécifiques à une certaine fonction ne sont pas activés de manière précise. Ce recrutement non sélectif entraînerait progressivement une dédifférenciation des fonctions cognitives, motrices et sensorielles, s'opposant à la différenciation observée pendant la phase développementale. Ce phénomène pourrait être influencé par le système GABAergique, qui serait alors moins efficace pour inhiber les neurones non pertinents sur le plan fonctionnel. Leurs signaux indésirables augmentent le « bruit » dans le système et interfèrent avec le traitement précis de l'information (Lalwani et al., 2019).

² L'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRM_f) mesure les changements de flux sanguin. Son augmentation vers les régions cérébrales actives entraîne une augmentation de l'oxygénation du sang, mesurée par le signal *BOLD* (*Blood-Oxygen-Level Dependent*). La tomographie par émission de positons (TEP), des isotopes radioactifs injectés dans le corps se lient à des substances spécifiques (les neurotransmetteurs ou les protéines). Cela permet alors de visualiser et quantifier l'activité métabolique et moléculaire.

Augmentation d'activations : un modèle de compensation ?

Les individus âgés peuvent aussi présenter des activations cérébrales supplémentaires, soit dans les mêmes régions que les jeunes, soit dans d'autres non recrutées, souvent controlatérales à ce qui est observé chez les jeunes. Dans certains cas, ces activations additionnelles peuvent être interprétées comme un moyen de compensation pour combler les déficits structurels liés au vieillissement (Heuninckx et al., 2008). Lorsque les âgés atteignent le niveau de performance des jeunes, ou que leurs performances sont corrélées à l'activation cérébrale, la compensation est alors dite « réussie ». Dans d'autres cas, ces suractivations sont désorganisées et les performances des âgés restent inférieures à celles des jeunes. Cette « tentative de compensation » s'accompagne en réalité des phénomènes de dédifférenciation ou d'une inefficacité neuronale avec des augmentations non bénéfiques de l'activité cérébrale (Carp et al., 2011).

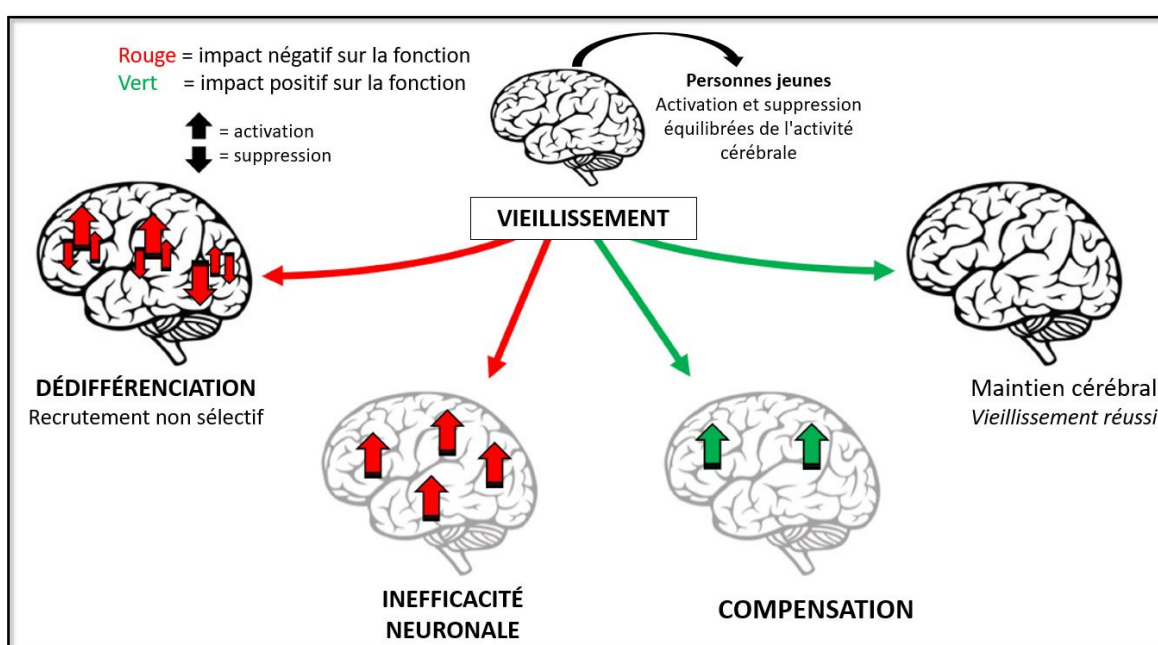


Figure 4 | Illustration des quatre patterns majeurs d'activation cérébrale associés à l'âge.

Les flèches représentent l'activation ou la suppression de l'activité cérébrale associée à des performances cognitives maintenues (*vert*) ou dégradées (*rouge*). L'emplacement des flèches représente les principales zones cérébrales impliquées. La dédifférenciation (à gauche) est caractérisée par une activation additionnelle désorganisée et une suppression de l'activité de réseaux cérébraux spécifiques (recrutement non sélectif). L'inefficacité neuronale (en bas à gauche) se caractérise par des augmentations non bénéfiques de l'activité cérébrale. La compensation neuronale (en bas à droite) se caractérise par des augmentations bénéfiques – qui minimisent le déclin – dans des régions additionnelles (fronto-pariétales et controlatérales). Le maintien du fonctionnement cérébral (à droite) renvoie à un recrutement cérébral similaire à celui des personnes jeunes, avec des performances maintenues. Figure adaptée de McDonough et al. (2022).

Malgré les modifications structurales et fonctionnelles du système nerveux avec l'âge, il faut promouvoir le **vieillessement en bonne santé** (Fig.5). Pour cela, il est essentiel d'entretenir les aptitudes fonctionnelles, permettant d'accéder au bien-être à un âge avancé.

Dans la suite, nous nous intéresserons spécifiquement aux aptitudes fonctionnelles se référant aux HM. Plus précisément, nous examinerons le contrôle d'un mouvement volontaire et l'influence du vieillissement sur celui-ci.

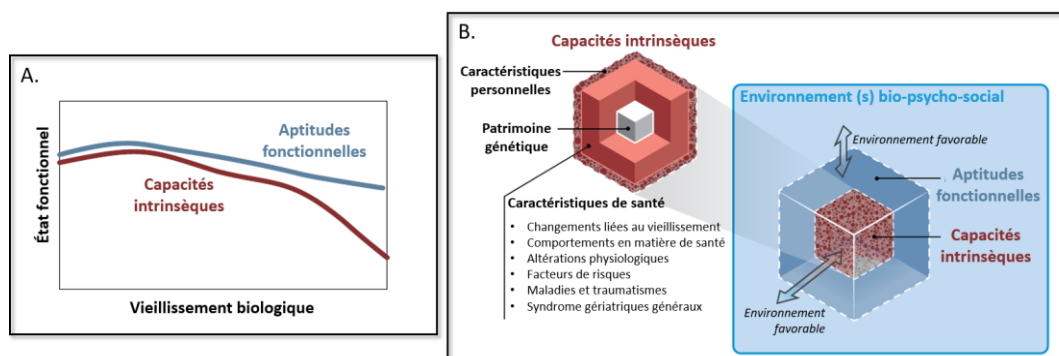


Figure 5 | Le vieillissement en bonne santé.

Les capacités intrinsèques d'un individu (*en rouge*) résultent du patrimoine génétique, des caractéristiques de santé et personnelles. Même si elles diminuent avec l'âge (*partie A, courbe rouge*), l'individu peut toujours accomplir des activités s'il évolue dans un environnement bio-psycho-social favorable (*rectangle bleu ; partie B*). Les aptitudes fonctionnelles (*partie A, courbe bleue*) sont importantes à maintenir pour entretenir un état fonctionnel élevé, qui reflète le vieillissement en bonne santé. Ces aptitudes résultent de l'interaction entre les capacités intrinsèques de l'individu et son environnement.

2. Contrôle moteur : des théories aux processus neuronaux.

Les théories du contrôle moteur permettent de mieux comprendre comment les systèmes sensoriel et musculaire interagissent avec le système nerveux pour produire, acquérir et mémoriser un mouvement. Au milieu du 20^{ème} siècle, en s'appropriant les technologies contemporaines, les approches cybernétiques adoptent une métaphore computationnelle : le cerveau est assimilé à un ordinateur (Wiener et al., 2014³). Par principe, cette machine de traitement de l'information est caractérisée par des unités de traitements opérant par stades et utilisant des mémoires.

2.1. Le mouvement volontaire : de l'intention à l'exécution.

Un mouvement volontaire, par exemple réaliser une figure au break-dance (*un appui renversé sur une main*), s'élabore en plusieurs étapes successives (Schmidt, 1976). Avant son exécution, trois opérations mentales préalables sont engagées pour préparer la commande motrice : l'intention, la planification et la programmation. Ensuite, les processus moteurs exécutent ce mouvement évalué pendant et après sa réalisation (Fig.6). Ces opérations sont orchestrées par différents réseaux de neurones corticaux et sous-corticaux, qui ont été cartographiés par neuroimagerie.

³ Édition en français de la publication originale datant de 1948.

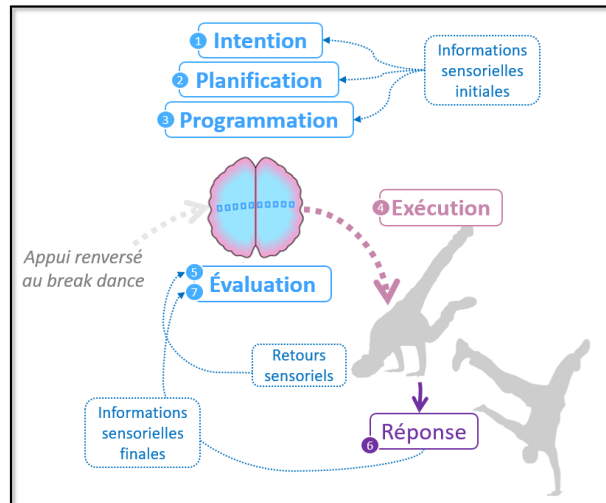


Figure 6 | Élaboration d'un mouvement volontaire et contrôle sensoriel associé.

La commande d'un mouvement volontaire s'opère en plusieurs stades : l'intention – *réaliser un appui renversé sur une main en break dance* - sa planification, sa programmation, son exécution et la réponse motrice associée - *les mouvements d'extension du bras et des jambes en gardant l'équilibre* - puis son évaluation. Simultanément, les informations sensorielles perçues sur les conditions environnementales et corporelles initiales aident à la planification et la programmation. Les retours sensoriels émis en cours d'exécution évaluent et corrigent potentiellement la programmation en ajustant le paramétrage de la commande pendant son exécution (*évaluation per-exécution, étape 5*). Ils peuvent aussi modifier la programmation future (*évaluation post-exécution, étape 7*) avec les informations sensorielles finales.

2.2.1. Les systèmes perceptifs et mnésiques parallèles au contrôle du mouvement.

Les systèmes de perception sont impliqués tout au long de la réalisation du mouvement volontaire. Il y a un contrôle sensoriel pré-exécution pendant la phase de planification et de programmation, puis un contrôle pendant l'exécution sur la base des retours sensoriels et, enfin, un contrôle post-exécution, après la réponse motrice finale (Fig.6). Ils sont intimement liés aux systèmes de mémoires (Fig.7).

La mémoire sensorielle saisit les informations provenant de l'environnement et du corps, visuelles (*position des mains*), auditives, tactiles (*pression sur les mains*) ou proprioceptives (*mouvements des jambes, de la tête*). Ces traces perspectives persistent pendant environ 500 ms et s'estompent au-delà. Elles correspondent à la rémanence de l'information. Grâce à un système de contrôle attentionnel, elles sont filtrées en fonction de leur pertinence pour le mouvement à réaliser et traitées en mémoire à court terme (Baddeley, 2000; Cowan, 2008).

La mémoire à court terme est considérée comme une mémoire de travail alliant stockage et de traitement d'informations. Elle manipule les informations sensorielles et cognitives qu'elle contient, notamment celles de la planification, la programmation et l'évaluation. Elle se compose de plusieurs sous-systèmes (Baddeley & Hitch, 1974; Baddeley, 2000), dont le calepin visuospatial, qui stocke les informations visuelles et spatiales cruciales pour préparer, exécuter

et ajuster le mouvement. Elle est néanmoins limitée en capacité (7 ± 2 éléments ; Miller, 1956; Cowan, 2015) et en durée (± 30 secondes ; (Peterson & Peterson, 1959). Sur le plan anatomique, S2 (cortex somatosensoriel associatif) permet l'intégration multisensorielle. Il synthétise les perceptions sensorielles permettant la construction du schéma corporel. Pour cela, ce cortex est étroitement interconnecté avec les aires préfrontales, plus particulièrement le CPFdl (cortex préfrontal dorsolatéral), qui contrôle la mémoire de travail (Fig.10).

Le mouvement volontaire va également solliciter la mémoire à long terme, qui stocke des informations allant de quelques minutes à toute une vie. Elle est conceptualisée en plusieurs systèmes (Fig.7, Cohen & Squire, 1980; Squire, 2009). La planification et l'évaluation vont impliquer la mémoire procédurale, qui se réfère aux « savoir-faire » acquis par apprentissage et stocke les HM. Elle est dite implicite (non déclarative), car les connaissances qu'elle contient sont difficilement verbalisables. Ce sont les actions qui y sont mémorisées, par exemple *réaliser un appui renversé au break dance*. La mémoire déclarative contient le « savoir-quoi » (Tulving, 2002). Elle est qualifiée d'explicite, car les connaissances qu'elle contient peuvent être exprimées verbalement. Le contenu peut être stocké dans la mémoire sémantique qui conserve les concepts, les idées, les mots, comme par exemple *les règles des battles lors des défis de break-dance* ou dans la mémoire épisodique qui retient les événements vécus, tels que *le nombre de victoires ou de défaites en battles*.

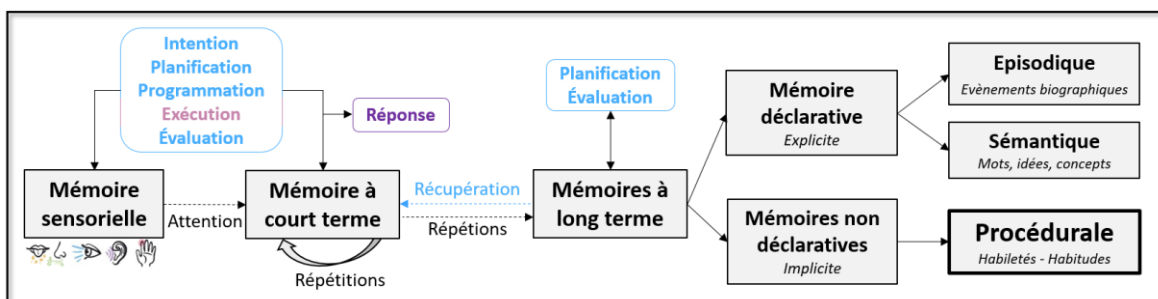


Figure 7 | Implication des mémoires dans l'élaboration d'un mouvement volontaire.

La mémoire sensorielle assure la perception et la mémoire à court terme assure le stockage et le traitement des informations sensorielles et cognitives nécessaire à toutes les étapes - intention, planification, programmation, exécution, évaluation - de l'élaboration du mouvement volontaire. Lors des étapes de planification et d'évaluation, les connaissances nécessaires à la réalisation du mouvement sont récupérées en mémoire procédurale.

2.2.2. Le contrôle du mouvement : approches théorique et neuronale.

Les modèles de traitement de l'information par étapes sont associés à d'autres approches qui questionnent sur « *quoi planifier et programmer* » – la théorie des programmes moteurs (Schmidt, 1975), « *comment contrôler* » – les théories des boucles ouvertes/fermées et des modèles internes (Fig.9 ; Adams, 1971; Wolpert et al., 1995). Elles expliquent les processus de

contrôle par lesquels le système sensorimoteur simule, anticipe, dirige et évalue le résultat des actions motrices. L'ensemble est sous-tendu par des réseaux neuronaux, le « *où contrôler* ».

Notre SNC est capable de prédiction motrice (Schmidt, 1976). Les conséquences sensorielles attendues de l'exécution du mouvement à venir constituent une référence à laquelle est comparée les retours sensoriels effectifs, émis en cours d'action (Schmidt, 1976). Ce concept de prédiction a ensuite été formellement mis en avant dans les théories des modèles internes (Wolpert et al., 1995; Miall & Wolpert, 1996; Wolpert & Flanagan, 2001). Ces modèles reposent sur des représentations des caractéristiques de notre corps et de l'environnement, telles que les lois physiques et biomécaniques du mouvement, qui sont implicitement intériorisées par un individu (J. McIntyre et al., 2001; Papaxanthis et al., 2005). Ils seraient au nombre de deux : le modèle interne inverse et le modèle interne prédictif (Wolpert & Ghahramani, 2000).

Les figures 9 et 10 (*pages 32 et 33*) synthétiserons les paragraphes suivants.

Les processus mentaux : Intention, planification et programmation.

La phase d'**intention** est la première étape du processus d'élaboration d'un mouvement volontaire. L'individu décide consciemment d'agir, en fonction de son objectif et de sa motivation. Pour cela, le CPFdl et le système limbique interagissent (Mogenson et al., 1980; Collet, 2001). A ce stade, le modèle inverse reçoit l'intention. Il est dit inverse car il permet de transformer cette intention (*appui renversé sur un main*) en une commande motrice adaptée. Il agit comme un système pour le « *quoi planifier et programmer* ».

Lors de la **planification**, l'individu élabore mentalement un plan d'action, qui correspond à la configuration générale du mouvement. Cette configuration contient la structure et la chronologie du mouvement, c'est-à-dire ses étapes temporelles et spatiales. Le plan d'action est construit soit en temps réel, soit à partir d'un programme appris et mémorisé à partir des expériences passées. Lorsque le mouvement est automatisé, son plan d'action est stocké en mémoire procédurale. Il inclut des paramètres invariants (des caractéristiques générales d'une classe de mouvements similaires) et des paramètres variables et spécifiques à chaque situation (Schmidt & Lee, 2005). Par exemple, lors de l'apprentissage d'une *figure au break-dance*, un programme moteur généralisé est développé, englobant des propriétés invariantes telles que l'ordre des séquences qui le constituent, l'amplitude et la durée relatives de chaque séquence. Ces relations spatio-temporelles forment un patron, une structure commune entre tous les lancers. Elles ne changeront pas lorsque le lancer est répété à plusieurs reprises ou dans d'autres contexte.

Sur le plan anatomique, la planification est mise en œuvre par des réseaux intégrant les cortex associatifs pariétal et frontal et les noyaux gris centraux. Le cortex prémoteur est l'aire

majoritaire de la planification. Sa partie supérieure, l'AMS (aire motrice supplémentaire) construit à proprement dit le mouvement, en se basant sur les modèles internes notamment en contrôlant l'agencement temporel du mouvement et la représentation de l'action à venir. Les informations qui en sont issues, convergent vers les noyaux gris centraux et remontent par l'intermédiaire du pallidum, des noyaux moteurs du thalamus vers M1 (cortex moteur primaire). Les noyaux gris centraux contribuent à la sélection des mouvements automatisés (ou programmes moteurs généralisés) dont la rétention s'effectue par leurs caractéristiques invariantes. Ce réseau alimente la mémoire procédurale. Il est donc impliqué dans l'apprentissage des HM (Doyon, Bellec, et al., 2009; Turner & Desmurget, 2010).

Lorsqu'une figure différente est réalisée (*p.ex. un appui renversé sur deux mains*), la force exercée doit être adaptée. C'est la **programmation** détermine les paramètres d'exécution du plan d'action (ou programme moteur) en ajustant les variables spécifiques du geste comme sa direction, sa force et sa vitesse. Elle est sous la dépendance d'une boucle cérébelleuse reliant le cervelet latéral aux noyaux thalamiques, pour ensuite se projeter sur l'APM (aire prémotrice). Cette dernière guide l'action sur la base des données actuelles, en intégrant les informations sensorielles en provenance de S2. Ainsi, ce réseau contrôle la programmation motrice mais aussi l'apprentissage de nouveaux mouvements volontaires (Penhune & Doyon, 2002; Doyon et al., 2002; Manto et al., 2012).

A partir de ces étapes et de l'état initial du système sensorimoteur, le modèle inverse génère la commande motrice, qui est envoyée vers les effecteurs. Simultanément, sa copie (i.e. la copie d'efférence) est transmise au modèle prédictif qui prédit les conséquences sensorielles à partir des informations sensorielles initiales. Elles sont alors comparées avec les conséquences sensorielles mémorisées, celles qui correspondent à l'exécution habituelle du plan d'action. Ainsi, avant même l'exécution du mouvement, ce modèle peut apporter des ajustements rapides en particulier pour les mouvements balistiques (toute forme de projection d'engin ou du corps lui-même, lors d'un saut) dont la durée est inférieure au temps de traitement des informations sensorielles (mouvements rapides d'environ 200ms). Le système sensorimoteur mobilise alors un contrôle anticipé ou prédictif, basé sur les processus mentaux, et qualifié de boucle ouverte.

Les processus moteurs : exécution et évaluation.

Les trois opérations (intention, planification et programmation) se résument à un ensemble de commandes adressées aux effecteurs. M1 est alors à l'interface des processus cognitifs et l'exécution. Les efférences des cortex prémoteur et préfrontal convergent vers M1. Il est à la fois le point d'arrivée des opérations de préparation et de l'évaluation de l'action et le point de départ des messages à destination des effecteurs. Il commande directement l'exécution des mouvements

via les neurones pyramidaux présents dans sa 5^{ème} couche corticale. Leurs axones forment le tractus pyramidal (corticospinal), qui vient se connecter sur les motoneurones α de la moelle épinière. Les motoneurones vont ensuite transmettre les commandes motrices jusqu'aux fibres musculaires qu'ils innervent (Lohia & Juanette, 2022). En stimulant électriquement le cortex moteur de patients éveillés pendant des interventions chirurgicales, Penfield et son équipe ont déterminé la distribution des différentes parties du corps sur celui-ci (Fig.8) Penfield & Rasmussen, 1950). Chaque région de l'aire motrice primaire commande les mouvements d'une partie précise du corps. Plus la motricité de cette partie corporelle est complexe, plus la région qui lui est dédiée est large.

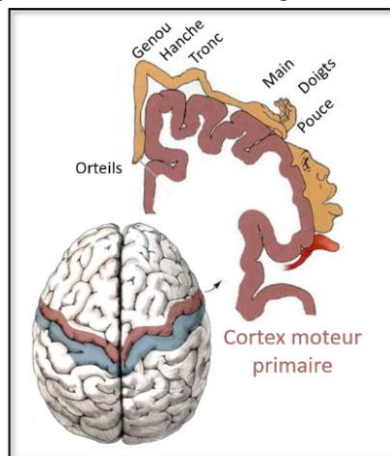


Figure 8 | Organisation somatotopique selon Penfield au niveau du gyrus moteur précentral.

Dans l'homonculus moteur de Penfield, les parties du corps sont schématiquement représentées. Celles qui nécessitent un contrôle moteur fin, comme les mains et la face, sont représentées par de grandes zones sur M1, tandis que les parties du corps qui nécessitent moins de précision dans leur contrôle, comme les jambes, sont représentées par des zones plus petites. Sur ce gyrus, le territoire moteur des mains est placé au niveau latéral, tandis que le territoire des jambes est plus central.

Pour les mouvements rapides, la commande motrice est donc exécutée suivant le plan préétabli et les conséquences sensorielles prédites, sans tenir compte des informations sensorielles en temps réel, selon un contrôle en boucle ouverte (Keele, 1968). Si les objectifs du mouvement changent ou si les conditions environnementales sont modifiées, aucun ajustement du mouvement en cours d'exécution n'est possible. En cas d'erreur de programmation, un nouveau mouvement devra être initié avec un paramétrage ajusté.

Il existe aussi un contrôle en boucle fermée, ou contrôle rétroactif, où les mouvements peuvent être ajustés pendant leur exécution (Adams, 1971) car leur durée d'exécution est supérieure au temps de traitement des informations sensorielles. Ainsi, les rétroactions émises en cours d'action peuvent être utilisées pour en contrôler l'exécution. En provenance de l'environnement (*les informations visuelles comme la position de la main*) ou du corps (*les informations proprioceptives musculaires, comme la flexion du bras*), les retours sensoriels sont transmis à un comparateur. Ce dernier reçoit aussi les conséquences sensorielles prédites issues du modèle prédictif. Son rôle est alors d'évaluer l'écart entre les retours sensoriels prédits et réels. En cas de divergence, une correction est possible, en ajustant le paramétrage lors de l'action. Ce contrôle rétroactif est continu et peut se répéter jusqu'à ce que le temps nécessaire du traitement des informations sensorielles dépasse la durée d'exécution du mouvement. Il est réalisé par une

boucle cérébelleuse qui implique le cervelet intermédiaire avec M1. Le cervelet intermédiaire participe l'évaluation du mouvement lors de son exécution, puisque les noyaux cérébelleux profonds ont été identifiés comme la région potentielle sous-tendant les modèles internes (Ishikawa et al., 2016), en jouant notamment le rôle de comparateur (voir Tanaka et al., 2020, pour une revue).

Une fois que l'ordre moteur a activé les muscles spécifiques, un retour sensoriel est transmis après la contraction musculaire, et se termine dans S2 pour le contrôle perceptif post-exécution. Cette phase d'**évaluation** associe les conséquences sensorielles finales et la connaissance du résultat. Elle permettra soit de renforcer le paramétrage initial, soit de le modifier lors d'une tentative ultérieure.

Synthèse.

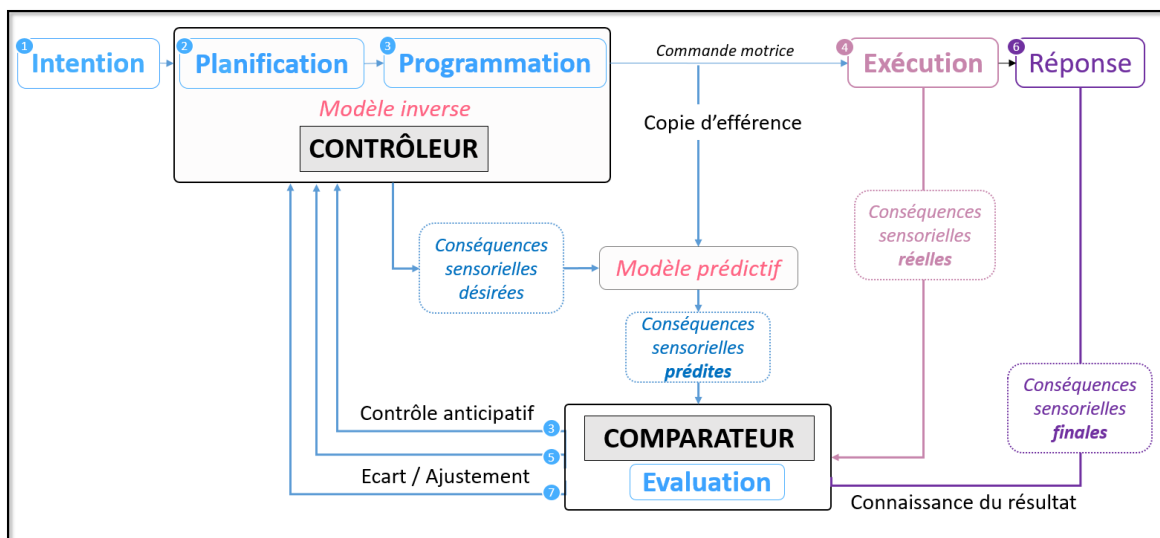


Figure 9 | Les modèles internes et les types de contrôle liés au mouvement volontaire.

Le modèle inverse reçoit l'intention et génère une commande motrice planifiée et programmée en réponse à l'objectif à atteindre (étapes 1, 2 et 3). Cette commande est envoyée aux effecteurs avec simultanément une copie d'efférence. Le modèle prédictif reçoit alors cette copie et les informations sensorielles sur les conditions initiales du corps et de l'environnement. En intégrant ces deux entrées, il génère une prédiction sur les conséquences sensorielles du mouvement à venir. Ces prédictions sont transmises au comparateur qui réalise un contrôle anticipatif (avant l'exécution) de l'action à venir (étape 3). Ce type de contrôle concerne notamment les mouvements rapides (inférieurs à 200ms), qui sont réalisés seulement sous un contrôle anticipatif/prédictif (boucle ouverte). Lorsque les mouvements sont plus lents, les retours sensoriels réels de l'action en cours d'exécution (étape 4) sont transmis au comparateur. Ce dernier compare alors les conséquences sensorielles prédites avec les conséquences sensorielles réelles. En cas de divergence détectée (écart), un ajustement des paramètres du mouvement peut être appliqué pendant l'exécution motrice (étape 5). Lorsque le mouvement est terminé (étape 6), le sujet reçoit un retour sur le résultat obtenu. Celui-ci et les informations sensorielles reçues pendant et après le mouvement sont intégrés et mémorisés en vue de l'essai suivant (étape 7). Cela permet de corriger les paramètres du mouvement, de mettre à jour les modèles internes et ainsi d'améliorer la performance dans les tâches. Figure adaptée de Lebon et al. (2013).

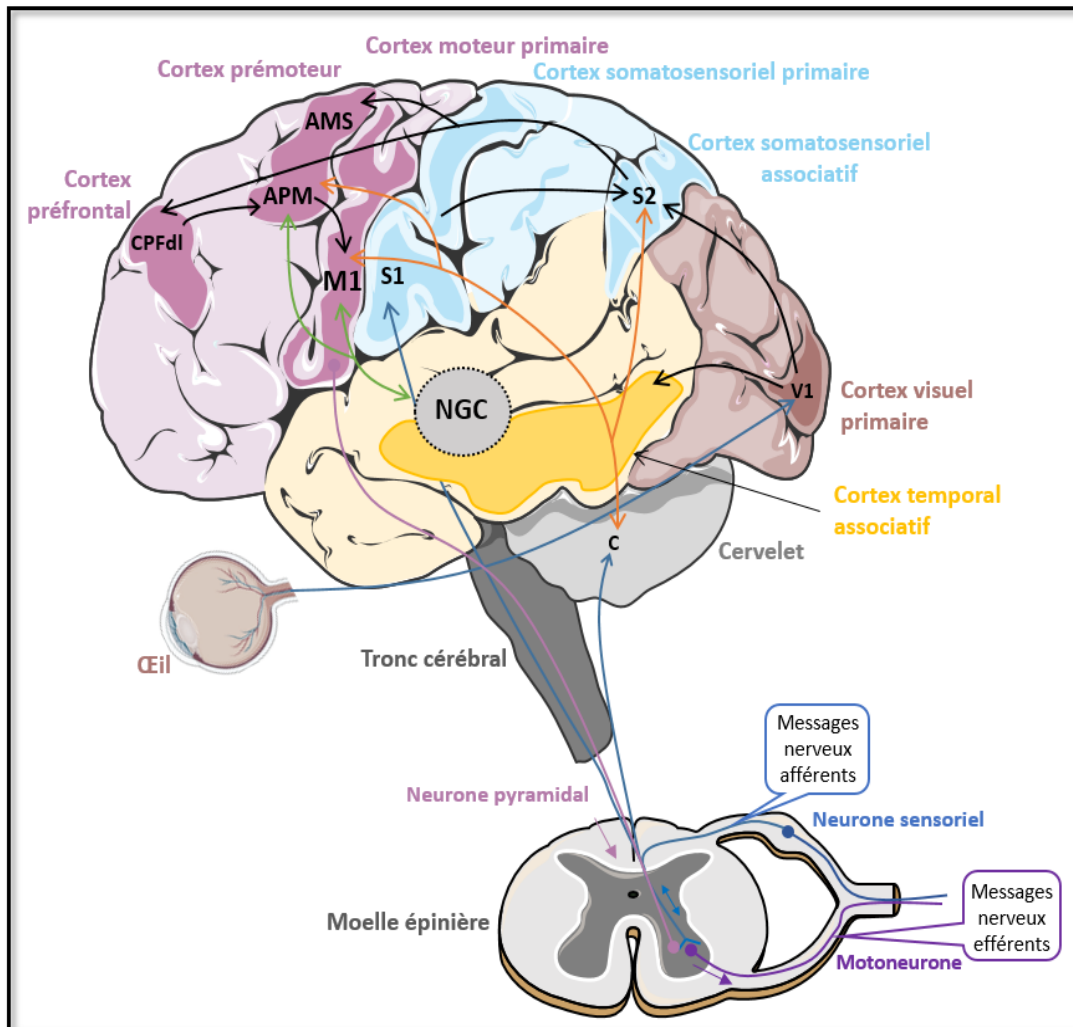


Figure 10 | Les voies sensorielles et motrices lors d'un mouvement volontaire.

Les informations visuelles sont intégrées par V1 (cortex visuel primaire). Puis, celles qui sont liées au mouvement et aux positions dans l'espace corporel sont intégrées dans S2 (voie dorsale), tandis que celles liées aux objets et à l'environnement sont intégrées dans le cortex temporal associatif (voie ventrale). Les informations proprioceptives (musculo-tendineuses et articulaires) et tactiles issues des voies afférentes de la moelle épinière et les informations proprioceptives issues du cortex vestibulaire sont projetées au niveau du cervelet ou intégrées directement dans S1. Les informations sensorielles de ces voies ascendantes sont réintégrées dans S2. Ce dernier participe à l'intégration multisensorielle. Il évalue et fournit une représentation globale des espaces extracorporels ou environnementales et des espaces corporels. C'est pourquoi S2 établit des connexions avec les différents réseaux de neurones participant à l'élaboration de la commande motrice. Par conséquent, les voies sensorielles sont interconnectées aux voies motrices et cognitives. La voie cognitive implique majoritairement le CPFdl qui est responsable de l'intention du mouvement. Il communique avec les voies motrices qui forment des boucles de régulation pour les opérations du contrôle du mouvement. Le réseau associant les aires frontales motrices (M1, l'APM et l'AMS) avec les noyaux gris centraux (NGC), plus précisément le striatum (*flèches vertes*) est majoritairement impliqué dans la planification. Celui associant ces mêmes aires motrices avec le cervelet est principalement impliquée dans la programmation et l'évaluation (*flèches orange*). Ces réseaux cortico-striatale et cortico-cérébelleuse convergent sur M1 qui constitue le point de départ de l'exécution motrice. Par le tractus corticospinal, les neurones pyramidaux transmettent les commandes motrices en se connectant directement sur les motoneurons de la corne antérieure de la moelle épinière, puis les fibres alpha se distribuent sur les différents muscles selon le principe métamérique.

2.2. Contrôle moteur : détérioration et compensation liées au vieillissement.

Les déficits moteurs observés lors de l'avancé en âge sont attribuables à des changements structuraux et fonctionnels des SNC et SNP, ainsi que du système musculo-squelettique (Seidler et al., 2010; Hunter et al., 2016; Blinkouskaya et al., 2021, pour des revues).

2.2.1. Le système nerveux.

L'altération des récepteurs visuels (Saftari & Kwon, 2018), proprioceptifs (Goble et al., 2009), cutanés et tactiles (S. McIntyre et al., 2021) perturbe les fonctions sensorielles. Les nerfs périphériques subissent une démyélinisation progressive, menant au ralentissement de la conduction nerveuse. La vitesse diminue de 7,5m/s à 20 ans à 5,2 m/s à 80 ans. Puisque les informations sensorielles interviennent tout au long du contrôle d'un mouvement volontaire, toutes les étapes sont affectées. Mais, la capacité à recevoir et traiter rapidement les informations sensorielles pour ajuster le mouvement en temps réel est plus largement impactée. En compensation, les personnes âgées s'appuient davantage sur les prédictions sensorielles émises par le modèle interne prédictif en amont de l'exécution plutôt que sur des retours sensoriels générés durant et après l'exécution pour contrôler le mouvement (Wolpe et al., 2016).

La détérioration précoce du réseau exécutif, en particulier du CPFdl, affecte le fonctionnement cognitif, et notamment la mémoire de travail (Kronovsek et al., 2021). Associée à la déplétion en dopamine, prédominante dans le système limbique, les individus âgés rencontrent des difficultés dans la préparation cognitive (prise de décision et élaboration de stratégies) et affective du mouvement (West, 1996; Jacus et al., 2013 pour une revue). Malgré la dégénérescence cérébelleuse, le vieillissement n'affecte pas les mécanismes de prédiction et la fonction de comparateur du cervelet est intact. En effet, les modèles prédictifs sont recalibrés : les représentations internes sont ajustées pour prendre en compte la nouvelle réalité physique. Cela permettrait de compenser les déficits de la composante cognitive (Vandevorde & Orban de Xivry, 2019; Poirier et al., 2021).

Bien que l'atrophie affecte moins les régions motrices et sensorielles, M1 et le cortex somatosensoriel sont potentiellement vulnérables, tout comme le striatum (Raz, 1997, 2003; Salat, 2004). L'atrophie des cortex somatosensoriels primaire et associatif limite l'intégration multi-sensorielle. Par conséquent, les personnes âgées dépendent des informations extracorporelles notamment celles visuelles issues de l'environnement. Les informations de l'espace corporel (proprioceptives et visuelles liées aux mouvements et aux positions), cruciales dans l'équilibre et la coordination motrice sont dégradées (Goble et al., 2009). Ces dégradations pourraient être associées à un mauvais équilibre et une augmentation des chutes (Seidler et al., 2010).

2.2.2. Le système musculo-squelettique.

Le vieillissement normal du système musculo-squelettique s'accompagne de pertes osseuses et musculaires (Hunter et al., 2016, pour une revue), qui affectent principalement la phase d'exécution des mouvements. Un squelette vieillissant a une densité osseuse diminuée, du cartilage dégradé et des disques intervertébraux rétrécis (Roberts et al., 2016 pour une revue). La diminution de la densité osseuse résulte d'une combinaison de facteurs, comme l'inactivité (réduction du stress mécanique), les déficiences hormonales et l'insuffisance nutritionnelle (notamment en calcium). L'activité des ostéoblastes est réduite et les os sont plus fragiles, augmentant le risque de fractures. Les articulations et les tissus conjonctifs perdent de leur élasticité, ce qui entraîne une diminution de la mobilité et de l'amplitude des mouvements. Parallèlement, la perte de masse musculaire, nommée sarcopénie, est causée par la dégradation des protéines musculaires, avec une atrophie des fibres, en particulier celles de type II. La composition musculaire se modifie, avec un remplacement de la masse (protéique) par des tissus graisseux et conjonctifs. Cela se traduit par une diminution de la force et la puissance musculaire, une vitesse de contraction plus faible et une plus grande fatigabilité. En conséquence, les personnes âgées s'économisent en minimisant les efforts musculaires (Poirier et al., 2020).

2.2.3. Synthèse.

De manière générale, tous ces changements altèrent le contrôle moteur et la capacité à réaliser des activités physiques quotidiennes. Cela se manifeste par des difficultés de coordination (Seidler et al., 2002), une variabilité accrue et un ralentissement des mouvements (Darling et al., 1989), une stabilité posturale réduite, un équilibre dynamique altéré et des troubles de la locomotion (Rogers et al., 2003). La figure 11 synthétise les dégradations de la fonction motrice associées au vieillissement ainsi que les mécanismes de compensation.

Le vieillissement qui conduit à la dépendance fonctionnelle, peut-être – si ce n'est totalement évité – au moins retardé et atténué lorsque les personnes âgées sont actives. Les incidences de dépendance fonctionnelle sont 40 à 60% plus élevées chez les personnes âgées inactives par rapport aux actives (Paillard, 2016). Il faut maintenir le plus longtemps possible le fonctionnement du système neuromusculaire essentiel à la mobilité. Pour lutter contre les effets du vieillissement sur le contrôle des mouvements, l'apprentissage moteur peut jouer un rôle essentiel. En utilisant des apprentissages spécifiques, les individus âgés peuvent améliorer leur capacité à planifier, programmer, exécuter et ajuster les mouvements. Cela leur permet de maintenir et d'améliorer leurs compétences motrices.

Pour la suite de ce travail, il est préalablement important de comprendre ce qu'est l'apprentissage moteur et son fonctionnement chez des individus jeunes. Ensuite, il sera pertinent de déterminer si et dans quelle mesure le vieillissement normal influence le processus d'apprentissage.

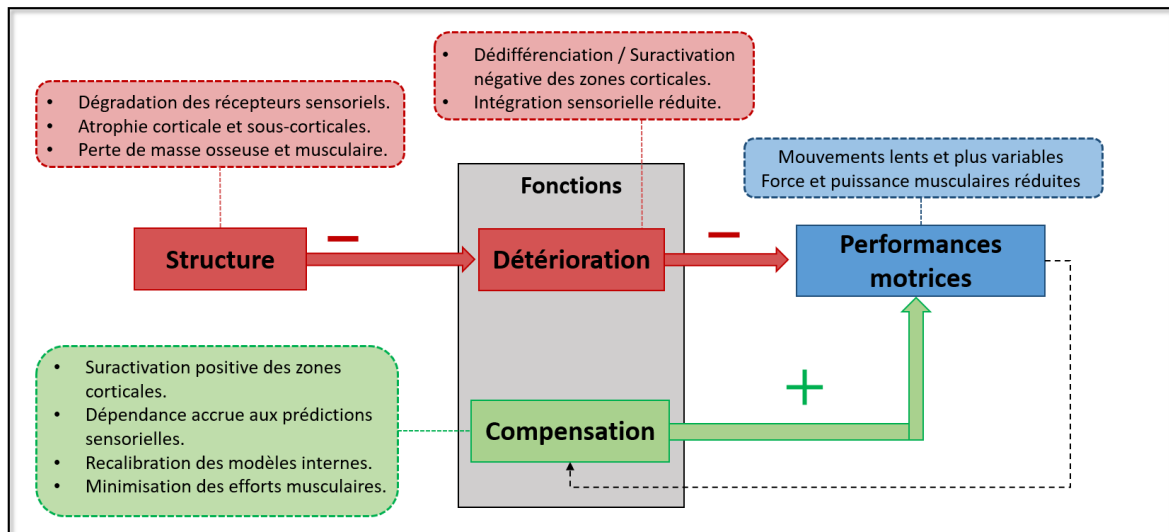


Figure 11 | Modèle de détérioration et compensation de la fonction motrice avec le vieillissement.

Le vieillissement altère la structure du système sensorimoteur, entraînant des détériorations fonctionnelles (c'est-à-dire une détérioration de la manière dont ces structures agissent pendant les tâches motrices) et une diminution des performances motrices. La diminution des performances déclenche le besoin de compensation (modifications de la manière dont les structures cérébrales agissent pour atteindre les objectifs moteurs) afin de maintenir les performances. Les encadrés en pointillés illustrent des modifications détériorées (*rouges*) et compensatoires (*vertes*) et les conséquences sur les performances motrice (*bleue*). Figure adaptée de Poirier et al. (2021).

CE QU'IL FAUT RETENIR

L'élaboration d'un mouvement volontaire implique plusieurs étapes : **l'intention**, la **planification**, la **programmation**, l'**exécution** et l'**évaluation**. L'aire motrice primaire **M1**, et les aires associatives comme l'**APM** et l'**AMS** interconnectées avec les **noyaux gris centraux** sont impliquées dans la planification. Ces mêmes aires, en liaison avec le cervelet, sont impliquées dans la programmation et l'évaluation des mouvements. Tout au long de ce processus, le contrôle sensoriel fournit en temps réel des informations sur l'état du système sensorimoteur.

Les **modèles internes** sont des représentations mentales de notre corps et notre environnement. Le modèle **inverse ajuste** les mouvements en temps réel, tandis le **modèle direct prédit** les conséquences d'une action motrice. Ils sont construits à partir d'expériences passées et intègrent des **programmes moteurs** stockés en **mémoire à long terme**, notamment en **mémoire procédurale** pour les HM.

CE QU'IL FAUT RETENIR (suite)

Le **vieillessement normal** est le processus physiologique sans maladies associées, sans détérioration de la qualité de vie ou de l'autonomie. Il est caractérisé par des changements structuraux et fonctionnels des SNC et SNP, ainsi que du système musculo-squelettique. Ces changements influencent toutes les étapes du contrôle moteur. Cependant, des **compensations**, notamment la suractivation cérébrale et la recalibration des modèles internes, peuvent compenser ces déficits.

Pour contrer les effets du vieillissement et renforcer les compensations, **l'apprentissage moteur** permettrait aux personnes âgées de maintenir leurs HM et d'améliorer leur capacité à planifier, programmer, exécuter et ajuster les mouvements.

3. Apprentissage moteur.

3.1. Définition.

« L'apprentissage moteur est un ensemble de processus cognitivo-moteurs associés à la pratique et l'expérience qui conduisent à des changements relativement permanents de la performance des habiletés motrices. » (Schmidt & Lee, 1991, 1999).

Cette définition considère l'apprentissage moteur comme un ensemble de processus. Lorsque l'organisme est engagé dans une tâche et sa répétition, les modifications internes qui restructurent le SNC grâce à sa plasticité peuvent être en cours mais encore insuffisamment effectives pour faire apparaître un nouveau comportement. L'amélioration de la performance est le seul aspect visible de l'apprentissage. Elle est dépendante de la pratique ou de l'expérience, c'est-à-dire qu'elle est liée à l'entraînement et à des interventions ciblées plutôt qu'au développement dû à la maturation ou au vieillissement. Finalement, cet apprentissage est relativement permanent, c'est-à-dire qu'il doit être durable et stable pour être une transformation significative du comportement.

3.1.1. Classification des habiletés motrices.

Les HM peuvent être classées selon leur type, complexité/difficulté et familiarité (Fig.12; Voelcker-Rehage et al., 1999; Wulf & Shea, 2002; Voelcker-Rehage, 2008). Les classifications les plus courantes en ergonomie et sciences comportementales les divisent en habiletés discrètes, sérielles ou continues (Schmidt, 1975), ouvertes ou fermées (Poulton, 1957), et globales ou fines (Cratty, 1973). Selon les approches développementales, elles peuvent être regroupées suivant les étapes de construction de la motricité humaine : activités staturo-posturales, manipulatoires et

locomotrices (Smith & Smith, 1962, Bonney & Smits-Engelsman, 2019). Ces HM fondamentales sont transformées et intégrées à des techniques pour former des habiletés spécifiques, hautement culturelles, en tant que pratiques sociales, physiques et sportives, telles que le *break-dance*. Ces dernières mettent en œuvre des programmes moteurs primaires, en les incorporant tels quels ou en modifiant leur organisation car ces programmes sont transformables par auto-adaptation (Paillard, 1985). La recherche sur la motricité globale se concentre principalement sur le développement moteur de l'enfance et, à ce jour, reste peu explorée chez l'adulte (Wulf & Shea, 2002).

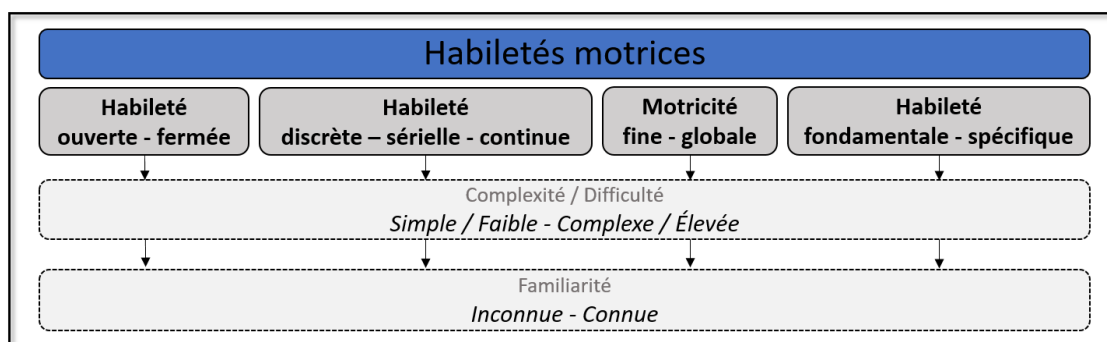


Figure 12 | Classification des habiletés motrices.

Les HM peuvent être classées en habiletés ouvertes et fermées en fonction de l'incertitude provenant du milieu et/ou des partenaires/adversaires. Les habiletés ouvertes nécessitent de s'ajuster à un environnement changeant, tandis que l'exécution peut être planifiée à l'avance sans s'attendre à des changements environnementaux pour les habiletés fermées. Elles peuvent également être distinguées en habiletés discrètes (avec un début et une fin distincts, p.ex. *lancer une fléchette*) ou continues (sans début ou fin distincts, nécessitant la répétition de schémas de mouvements qui peuvent être des cycles, p.ex. *nager*). Les habiletés sérielles sont des actions discrètes qui sont enchaînées et organisées (p.ex., *un enchaînement de pas au break-dance*). L'implication musculaire exigée différencie les HM fines (impliquant peu de mouvements corporels, souvent la manipulation manuelle d'objets tout en étant assis) des globales (qui nécessitent une implication musculaire globale – des mouvements du corps entier et/ou multi-articulaires). Enfin, on retrouve les habiletés fondamentales (posture, manipulation, locomotion) et les habiletés spécifiques.

Ce travail de thèse reposera en partie sur la classification de Cratty (1973), qui distingue les HM fines et globales. En se référant à cette distinction, cette classification fournit un cadre conceptuel qui peut guider les praticiens (entraîneurs sportifs ou professionnels de la rééducation) dans la conception et la mise en œuvre d'interventions liées à l'apprentissage moteur. Elle met l'accent sur les mouvements fonctionnels pertinents pour les activités quotidiennes, se révélant donc aussi utile pour étudier l'apprentissage moteur chez les personnes âgées. Les HM globales se caractérisent par le nombre et la taille des groupes musculaires sollicités (plus de 50% des muscles du corps) ainsi que l'amplitude des mouvements requis (Magill, 2010). Contrairement aux HM fines, elles font généralement intervenir les muscles squelettiques profonds et antigravitationnels ainsi que des mouvements du centre de gravité (Hoedlmoser et al., 2015).

3.2. Les paradigmes de l'apprentissage moteur.

Afin d'explorer les processus de l'apprentissage sur les plans comportementaux et neurophysiologiques, les deux paradigmes fréquemment étudiés sont l'adaptation motrice⁴ et l'apprentissage de séquences motrices (King et al., 2013 pour une revue).

L'adaptation motrice implique la modification de mouvements précédemment appris ou la modification d'un programme moteur primaire d'une manière non prévue à l'origine, en réponse à des changements externes de la tâche ou de l'environnement. Elle est généralement étudiée en modifiant les conditions environnementales dans lesquelles les participants évoluent, en introduisant des distorsions visuelles (Gonshor & Jones, 1976; Rossetti et al., 1998) ou des perturbations mécaniques (Ghilardi et al., 2000; Hoedlmoser et al., 2015). Par exemple, le port de lunettes prismatiques perturbe les coordinations visuo-manuelles et entraîne l'échec du pointage. Les prismes dévient l'image de la cible à pointer du doigt proportionnellement à leur angle de déviation. Au début, le sujet rate la cible qu'il pointe en fonction du côté (droit ou gauche) et de l'amplitude (en degrés) de la déviation induite. Puis, au fur et à mesure des essais et des erreurs, il recalibre la coordination visuo-manuelle. Si le sujet pointe la cible immédiatement après avoir retiré les lunettes, la nouvelle coordination lui fait manquer de nouveau la cible, avant de retrouver rapidement la coordination d'origine. De même, l'inversion des commandes de direction d'un vélo (i.e. tourner le guidon à gauche fait tourner la roue avant vers la droite) exige d'inverser les schémas moteurs habituels pour maintenir l'équilibre du vélo et changer de direction.

« L'apprentissage moteur séquentiel est un processus par lequel une combinaison de mouvements distincts arrive à être effectuée avec aisance et fluidité après une pratique répétée. » (Doyon et al., 2011).

Cette thèse porte sur l'apprentissage moteur séquentiel (APseq). Dans la section suivante, nous détaillons ses caractéristiques et ses processus neurophysiologiques.

⁴ Certains auteurs utilisent le terme d'auto-adaptation sensorimotrice (Paillard, 1985). Dans un sens restrictif, elle correspond à la transformation de la motricité primaire, grâce à la contrainte induite par un aménagement de l'environnement. Le port de lunettes prismatiques répond bien à cette définition puisqu'il désorganise la coordination œil – main dans une tâche de pointage mais reconstruit un pointage précis au fur et à mesure des essais et des erreurs. L'auto-adaptation est d'abord sensorimotrice mais peut être accélérée par des processus mentaux, comme la prise en compte de la connaissance du résultat quant à la précision du pointage. Le terme 'adaptation' est fréquemment utilisé pour expliquer des ajustements globaux du comportement, sans aller dans le détail de ses causes.

4. Apprentissage moteur séquentiel.

4.1. Les tâches motrices séquentielles.

Plusieurs paradigmes expérimentaux évaluent l'APseq en utilisant des tâches de temps de réaction sériel (SRTT, *Serial Reaction Time Task*), des tâches d'opposition (SFOT, *Sequential Finger Opposing Task*) ou de tapotement des doigts (SFTT, *Sequential Finger Tapping Task*) et des tâches de pincement isométrique visuel séquentiel (SVIPT, *Sequential Visual Isometric Pinch Task*). Étant donné que ces tâches exigent la répétition de séquences, elles sollicitent des HM sérielles, où les actions individuelles sont enchaînées et structurées.

SRTT : La tâche d'association stimulus – réponse implique une réaction rapide des participants à des stimuli (lettres, chiffres, symboles) présentés séquentiellement. Les participants doivent appuyer sur des touches spécifiques en réponse à chaque stimulus. L'APseq peut être intentionnel (apprentissage explicite ; Karni et al., 1995) ou non intentionnel (absence de conscience de la séquence, apprentissage implicite, Robertson et al., 2004). Lors d'un apprentissage implicite, les séquences à réaliser alternent entre une séquence qui suit une structure prédéterminée (celle spécifique à apprendre) et une séquence aléatoire (Fig.13A). L'apprentissage est alors démontré par des temps de réaction plus faibles pour les stimuli de la séquence spécifique par rapport à ceux aléatoires.

SFOT ou SFTT. Lors d'une tâche SFOT, les participants doivent toucher du pouce l'un des quatre doigts de leur main en suivant une séquence prédéterminée. La SFTT est une variante plus largement utilisée de cette tâche. Le mouvement est effectué avec un ou plusieurs doigts sur un clavier. La séquence est connue à l'avance et apprise explicitement par le participant à qui l'on demande de la reproduire (Fig.13B).

SVIPT. Dans la tâche de pincement isométrique visuel, les participants pincent un capteur de force isométrique tenu entre leur pouce et index, ce qui permet de contrôler le mouvement d'un curseur à l'écran. L'objectif est de déplacer rapidement et précisément le curseur depuis une position de départ vers d'autres positions déterminées en variant la force de pincement exercée sur le capteur (Fig.13C).

Bien que notre motricité mobilise à la fois des HM fines et globales, la recherche sur l'APseq a, jusqu'à présent, largement négligé la motricité globale (Wulf & Shea, 2002). Parmi ces trois tâches, la SFTT constitue un choix optimal pour transférer les habiletés digitales acquises vers cette même tâche, mais utilisant d'autres effecteurs.

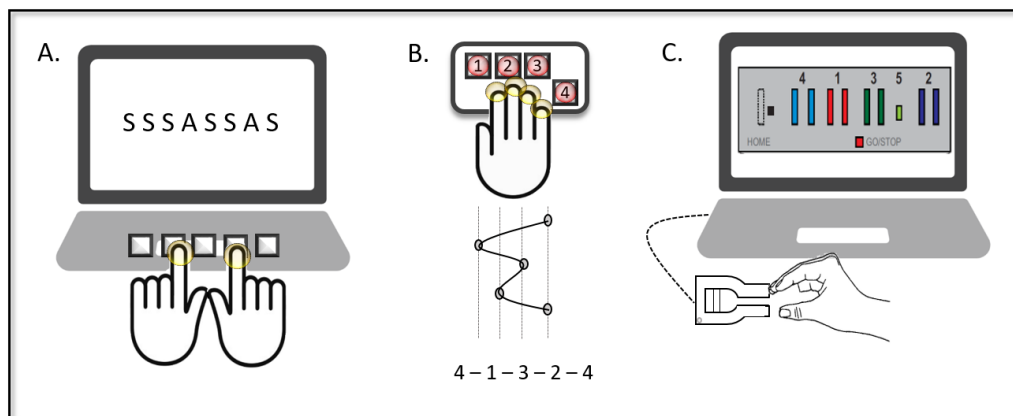


Figure 13 | Illustration des principaux paradigmes de l'apprentissage moteur séquentiel.

A. Dans une SRTT, les participants appuient sur la touche du clavier qui correspond à la cible présentée à l'écran. La séquence contient des informations prédéterminées (représentées par les lettres S) formant une séquence, tandis que les lettres A représentent les données aléatoires. **B.** Dans une SFTT, les participants pressent des touches dans un ordre prédéterminé et appris, tel que 4-1-3-2-4. **C.** Dans une SVIPT, les participants déplacent un curseur depuis une position de départ vers d'autres positions prédéterminées, en ajustant la force de pincement exercée sur le capteur. Figure adaptée de Reis et al. (2009).

4.2. Les différentes phases de l'apprentissage séquentiel.

L'apprentissage moteur comporte plusieurs phases. Selon Fitts (Fitts, 1964; Fitts & Posner, 1967), ce sont les stades cognitif, associatif et automatisé (Fig.14). Au stade cognitif, l'individu cherche à comprendre le but que la tâche doit atteindre, ce qui implique le lobe frontal et l'hippocampe, attestant une activité cognitive intense et une forte sollicitation de sa mémoire de travail (Jueptner et al., 1997). Il transforme progressivement le but de l'action, qui est verbalisable, en un apprentissage implicite, en se concentrant sur la planification et la coordination des mouvements pour construire de nouveaux schémas moteurs. Les performances sont variables et l'attention est portée sur les résultats et les retours externes. Au stade associatif, les prédictions motrices et les modèles internes s'affinent, ce qui se traduit par des mouvements plus fluides (suppression des mouvements parasites), moins d'erreurs et une augmentation de la vitesse d'exécution. Enfin, au stade autonome, l'expertise est atteinte et les mouvements s'automatisent. L'individu exécute la tâche avec précision, un contrôle infra-conscient, une charge cognitive réduite et une mémoire de travail disponible. L'activation du lobe frontal prédominante au stade cognitif, diminue progressivement au profit d'une augmentation de l'activité de structures sous-corticales, en particulier du striatum. Ceci reflète une transition fonctionnelle entre processus cognitifs, associatifs et autonomes (Hubert et al., 2007).

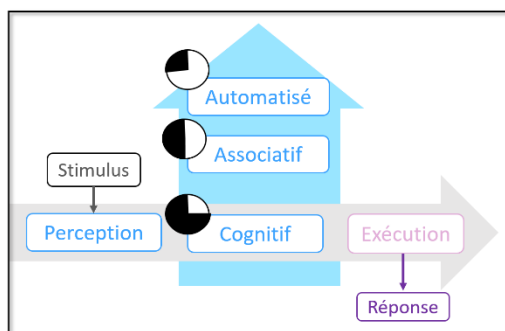


Figure 14 | Modèle de Fitts-Posner sur l'apprentissage des habiletés motrices.

L'apprentissage des HM comporte les stades cognitif, associatif et automatisé. ○ La partie noircie du cercle représente la proportion de la mémoire de travail engagée lors de la tâche, avec sa diminution progressive à mesure de l'automatisation.

4.2.1. Modèle de Doyon : compréhension comportementale de l'apprentissage séquentiel.

Un modèle plus contemporain est proposé par Doyon (Doyon et al., 2003; Doyon & Benali, 2005; Doyon et al., 2018). Selon son modèle, l'AP_{seq} est composé d'une phase **rapide**, puis de phases **plus lentes** entrecoupées de phases intermédiaires, jusqu'à l'automatisation et la rétention à long terme (Fig.15). L'apprentissage rapide ou phase **acquisition** opère durant l'exécution d'un nouveau mouvement et conduit à une progression rapide. D'un point de vue comportemental, on observe une amélioration significative des performances au cours d'une même séance. L'apprentissage lent se produit au cours des séances ultérieures, qui peuvent s'étendre sur plusieurs jours, voire des mois. De petites améliorations de performance peuvent encore être observées. Puis, la performance se stabilise et le comportement est réalisé avec un minimum de ressources cognitives : l'automatisation est atteinte. Entre l'apprentissage rapide et lent, intervient un processus intermédiaire appelé **consolidation**. Sans pratique supplémentaire, la trace mnésique, initialement fragile, est transformée en une forme plus durable. Elle devient résistante aux interférences au-delà d'une fenêtre temporelle critique de 4 à 6 heures après la première séance d'entraînement (Dayan & Cohen, 2011; Dudai, 2004). La consolidation est relative à deux périodes distinctes, la première dépendant du temps, où une période éveil/repos permet le maintien en mémoire de l'habileté nouvellement acquise, avec une stabilisation de la performance. La seconde dépend du sommeil qui entraîne, le plus souvent, un gain supplémentaire de performance (Walker, 2005).

Avec ce modèle, les effets de l'apprentissage se manifestent à deux moments distincts. D'une part, les gains de performances lors de l'entraînement correspondent à l'**apprentissage en ligne**. D'autre part, la stabilisation ou l'augmentation de performance entre les séances différées attestent d'un **apprentissage hors ligne** (Robertson et al., 2004; Reis et al., 2009; Saucedo Marquez et al., 2013). Ensemble, ces performances, qu'elles soient en ligne ou hors ligne, représentent l'HM spécifique qui peut être stockée en mémoire procédurale. La **rétention à long terme** est effective lorsque la tâche est facilement réalisée après de longs délais sans pratique supplémentaire. Cependant, de légères pertes peuvent survenir si la technique apprise n'est pas entretenue.

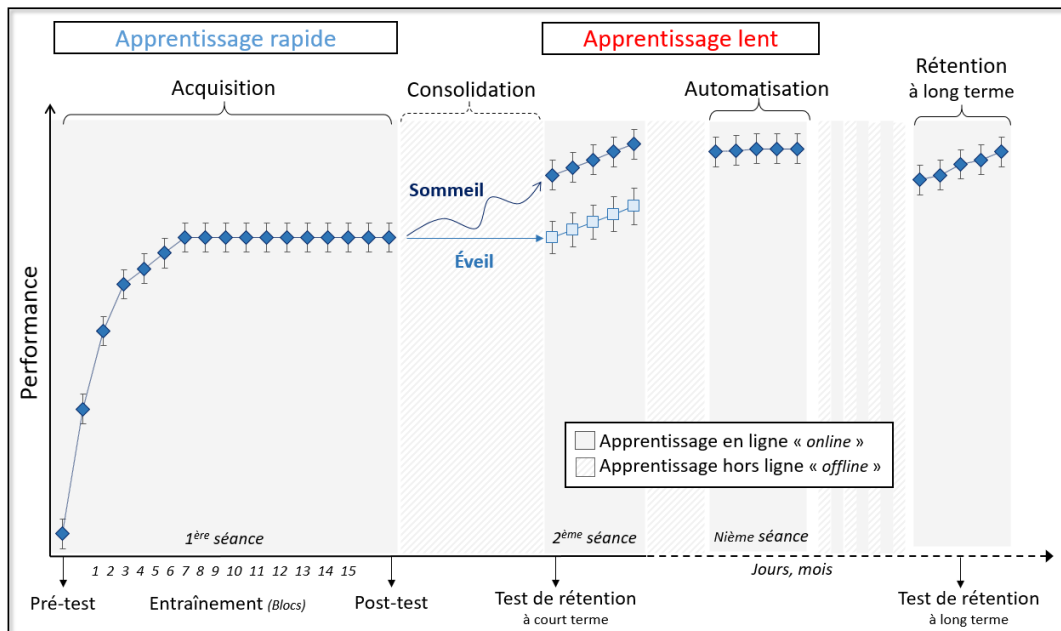


Figure 15 | Les phases de l'apprentissage selon le modèle de Doyon.

Le graphique représente l'évolution des performances en fonction des différentes phases de l'apprentissage. Après 15 blocs d'entraînement, entre le pré-test et le post-test de la 1^{ère} séance, la performance augmente rapidement, reflétant l'acquisition. Les séances d'entraînements ultérieures (2^{ème} et Nième séance) montrent des légères améliorations de la performance, caractérisant l'apprentissage lent. Lorsque la performance se stabilise, l'automatisation est atteinte. Les performances intra-séances illustrent l'apprentissage en ligne (*gris, en remplissage plein*). La stabilisation des performances après une période d'éveil (*bleu clair*) ou l'amélioration de celles-ci après une période de sommeil (*bleu foncé*), témoigne d'un apprentissage hors ligne (*gris, en remplissage quadrillé*). Puis, la rétention à long terme se manifeste par la capacité aisée à se souvenir de la tâche après une période prolongée sans entraînement.

4.3. Résultats comportementaux.

L'APseq est évalué en mesurant l'amélioration de la vitesse (p.ex., le temps d'exécution de la séquence) et de la précision (p.ex., le nombre de séquences correctes ; Karni et al., 1998; Kuriyama, 2004) de la performance. Elle est également évaluée avec des scores combinés de vitesse et de précision (Rumpf et al., 2017; Freitas et al., 2020). L'évaluation de l'acquisition est réalisée à l'aide d'un pré-test et d'un post-test, effectués avant et après la première période d'entraînement. La consolidation est évaluée au moyen d'un test de rétention, pour lequel les participants retournent au laboratoire après une période sans pratique (d'éveil ou de sommeil) pour reproduire la même séquence motrice. En général, durant ces tests, il est demandé aux participants de réaliser les séquences de mouvements le plus précisément et rapidement que possible.

L'APseq se produit simultanément et indépendamment à travers deux processus appelés « spatial » et « moteur » (Hikosaka et al., 2002). La **représentation spatiale** est indépendante de l'effecteur, avec un apprentissage basé sur les objectifs du mouvement (*goal-based component*). Elle est prédominante au début de la pratique.

En revanche, la **représentation motrice** est dépendante de l'effecteur, avec un apprentissage basé sur le mouvement en soi (*movement-based component*). Elle est prédominante à un stade avancé de la pratique (Grafton et al., 1998; Cohen et al., 2005). Il est donc possible de mesurer l'acquisition des compétences dérivées du but, telles que la connaissance de la séquence indépendamment des doigts utilisés, ou l'acquisition des compétences dérivées du mouvement, telles que la connaissance de la configuration des doigts indépendamment de la séquence requise (Cohen et al., 2005; King et al., 2022).

4.3.1. Les tâches séquentielles de motricité fine.

Acquisition.

Quelques minutes de pratique d'une SFTT suffisent à l'acquérir (Karni et al., 1998; Walker et al., 2003; Kuriyama, 2004; Gudberg et al., 2015), avec des gains de performance élevés au cours de la première séance d'entraînement. Par exemple, après 12 blocs de 30 secondes de répétition d'une séquence avec la main dominante, la vitesse a augmenté de 40% et 99%, tandis que le nombre d'erreur a diminué de 34% et 36% pour une SFTT composée respectivement de 5 éléments et 9 éléments (Fig.16A ; Kuriyama, 2004). Lors de tâches séquentielles, les personnes âgées améliorent aussi significativement leurs performances, indiquant qu'elles sont toujours capables d'apprendre de nouveaux mouvements. Cependant, elles présentent des performances initiales inférieures à celles des personnes jeunes. Même avec plusieurs blocs d'entraînement, elles ne parviennent pas à atteindre la performance des jeunes (Harrington & Haaland, 1992; Spencer et al., 2007; Wilson et al., 2012; Caçola et al., 2013; Gudberg et al., 2015; Bottary et al., 2016). Elles présentent des déficits dans la vitesse et dans les gains d'APseq explicite (Fig.16B).

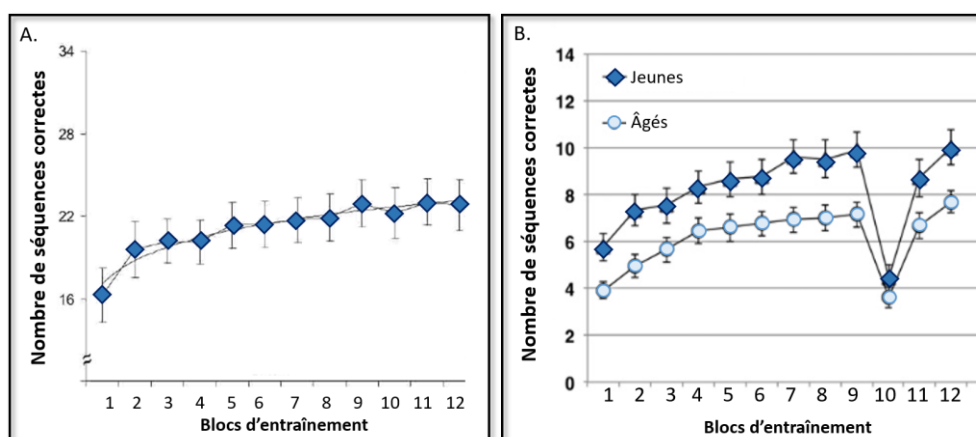


Figure 16 | Exemples de courbes d'acquisition lors d'une SFTT et d'une SRTT explicites.

A. Lors d'une SFTT de 5 éléments, la performance passe de 16,3 séquences au bloc 1 à 22,8 séquences au bloc 12, soit 40% d'augmentation. Figure adaptée de Kuriyama et al. (2004). **B.** Pendant l'entraînement, les participants devaient répéter une SRTT explicite de 5 éléments (sauf au bloc 10 où la séquence était aléatoire). Les deux groupes d'âge ont amélioré leurs performances, mais les âgés (*bleu clair*) ont réalisé moins de séquences correctes par rapport aux jeunes (*bleu foncé*). Figure adaptée de Bottary et al. (2016).

L'amélioration de la vitesse est associée au développement de processus de regroupement appelés « *chunk moteurs* » (Sakai et al., 2003, 2004; Diedrichsen & Kornysheva, 2015). Ils consistent en des sous-séquences distinctes de mouvements des doigts, regroupant des éléments individuels de la séquence en unités plus grandes, généralement composées de deux ou trois éléments (Bo & Seidler, 2009; Verwey et al., 2009). À l'intérieur de ces *chunks*, le temps de mouvements est beaucoup plus faible conduisant à une amélioration de la vitesse de la séquence entière. On les identifie par l'intervalle de temps plus long qui les sépare, souvent conjugué à augmentation du taux d'erreur d'un *chunk* à un autre (Abrahamse et al., 2013; Lungu et al., 2014). Le premier élément de la séquence est exécuté plus lentement que les suivants. Ensuite, d'autres réponses relativement lentes se produisent entre le deuxième et le dernier élément (Fig.17A ; Bo & Seidler, 2009). Il est aussi possible de circonscrire les *chunks* en analysant les motifs de mouvements tels que la répétition (p.ex. 4-1-2-4-1-2) ou l'inversion (p.ex. 4-1-2-2-1-4) et identifiant les transitions faciles et difficiles avec les temps inter-éléments (Fig.17B; Kuriyama, 2004).

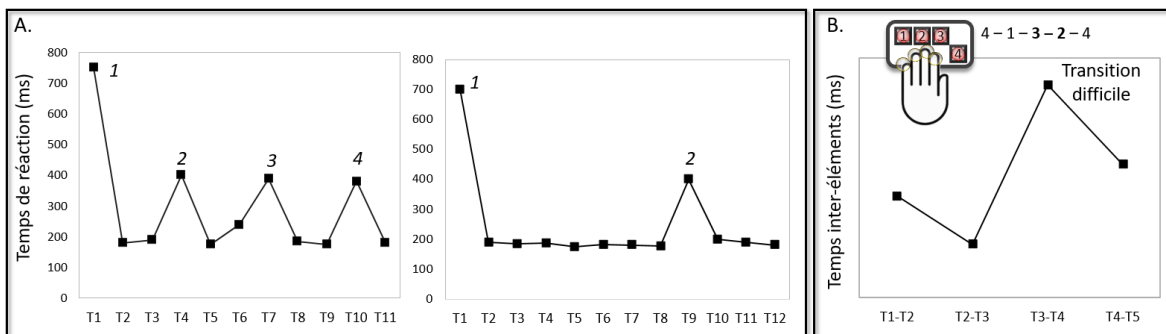


Figure 17 | Pattern caractéristique des temps de réaction lors de tâches séquentielles.

A. Pour une séquence de 11 éléments, l'initiation de la première touche T1 demande plus de temps, c'est le point de départ du premier *chunk*. Ensuite, les temps de réaction plus longs sont supposés être le point de départ des autres *chunks*. Par exemple, la séquence de 11 éléments peut être regroupée en 3-3-3-2 (à gauche) et en 8-4 (à droite). Figure adaptée de Bo & Seidler (2009). **B.** Le motif de la séquence et l'intervalle de temps entre les éléments aident à identifier les *chunks*. Lors d'une SFTT (4-1-3-2-4), la transition entre la touche T3 et T4 (3-2) est difficile, conduisant à une durée inter-éléments plus élevée qui peut représenter la délimitation entre deux *chunks*. Figure adaptée de Kuriyama et al. (2004).

Des études ont observé une corrélation positive entre la capacité de mémoire de travail visuospatiale d'individus jeunes ou âgés et la longueur des *chunks*. Une mémoire de travail visuospatiale de capacité élevée est associée à la formation de *chunks* longs. En plus de prédire l'organisation des séquences motrices, cette mémoire est corrélée au taux d'APseq explicite dans ces deux tranches d'âge. Son altération entraîne un déficit d'acquisition initiale des séquences motrices (Bo et al., 2009; Bo & Seidler, 2009). En résumé, une mémoire de travail efficace permet de former des *chunks* plus longs, eux-mêmes associés à une meilleure performance.

Quand le nombre d'éléments à retenir est élevé, la stratégie pour améliorer l'apprentissage consisterait à former des *chunks* de plus en plus étendus mais ce processus reste entravé par la capacité limitée de la mémoire de travail. Par conséquent, le nombre d'erreurs augmente avec la longueur des séquences, indiquant que l'exécution d'une SFTT est plus difficile lorsque la séquence est plus longue (Catalan, 1998; Kuriyama, 2004; Blischke & Malangré, 2017).

La quantité de pratique est un élément crucial dans l'APseq. Douze et 15 blocs d'entraînement représenteraient la quantité nécessaire pour atteindre une performance asymptotique au cours d'une séance (Doyon & Benali, 2005). Lors de l'apprentissage d'une SFTT de 5 éléments, deux études ont montré des plateaux de performance différents (Nettersheim et al., 2015; Gheysen et al., 2017). Dans la première, les participants répétaient la SFTT pendant 12 blocs, espacés de 30 secondes de repos. L'évaluation bloc par bloc a révélé un plateau de performance autour du 6 et 7^{ème} blocs (Nettersheim et al., 2015). Dans la deuxième, l'entraînement de la SFTT comportait 14 blocs, espacés de 15 secondes de repos. En comparant les blocs deux à deux, l'augmentation de la vitesse peut être divisée en trois périodes : une augmentation rapide lors des blocs 1 à 3, une progression plus lente lors des blocs 4 à 9 et enfin une stabilisation lors des blocs 10 à 14. Ces observations montrent que l'asymptote de performance peut varier en fonction des caractéristiques de l'entraînement, comme le temps de repos entre les blocs, des caractéristiques de la tâche, ou de la variabilité inter-sujet. En résumé, l'apprentissage suit une fonction logarithmique dépendante du nombre d'essais. Au cours de la première session, la courbe d'apprentissage, mesurée par la vitesse d'exécution d'une tâche, est caractérisée par des progrès initiaux rapides mais qui ralentissent et se stabilisent à mesure que la tâche est acquise.

Consolidation.

Les changements de performance entre la fin de l'acquisition et le début de la session ultérieure sont des indicateurs de la consolidation. Selon le modèle proposé par Walker et al. (2005), elle se concrétise par la stabilisation ou l'amélioration de la performance (Fig.18A). Chez des jeunes, une période de 6 heures conduit à une stabilisation voire une légère amélioration, tandis qu'une période de consolidation similaire incluant le sommeil montre des améliorations significatives de 20 à 40% (Walker et al., 2002, 2003; Kuriyama, 2004; Fischer, 2005; Doyon, Korman, et al., 2009). Le sommeil est donc avantageux pour consolider un APseq (King et al., 2017; Schmid et al., 2020 pour des revues). Différentes périodes d'éveil de 3, 6, 9 ou 12 heures après l'entraînement, ont été testées pour évaluer leur effets sur la consolidation (Walker, 2005 ; Fig.18B). Quatre heures suffisent à consolider la compétence précédemment acquise (Muellbacher et al., 2002; Brawn et al., 2010; Nettersheim et al., 2015; Gudberg et al., 2015), en rendant sa représentation mnésique résistante aux interférences (Walker et al., 2003).

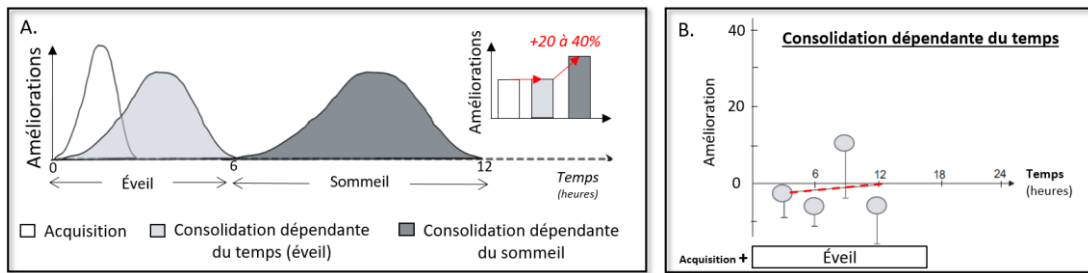


Figure 18 | Les processus de consolidation.

A. L'acquisition (*en blanc*) entraîne une amélioration importante et rapide. Les performances se stabilisent durant une période d'éveil de 6 heures (*en gris clair*), puis s'améliorent, c'est le second aspect de la consolidation qui est dépendante du sommeil (*en gris foncé*). B. Des intervalles de temps de 3 à 12 heures après l'acquisition montre une stabilisation des performances. Figures adaptées de Walker et al. (2005).

De plus, lors de tâches séquentielles impliquant les doigts, les deux représentations de l'APseq, spatiale et motrice, seraient consolidées différemment. Le sommeil favoriserait la consolidation de la première, tandis que la deuxième se consoliderait avec le simple passage du temps (Cohen et al., 2005; Albouy et al., 2013a; Albouy et al., 2015).

La consolidation des personnes âgées est altérée (King et al., 2013, pour une revue). Lors d'une SFTT, les plus jeunes présentent des gains hors ligne allant entre 10 et 15% après une nuit de sommeil, alors qu'aucun gain n'est observé chez les plus âgées (Gudberg et al., 2015; Bottary et al., 2016). La consolidation dépendante d'une période d'éveil semble également être affectée par l'âge, mais les résultats sont plus hétérogènes. Les mêmes études montrent une stabilisation (Gudberg et al., 2015) voire une diminution des performances (Bottary et al., 2015) après 12 heures, alors qu'une stabilisation est observée chez les jeunes (Fig.19).

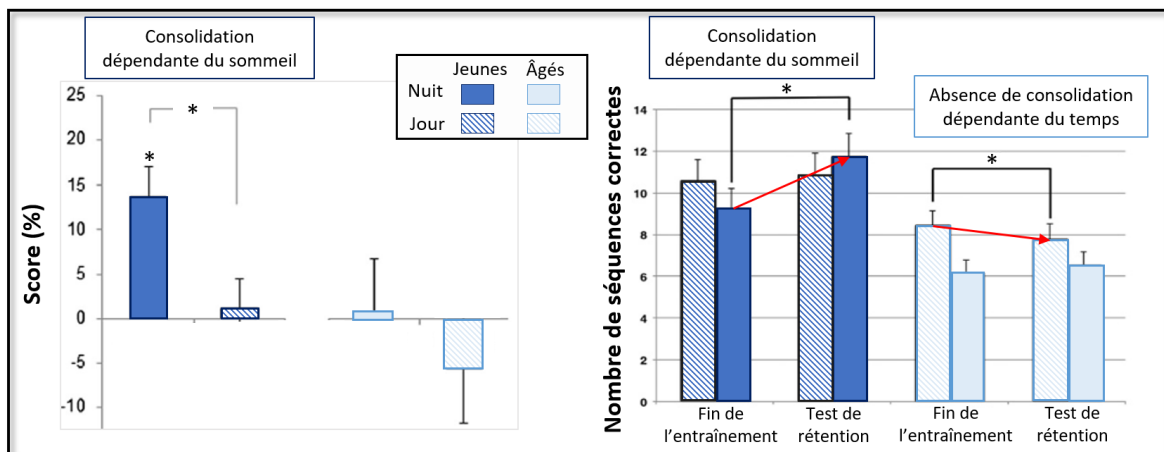


Figure 19 | Exemples de consolidation d'une SFTT chez des personnes jeunes et âgées.

Des participants jeunes (*en bleu foncé*) et âgés (*en bleu clair*) ont réalisé une SFTT de 5 éléments. La consolidation a été évaluée après 12 heures de sommeil (*groupe nuit, en remplissage plein*) ou d'éveil (*groupe jour, en remplissage quadrillé*). Chez les jeunes, les performances augmentent après une nuit de sommeil et se stabilisent après un temps d'éveil équivalent. Chez les âgés, aucune augmentation de performance n'est observée après la nuit de sommeil. Une stabilisation (*à gauche*) voire une diminution (*à droite*) sont constatées après la période d'éveil. Figures adaptées de Gudberg et al. (2015) et Bottary et al., (2016). * pour $p < 0.05$.

Apprentissage lent et rétention à long terme.

Après l'apprentissage rapide (acquisition en une seule séance) et une première consolidation, de légères améliorations puis des stabilisations se produisent lors des séances ultérieures. Chez les jeunes, un entraînement sur 5 semaines avec 10 à 20 minutes de pratique quotidienne permet une augmentation de la vitesse d'exécution d'une SFTT de 5 éléments. Au premier entraînement, la vitesse était de 34,8 seq/min pour atteindre 76,8 seq/min au dernier, soit 55% de gains, doublant ainsi la vitesse initiale cinq semaines plus tard (Karni, 1996; Karni et al., 1998). Toutefois, 23% de gains se sont produits lors de la première séance (passant de 34,8 à 45 seq/min). Lors de la deuxième, réalisé 24 heures plus tard, un gain hors ligne de 10% a été constatée (passant de 45 à 50 seq/min). Des améliorations légères ont eu lieu au cours des séances suivantes, et les performances ont atteint un plateau asymptotique après 3 semaines, traduit l'automatisation de l'habileté. D'autres études montrent que les performances des tâches séquentielles s'améliorent lors de cinq jours consécutifs d'entraînement (SFTT, Penhune & Doyon, 2002 ; SVIPT, Reis et al., 2009). L'étude menée par Reis et al. (2009) démontre que cette progression est principalement attribuable aux gains en ligne, avec des gains potentiellement plus élevés en première session.

Enfin, des tests de rétention à court et à long terme ont montré des améliorations/stabilisations persistantes des performances, allant de 24 heures à 1 an, après une seule ou plusieurs sessions d'entraînement (Walker et al., 2002, 2003; Penhune & Doyon, 2002; Reis et al., 2009).

L'apprentissage multisession et la rétention ont aussi été étudiés chez des personnes âgées. Dans l'étude de Boraxbekk et al. (2016), elles ont réalisé deux entraînements par semaine, pendant six semaines, totalisant 72 minutes de pratique d'une SFTT. Entre la première et la dernière séance, le nombre de séquences correctement réalisées a augmenté de 72% (Boraxbekk et al., 2016). Cette progression comprend à la fois les périodes d'acquisition lors de la première séance, de consolidation et de rétention à court terme entre les séances bihebdomadaires. Puis, les performances sont restées stables lors du test réalisé 5 jours plus tard, attestant d'une rétention à moyen terme de l'apprentissage. Cependant, nous ne disposons d'aucune donnée sur l'évolution des gains en ligne et hors ligne.

4.3.2. Les tâches séquentielles de motricité globale.

Acquisition

La plupart des études ont examiné l'APseq utilisant les doigts, négligeant les autres parties du corps (Wulf & Shea, 2002). Les quelques études sur les mouvements séquentiels de bras, impliquant la mobilité de l'épaule, du coude et du poignet, ont constaté une amélioration de la

vitesse et de la précision au cours de la phase d'acquisition, avec une progression plus marquée lors des premiers essais, notamment grâce à la construction des *chunks* moteurs (Park & Shea, 2005). Néanmoins, elles ont utilisés des dispositifs expérimentaux variés qui s'éloignent du paradigme traditionnelle de la SFTT (Park & Shea, 2005; Kempler & Richmond, 2012; Malangré et al., 2014; Malangré & Blischke, 2016; Blischke & Malangré, 2017).

De manière intéressante, Gudberg et al., (2015) ont comparé les courbes d'APseq d'une version classique d'une SFTT à une version adaptée de la même tâche, utilisant des mouvements de la main chez des participants jeunes et âgés (Fig.20). Malgré des performances initiales et finales inférieures chez les participants âgés par rapport aux jeunes, leurs capacités d'apprentissage étaient préservées, leurs performances s'étant améliorées au cours de l'entraînement des deux tâches. Les performances moyennes étaient plus élevées pour la version adaptée par rapport à la version classique de la SFTT chez les âgés, tandis qu'aucune différence n'était observée entre les deux tâches chez les jeunes (Fig.20). Le déclin lié à l'âge dans la dextérité motrice fine pourrait être responsable de la différence observée entre les versions de la SFTT chez les âgés.

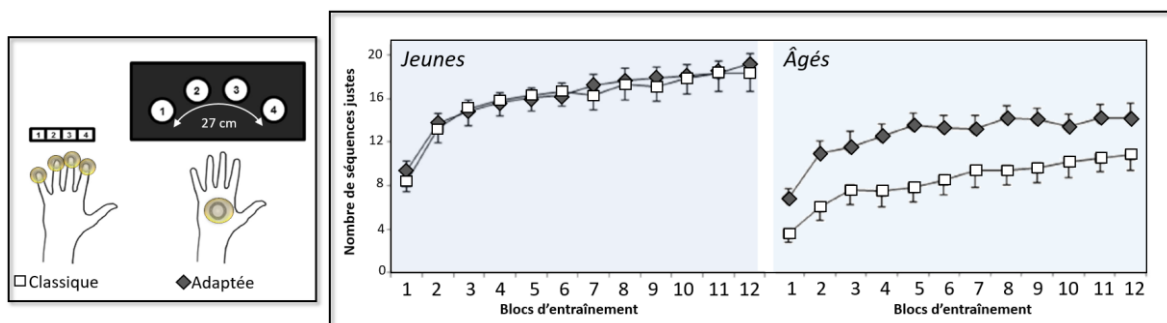


Figure 20 | Comparaison d'une SFTT classique et adaptée chez des personnes jeunes et âgées.

Pendant 12 blocs d'entraînement, les participants devaient exécuter une séquence de 5 éléments avec leur main non dominante, soit en utilisant les doigts pour la version classique de la SFTT (*symbole* □), soit en utilisant la paume pour sa version adaptée (*symbole* ◆). Les courbes d'acquisition des deux tâches sont similaires chez les jeunes. Chez les âgés, les performances augmentent également. Elles demeurent inférieures tout au long de l'acquisition des deux tâches comparativement aux jeunes. L'augmentation de leur nombre de séquences justes est plus marquée pour la version adaptée de la SFTT. Figure adaptée de Gudberg et al. (2015).

Les tâches des mouvements de bras mobilisent davantage de masses musculaires que lors de la SFTT, mais restent axées sur la motricité fine. Pour étudier la motricité globale, le paradigme classique de la SRTT utilisant les doigts a été modifié afin de l'appliquer aux mouvements des pieds (Du et al., 2017; Du & Clark, 2018; Olivier et al., 2021). Dans l'étude de Du et al. (2017), les participants devaient répondre à des stimuli visuels en marchant rapidement et précisément vers des cibles disposées au sol, créant ainsi une séquence de 10 appuis (Fig.21A). L'entraînement consistait en 6 blocs, de chacun 10 répétitions de la séquence. Les blocs 1 à 4, ainsi que le bloc 6, présentaient des stimuli visuels suivant une séquence spécifique, tandis que

le bloc 5 présentait une séquence aléatoire. La performance (i.e. le temps de réaction) était meilleure pour le bloc 4 par rapport au bloc 5, illustrant l'acquisition de la séquence réalisée avec les pieds. Avec ce même protocole et en ajoutant un système de capture du mouvement, la même équipe a évalué les directions du centre de masse pendant la SRTT adaptée (Du & Clark, 2018). Avec l'acquisition, la direction de mouvements du centre de masse est moins variable, signe d'apprentissage. Ainsi, l'*APseq* de ce type de tâche est aussi dépendant des représentations basées sur les objectifs du mouvement (cibles à atteindre avec les membres inférieurs, avec le temps de mouvement) et celles basées sur le mouvement (déplacement du centre de masse).

Dans cette lignée, notre équipe s'est intéressée à l'*APseq* explicite d'une séquence de huit appuis sur des positions prédéfinies d'un tapis instrumentalisé avec une alternance d'appuis plantaires droit et gauche (Fig.21B; Freitas et al., 2020). Ce nouveau paradigme écologique a été conçu pour évaluer la fonction locomotrice et posturale, avec contrôle précis des performances (vitesse et exactitude des appuis). Il présente les caractéristiques d'un *APseq* explicite avec une séquence connue. Il poursuit des objectifs d'exécution précise et rapide, utilise huit déplacements et suit une structure de pratique, comprenant un pré-test, une phase d'entraînement, un post-test et un test de rétention. Après un entraînement de 12 blocs de 30 secondes, la performance, évaluée par le nombre d'appuis plantaires corrects, a augmenté d'environ 50%, démontrant la phase d'acquisition, avec un niveau asymptotique de performance atteint lors du 8^{ème} bloc.

Chez une population âgée, les tâches de motricité globale portent davantage sur la locomotion et l'équilibration (Voelcker-Rehage, 2008 pour une revue). Une seule étude s'est intéressée à l'*APseq* implicite avec la version adaptée de la SRTT (avec les pieds) chez des personnes jeunes et âgées (Johannsen et al., 2022). Cette étude a utilisé une plateforme équipée de capteurs de pression représentant 4 cibles avec 1 / 3 pour le pied gauche et 2 / 4 pour le pied droit (Fig.21C). Les participants, munis de marqueurs d'acquisition du mouvement, devaient exécuter une séquence de 12 appuis en réponse à des stimuli auditifs indiquant où placer leurs pieds. L'entraînement était constitué de 10 blocs de 72 essais chacun. La séquence spécifique était présentée dans les blocs 3 à 8 ainsi que dans le 10^{ème} bloc, tandis qu'une séquence aléatoire était utilisée pour les blocs 1, 2 et 9. Ce paradigme mobilisait à la fois des représentations basées sur les objectifs du mouvements (cibles à atteindre avec les membres inférieurs, et nombre d'erreurs) et celles basées sur les mouvements (moment du début du pas, durée passée sur les cibles). Un ralentissement général et une diminution de la précision ont été observés chez les participants âgés, mais il n'y avait aucune différence d'apprentissage de la séquence entre les jeunes et les âgés.

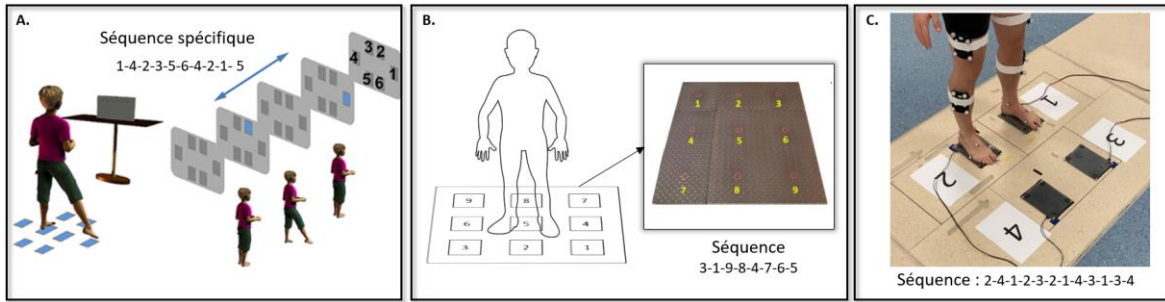


Figure 21 | Tâches séquentielles de mouvements impliquant l'ensemble du corps.

A. Dans cette SRTT adaptée avec les pieds, les participants répondaient à chaque stimulus visuel en effectuant un pas vers la cible au sol. Un numéro était associé à un carré situé spatialement, mais les numéros n'étaient pas affichés aux participants. Figure extraite de Du et al. (2017). **B.** Cette tâche s'effectue sur un tapis instrumentalisé de 1m² avec des capteurs de pression sous chaque cible numérotée de 1 à 9. Les participants debout sur le carré central, effectuent 8 déplacements d'appuis alternés droit-gauche, en commençant par le droit : 3-1-9-8-4-7-6-5. Les capteurs de pression sont matérialisés par des cercles rouges qui sont des cibles sur lesquelles il faut se positionner. Par contre, les chiffres ne sont pas visibles par les participants. Figure extraite de Freitas et al. (2020). **C.** Les participants équipés de marqueurs pour la capture de mouvement, devaient réaliser une séquence en suivant des stimuli auditifs qui annonçaient sur quelle cible (capteur de pression) poser leurs pieds (1 et 3 pour le pied gauche, et 2 et 4 pour le pied droit). La position de départ est sur la cible 1 et 2 (comme sur la photo, extraite de Johanssen et al., 2022).

À notre connaissance, aucune étude s'est intéressée à l'APseq explicite de tâches locomotrices, notamment adaptée de la SFTT, chez les personnes âgées. De plus, aucune étude n'a examiné spécifiquement l'évolution des représentations basées sur les objectifs ou sur le mouvement dans le cadre d'une telle tâche.

Consolidation.

Dans le contexte de l'apprentissage de tâches motrices globales ou d'habiletés sportives, les résultats sur les profils de consolidation sont divergents. Certaines études ont rapporté des profils de consolidation similaires aux tâches de motricité fine (Christova et al., 2018 ; Schmid et al., 2020 pour une revue) : une stabilisation des performances après une période d'éveil et une amélioration après une période de sommeil équivalente (Blischke et al., 2008; Genzel et al., 2012; Kempler & Richmond, 2012; Malangré et al., 2014). Par exemple, dans l'étude de Genzel et al. (2012), à partir du jeu *Dance Stage* sur Playstation, les participants devaient reproduire une chorégraphie affichée sur un écran à l'aide de quatre flèches directionnelles (avant, arrière, gauche et droite) sur un tapis de danse qui comportait les flèches équivalentes imprimées aux positions correspondantes. Cette chorégraphie était répétée trois fois lors d'un pré-test puis de nouveau trois fois lors d'un post-test, 12 heures plus tard, couvrant soit une période d'éveil, soit de sommeil. Les performances étaient supérieures au post-test pour le groupe ayant connu une période de sommeil durant la consolidation par rapport au groupe ayant eu une période d'éveil.

D'autres études n'ont pas identifié de différence de performances après une consolidation dépendante de l'éveil ou dépendante du sommeil (Fig.22A ; Blischke et al., 2008; Freitas et al., 2020; Gudberg et al., 2015).

Pour les tâches de motricité globale, les études utilisant le paradigme avec SRTT adaptée aux mouvements des pieds, n'ont pas évalué la consolidation (Du et al., 2017; Du & Clark, 2018; Johannsen et al., 2022) ou pas spécifié les changements de performances hors ligne après un tel apprentissage (Olivier et al., 2021). Concernant l'APseq explicite, les performances dans les tâches impliquant l'ensemble du corps se stabilisent après 12 heures de consolidation, que ce soit après une période de sommeil ou d'éveil (Fig.22B ; Freitas et al., 2020).

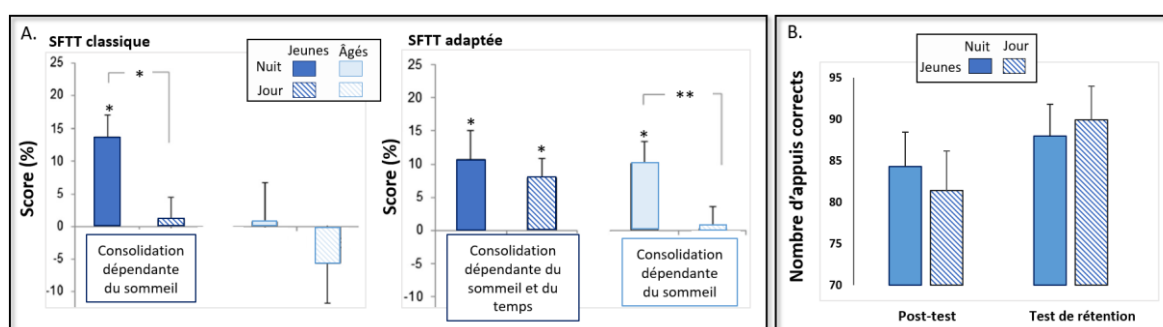


Figure 22 | Exemples de consolidation des tâches séquentielles de motricité globale.

A. Pour la version adaptée de la SFTT impliquant l'ensemble de la main (*à droite*), les profils de consolidation sont différents de ceux observés pour la version classique (*à gauche*). Pour la version adaptée, les jeunes ont des gains hors ligne ($\approx 10\%$) similaires après une période d'éveil (*bleu foncé remplissage plein*) et une période de sommeil (*bleu foncé remplissage quadrillé*). Chez les âgés, seul le sommeil induit des gains. Figure adaptée de Gudberg et al. (2015). * pour $p < 0.05$ et ** $p < 0.01$. **B.** Lors de la tâche séquentielle impliquant l'ensemble du corps, le nombre d'appuis corrects est stable entre le post-test et le test de rétention, après 12 heures de sommeil (*groupe nuit, en remplissage plein*) ou d'éveil (*groupe jour, en remplissage quadrillé*).

L'effet de l'âge sur la consolidation d'une telle tâche n'a jamais été testé. La consolidation des tâches séquentielles de motricité globale semble plus complexe et moins explorée. Elle pourrait être dépendante de divers facteurs, tels que la nature de la tâche et son degré de difficulté ou encore l'effecteur utilisé.

Apprentissage lent et rétention à long terme.

Seulement deux études ont exploré l'APseq implicite des tâches de motricité globale sur plusieurs sessions chez des personnes jeunes et des personnes âgées atteintes de la maladie de Parkinson (Olivier et al., 2021, 2022). Dans ces études, chaque essai de la version modifiée de SRTT comportait 24 appuis (12 formant une séquence spécifique et 12 appuis aléatoires). L'entraînement était composé de 6 blocs de 6 essais chacun. Chaque étude a inclus un groupe ayant effectué un seul entraînement et un groupe ayant suivi trois (patients parkinsoniens) ou cinq séances consécutives (individus jeunes).

Après ces séances, leurs performances ont été réévaluées à court terme après deux à quatre jours sans pratique. Les résultats indiquent un avantage de l'apprentissage multisessions car les performances après 3 ou 5 séances d'entraînement étaient supérieures à celles après une seule séance. De plus, pour tous groupes, les performances sont stabilisées après les jours sans pratique, ce qui démontre une rétention à moyen terme.

CE QU'IL FAUT RETENIR

Les **HM fines** impliquent peu de mouvements corporels, souvent la **manipulation d'objets** tout en étant assis. Les **HM globales** nécessitent une grande implication musculaire avec **des mouvements du corps entier** et/ou multi-articulaires.

L'apprentissage moteur séquentiel (APseq) explicite est principalement étudié avec des mouvements des doigts, tels que les tâches de tapotement des doigts (**SFTT**).

Trois phases composent l'APseq. L'**acquisition** est caractérisée par une augmentation rapide des performances au cours de la première session d'apprentissage (apprentissage rapide). Ensuite, il y a un apprentissage lent, où les performances progressent légèrement au fil des sessions jusqu'à l'automatisation. La **consolidation** se produit sans autre pratique et renforce la trace mnésique au fil du temps. Elle est dépendante du temps et du sommeil. Enfin, la **rétention à long terme** maintient les HM en mémoire procédurale. Elle provient de la potentialisation à long terme des réseaux neuronaux de la mémoire.

Les effets du vieillissement normal sur l'APseq sont les suivants : **l'acquisition et la rétention** sont relativement **préservées**, mais la **consolidation** est **altérée**. Bien que les performances motrices aient tendance à diminuer avec l'âge et à être **inférieures à celles des sujets jeunes** avant et après apprentissage, les **capacités d'apprentissage sont préservées**. Les adultes âgés peuvent obtenir des améliorations significatives des performances.

Les connaissances sur l'APseq explicite de **tâches de motricité globale** sont limitées, en particulier chez les personnes âgées. Les profils **d'acquisition** sont **similaires à ceux des tâches de motricité fine**, mais varient davantage sur la consolidation. Celle-ci pourrait être dépendante de divers facteurs, tels que la nature de la tâche et son degré de difficulté ou encore l'effecteur utilisé.

Peu d'études ont directement comparé l'APseq explicite d'HM fines avec des HM globales.

4.4. Résultats neurophysiologiques.

4.4.1. Mémoires, apprentissage et une plasticité synaptique.

La plasticité neuronale est la capacité du SNC à modifier et réorganiser les structures existantes et leurs fonctions associées, en réponse à l'apprentissage (Kolb et al., 2003; Cai et al., 2014). C'est le *fondement biologique du cerveau qui apprend* (Taubert et al., 2010) et comme initialement suggéré par (Hebb, 1949) : « *Des neurones qui s'activent en même temps, sont des neurones qui se lient* ».

L'exécution répétée d'une activité, d'une tâche ou d'un mouvement active un sous-ensemble de neurones, renforçant ainsi les connexions synaptiques au sein de ces circuits neuronaux existants, phénomène connu sous le nom de potentialisation à long terme (PLT). Elle a été démontrée pour la première fois par Bliss et Lømo, (1973) dans l'hippocampe de lapin, puis a été observée au niveau du cortex moteur chez le rat lors de l'apprentissage procédural (Riout-Pedotti et al., 1998). Elle entraîne des modifications entre les synapses du neurone pré et postsynaptique, comme une augmentation de la quantité de neurotransmetteur libéré, du nombre et de la sensibilité des récepteurs post-synaptiques. Le glutamate est le neurotransmetteur majoritairement impliqué dans cette forme de plasticité. Il se fixe aux récepteurs glutaminergiques de type NMDA (N-méthyl-D-aspartate) qui laissent entrer les ions Ca^{2+} . Ces derniers déclenchent une série de réactions chimiques qui finalement conduisent à la PLT (Fig.23 ; Bruel-Jungerman et al., 2007 pour une revue). La potentialisation à court terme est une augmentation temporaire de la force synaptique entre deux neurones à la suite d'une stimulation répétée et soutenue. Elle persiste pendant quelques secondes à quelques minutes.

D'autres formes de plasticité ont été étudiées, notamment la dépression à long terme qui correspond à un affaiblissement durable de la force de transmission des connexions synaptiques. La plasticité peut être considérée comme la variation de la capacité des neurones à transmettre une information, qu'elle soit renforcée ou affaiblie et qui dépend de leur propre activité. Elle se résume à un changement de gain, considéré comme la force de transmission d'une connexion. La synaptogenèse (la croissance de nouvelles synapses fonctionnelles) et la neurogenèse (naissance et croissance de nouveaux neurones), initialement considérées comme des processus de plasticité limités au développement précoce, sont également impliquées dans les processus de mémorisation chez l'adulte (Fuchs & Flüge, 2014).

La plasticité engendre une réorganisation structurale et fonctionnelle à différentes échelles. Au niveau microscopique, les modifications synaptiques vont, à une échelle plus large, modifier la connectivité et la communication entre les différentes régions cérébrales.

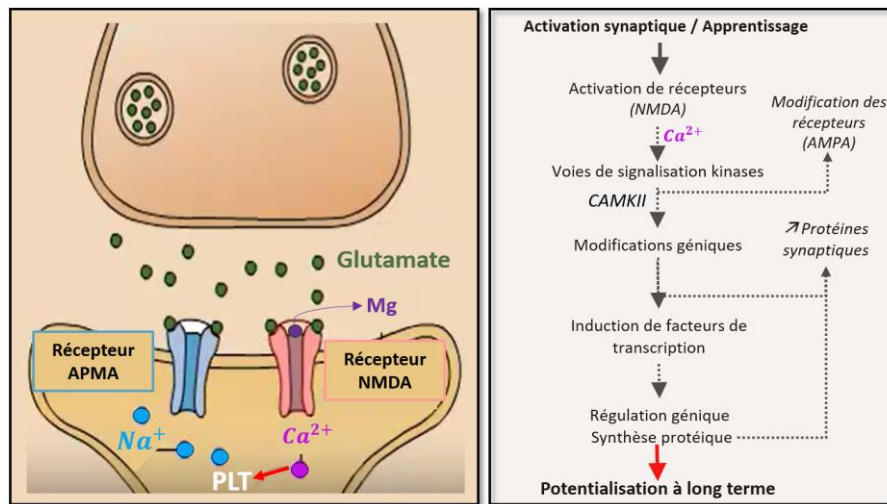


Figure 23 | La potentialisation à long terme.

À la suite d'une stimulation motrice (p.ex. jouer du piano), le glutamate relâché dans la fente synaptique se fixe sur le récepteur APMA (*bleu*) perméable aux ions Na^+ qui entrent dans la cellule et provoquent la dépolarisation locale de la membrane du neurone post-synaptique. Le récepteur NMDA (*rose*) est perméable aux ions Ca^{2+} . Dans sa conformation de base, ce récepteur est bloqué par un ion magnésium qui empêche le glutamate de s'y fixer. Lors d'activations répétées de cette synapse, la libération de glutamate est accrue, les récepteurs APMA laissent entrer plus d'ions Na^+ et la membrane post-synaptique est dépolarisée durablement. Grâce à cette forte dépolarisation, l'ion magnésium va se retirer des récepteurs NMDA, ce qui va permettre l'entrée massive des ions Ca^{2+} dans le neurone post-synaptique. Cet influx calcique active des voies de signalisation, notamment celle des protéines kinases (CAMKII et PKC) qui provoquent une cascade de réactions chimiques. Elles induisent des changements structurels (l'augmentation du nombre de récepteurs à la surface de la membrane) et fonctionnels (l'augmentation de sensibilité des récepteurs AMPA au glutamate, synthèse des protéines et activation de gènes). Ensemble, ils conduisent à la PLT en renforçant durablement les connexions synaptiques. Figures adaptées de <https://lecerveau.mcgill.ca> (droite) et de Bruel-Jungerman et al., (2007).

4.4.2. Modèle de Doyon : exploration neurophysiologique de l'apprentissage séquentiel.

L'APseq résulte de la plasticité des réseaux cortico-striataux et cortico-cérébelleux (Fig.27 ; Doyon & Benali, 2005; Doyon et al., 2018 pour des revues). Le premier associe les aires frontales (M1, l'AMS et l'APM) avec le striatum et le cortex préfrontal. Le deuxième associe ces mêmes aires frontales avec le cervelet et le cortex pariétal.

Acquisition.

L'acquisition est caractérisée par une activation étendue de régions corticales et de structures sous corticales, notamment des régions motrices (M1, AMS et APM), pariétales et préfrontales, de l'hippocampe, du striatum et du cervelet (Grafton et al., 1998; Doyon et al., 2002, 2003). Les réseaux cortico-striatal et cortico-cérébelleux interagissent pour élaborer la représentation neuronale de la séquence. Avec les premiers essais d'une nouvelle tâche séquentielle des doigts, une activité accrue des régions préfrontales est observée, régions engagées dans les processus attentionnels (Jueptner et al., 1997).

Les activations sont également importantes dans le striatum associatif et le cortex cérébelleux qui sont respectivement intégrés aux réseaux de la planification et de programmation des nouvelles séquences. Leurs activations sont d'ailleurs corrélées aux changements de performance (vitesse d'exécution et transitions entre les éléments) lors de l'acquisition d'une SFTT de 5 éléments (Orban et al., 2010). L'hippocampe, en interaction avec le cortex prémoteur, est aussi impliqué dans l'émergence de la représentation spatiale de la séquence (Hikosaka et al., 2002; Verwey et al., 2015; King et al., 2022).

Consolidation.

La consolidation est expliquée par la réactivation⁵ du striatum sensorimoteur et de l'hippocampe pendant l'intervalle de temps sans pratique (Albouy, Fogel, et al., 2013; Albouy et al., 2015; Fogel et al., 2017; King et al., 2022). Celle de l'hippocampe se produirait pendant des périodes incluant le sommeil, et favoriserait la consolidation de la représentation spatiale de la séquence. En revanche, celle des réseaux sensorimoteurs comprenant M1 et le striatum se produirait pendant des périodes d'éveil, et favoriserait la consolidation de la représentation motrice de la séquence (King et al., 2017 pour une revue).

Apprentissage lent et rétention à long terme.

Au fur et à mesure de l'acquisition et des séances suivantes, la dynamique de la plasticité cérébrale des différentes structures des réseaux cortico-striatal et cortico-cérébelleux évoluent (Penhune & Doyon, 2002; Lehericy et al., 2005; Penhune & Steele, 2012). Lehericy et al. (2005) ont suivi leur chronologie d'activation par IRM_f, lors de l'APseq explicite d'une SFTT de 8 éléments sur une période de 28 jours d'entraînement. Les participants s'entraînaient quotidiennement pendant 15 minutes avec un suivi IRM_f les 1^{er} (J1), 14^{ème} (J14) et 28^{ème} jour (J28). Le premier jour, les auteurs ont observé une diminution du signal *BOLD* dans le striatum associatif et une augmentation progressive dans le striatum sensorimoteur, persistante dans cette structure entre J14 et J28. Parallèlement, l'activation du cervelet diminue progressivement à mesure de l'apprentissage et de l'automatisation de la performance, de J1 à J28. Cela suppose que les mécanismes de correction d'erreurs du cervelet, essentiels pour la précision des premières séquences réalisées, deviennent moins nécessaires à mesure que l'APseq progresse (Doyon et al., 2003). En effet, au début de l'acquisition, la vitesse et la précision d'une SRTT sont corrélées à l'activation du cervelet. Puis, les gains en ligne sont associés à l'augmentation de l'activité dans M1. Cela indique que lorsque le sujet a atteint un niveau de performance asymptotique, la

⁵ Dans les travaux récents, la réactivation correspond à la relecture de l'activité cérébrale pendant des périodes de repos (King et al., 2022). Celle de l'hippocampe, initialement rapportée dans la littérature sur les rongeurs, a récemment été appliquée à la recherche sur les humains grâce au développement d'analyses de motifs multivariés des données d'IRM_f.

contribution fonctionnelle du réseau cortico-cérébelleux tendrait à diminuer, tandis que celle du réseau cortico-striatal resterait stable au fur et à mesure que les mouvements séquentiels deviennent de plus en plus automatisés (Penhune & Doyon, 2002; Doyon et al., 2003; Penhune & Steele, 2012). De plus, le striatum sensorimoteur et les régions corticales motrices (M1, AMS, APM) constituent le support structural de la représentation motrice de la séquence (Hikosaka et al., 2002, Albouy et al., 2015). Et, ce réseau est réactivé lors de la récupération ou de la pratique ultérieure (Penhune & Doyon, 2002).

En résumé, l'hippocampe ainsi que les réseaux cortico-striatal et cortico-cérébelleux sont impliqués dans l'acquisition d'une séquence de mouvement. La consolidation relève de l'hippocampe et du striatum. Enfin, la rétention à long terme avec l'automatisation de la tâche séquentielle dépend uniquement du réseau cortico-striatal (Fig.24).

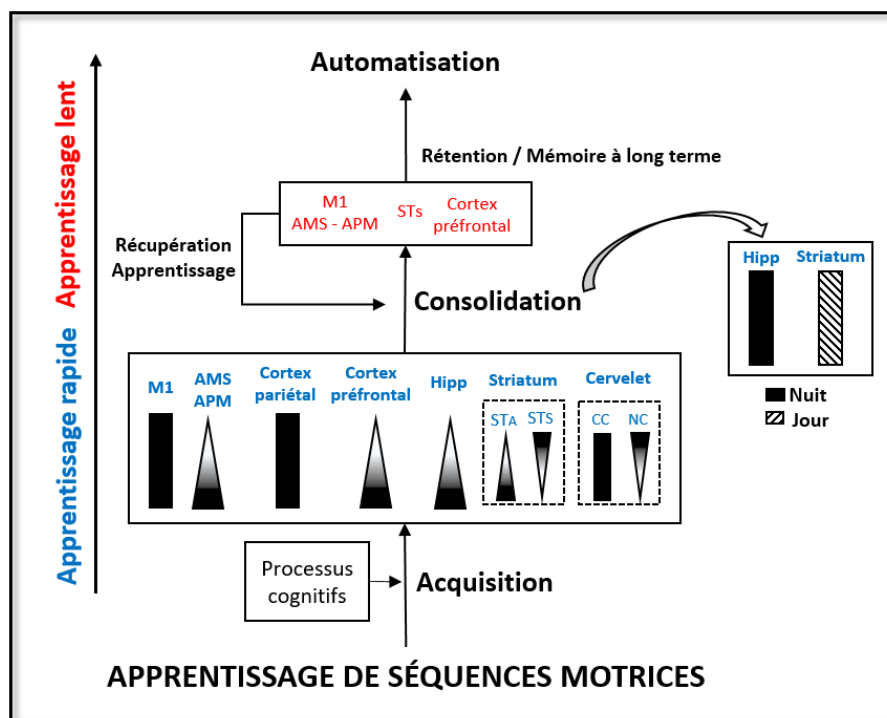


Figure 24 | Implication des réseaux neuronaux engagés dans l'APseq.

Les symboles en forme de rectangle (■) et de triangle haut/bas (▼/▲) reflètent, respectivement, l'engagement constant (noire), réduit (de plus en plus clair) ou accru (de plus en plus foncé) d'une structure particulière au cours de l'apprentissage de séquences motrices. CC : Cortex cérébelleux ; Hipp : Hippocampe ; NC : noyaux cérébelleux ; STA : striatum associatif ; STS : striatum sensorimoteur. Le réseau cortico-striatal comprend le striatum, les régions motrices (M1, l'AMS, l'APM) et préfrontale. Le réseau cortico-cérébelleux comprend le cervelet, les régions motrices (M1, l'AMS, l'APM) et pariétale. Ces deux réseaux sont activés lors de la phase d'apprentissage rapide (acquisition) d'une SFTT. Lors de périodes de sommeil, l'hippocampe est réactivé favorisant la consolidation de la représentation spatiale de la séquence. Lors de périodes d'éveil, le striatum est réactivé favorisant la consolidation de la représentation motrice de la séquence. Puis, seul le réseau cortico-striatal est activé et réactivé lors de l'apprentissage lent et l'automatisation de cette tâche. Figure adaptée de Doyon et al. (2018).

Vieillesse.

Chez les personnes âgées, les déficits d'acquisition peuvent être attribués à l'altération des régions impliquées dans l'APseq (King et al., 2013, pour une revue). La dégradation du réseau cortico-striatal, avec l'atrophie du cortex préfrontal et du striatum ainsi que la diminution de la dopamine au sein de ce dernier, ont été associées aux performances plus faibles lors de l'acquisition chez les âgés par rapport aux jeunes (K. M. Kennedy & Raz, 2005; Floel et al., 2008). Les changements structuraux et fonctionnels au niveau de l'hippocampe et du striatum expliqueraient aussi l'altération de la consolidation de l'APseq (Fogel et al., 2017). Par conséquent, la dynamique d'activation et les réseaux neuronaux sollicités lors de l'APseq sont modifiés avec l'âge.

Lors de différentes tâches motrices, les personnes âgées présentent une activité cérébrale supérieure à celle des jeunes avec 1) une activation plus intense des zones motrices controlatérales (AMS, APM, M1) et/ou 2) un recrutement supplémentaire de zones corticales et sous-corticales dont le cortex moteur ipsilatéral (Mattay et al., 2002; Ward & Frackowiak, 2003; Heuninckx et al., 2008; Rieckmann et al., 2010; Wang et al., 2019).

Par exemple, lors de la coordination des mouvements de la cheville et du poignet, Heuninckx et al. (2008) ont démontré que le cortex frontal et le cervelet des personnes âgées étaient davantage activés. Ce recrutement additionnel était corrélé à leur performance. Rieckmann et al. (2010) se sont aussi intéressés à l'activité cérébrale lors d'une SRTT de 12 éléments chez des personnes jeunes et âgées. L'entraînement consistait en 16 blocs de 36 essais, la moitié incluant la séquence spécifique à apprendre. Chez les jeunes, l'acquisition de la SRTT était associée à une diminution de l'activité de l'hippocampe et une augmentation de celle du striatum. Chez les âgés, elle était associée à une augmentation dans ces deux structures et dans le cortex préfrontal (Rieckmann et al., 2010). Et, de manière intéressante, le niveau d'activation supplémentaire dans ces régions était corrélé à l'apprentissage de la séquence, avec des gains en ligne identiques entre les jeunes et les âgés. Ainsi, cette plasticité neuronale, c'est-à-dire la suractivation des circuits cérébraux existants peut être interprétée comme compensatoire, permettant un APseq comparable à celui des jeunes.

Cependant, ces adaptations fonctionnelles liées à l'âge ne sont pas toujours bénéfiques. Selon l'hypothèse de dédifférenciation, les activations cérébrales accrues et additionnelles peuvent être inefficaces et non sélectives pour l'apprentissage moteur (voir *1.3.2. Modifications fonctionnelles liées à l'âge.*). Cela refléterait l'incapacité du striatum et l'hippocampe à compenser les dégradations liées à l'âge dans le striatum (Rieckmann et Bäckman, 2009 pour une revue). Récemment, Burianová et al., (2020) ont montré que la plasticité liée à l'âge pouvait être

inefficace. Par rapport aux jeunes, les auteurs ont observé une suractivation dans la région de M1 et des zones sensorimotrices, qui n'était pas corrélée aux performances. Puis, ils ont observé une augmentation de la connectivité entre les aires motrices bilatérales dans le groupe des âgés par rapport aux jeunes, reflétant le recrutement supplémentaire du cortex moteur ipsilatéral, qui était corrélé à une diminution des performances.

4.4.3. Rôle spécifique de M1 dans l'apprentissage.

L'APseq se caractérise donc par une activation des réseaux cortico-striatal et cortico-cérébelleux en constante évolution. Les régions motrices sont à leur interface et M1 est le point de départ de l'exécution motrice. Grâce à sa plasticité, M1 joue aussi un rôle important dans l'APseq (Sanes & Donoghue, 2000 pour une revue). Cette plasticité se déroule selon une chronologie distincte.

L'acquisition se traduit par une augmentation de l'activité au niveau de M1, qui survient après un nombre limité d'essais, puis la rétention de la séquence apprise se traduit par une représentation neuronale des effecteurs plus étendue dans M1 après un entraînement de plusieurs semaines (Pascual-Leone et al., 1994, 1995; Karni et al., 1995, 1998; Toni et al., 1998; Bapi et al., 2006; Matsuzaka et al., 2007; Reithler et al., 2010). Par exemple, Karni et al. (1995, 1998) ont rapporté que la pratique d'une SFTT entraînait une augmentation significative et durable de l'activation de M1.

En utilisant la stimulation transcrânienne magnétique⁶, Pascual-Leone et al. (1994, 1995) ont évalué cette plasticité suite à un entraînement de mouvements des doigts au piano. Dans leur étude, une seule main a été entraînée au piano pendant 20 minutes et les représentations corticales des fléchisseurs et des extenseurs des doigts ont été évaluées avant et après chaque entraînement pour les deux mains (Fig.25). Ce protocole a été répété pendant 5 jours consécutifs. Les résultats ont montré que le territoire cortical impliqué dans l'exécution de la séquence s'est étendu, illustrant la plasticité fonctionnelle rapide des sorties corticales associée à l'apprentissage.

⁶ Cette méthode consiste à appliquer une impulsion électromagnétique sur le scalp, ciblant une zone cérébrale précise, qui excite les neurones pyramidaux lorsqu'une telle impulsion focalisée sur M1. Cela entraîne une contraction musculaire dans la main ou le bras et permet de cartographier la représentation corticale de ces muscles.

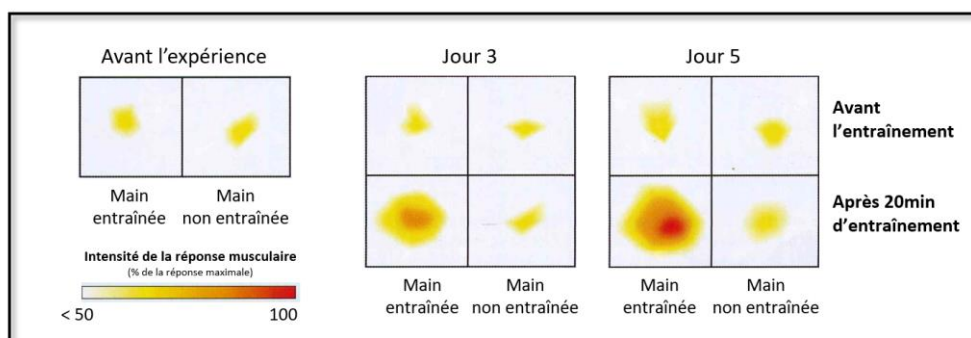


Figure 25 | Cartes motrices des fléchisseurs et extenseurs des doigts lors d'un apprentissage au piano.

Plasticité de M1 après un entraînement mesuré par stimulation transcrânienne magnétique. La taille de la représentation corticale pour les deux groupes musculaires (fléchisseurs et extenseurs des doigts) a augmenté du jour 1 (avant l'expérience) aux jours 3 et 5. D'après un manuel TS SVT Bordas et selon l'article initial de Pascual-Leone et al. (1995).

Sur le plan moléculaire, d'autres éléments apportent des preuves supplémentaires du rôle de M1 dans l'acquisition et le maintien des HM acquises par apprentissage. Des études en spectroscopie par résonance magnétique ont montré que la diminution de GABA dans la région de M1 est associée à l'amélioration des performances de tâches séquentielles (Floyer-Lea et al., 2006; Kolasinski et al., 2019; Maruyama et al., 2021). Récemment, une relation positive entre l'augmentation du glutamate dans le cortex sensorimoteur et l'apprentissage d'une SRTT a été identifiée (Bell et al., 2023). Les gains en ligne d'une SFTT de 5 éléments sont corrélés à une diminution du rapport GABA/glutamate dans M1, traduisant d'un équilibre en faveur de l'excitation. Ensemble, ces études démontrent que ces changements neurochimiques facilitent l'APseq, en permettant aux neurones de M1 de s'activer plus facilement, favorisant sa plasticité.

En plus de sa contribution à l'acquisition, M1 joue un rôle crucial dans le processus de consolidation. Des études ont prouvé son implication immédiatement après l'entraînement (Muellbacher et al., 2002). L'application d'une stimulation transcrânienne magnétique répétitive à 1 Hz (stimulation inhibitrice) sur M1 après l'entraînement annule les améliorations hors ligne de l'APseq (Hotermans et al. 2008; Robertson et al., 2005; Tunovic et al., 2014).

Bien que les personnes âgées soient toujours capables d'apprendre et que la capacité du cortex moteur à se réorganiser lors de l'apprentissage de séquences motrices reste possible, elle diminue. Cette réduction de l'efficacité de la plasticité dans M1 avec l'âge pourrait également expliquer les déficits d'acquisition et de consolidation de tâches séquentielles (Sawaki et al., 2003; Todd et al., 2010).

CE QU'IL FAUT RETENIR

L'apprentissage d'HM est permis grâce à la **plasticité neuronale**. Les potentialisations à court terme et à long terme et la dépression à long terme sont trois processus dynamiques et complémentaires qui régulent les connexions synaptiques et l'activité neuronale.

En particulier, **la PLT renforce les connexions entre les neurones**, en augmentant leur capacité à transmettre l'information, notamment en **activant les récepteurs NMDA**.

L'APseq résulte de la plasticité des systèmes cortico-striatal et cortico-cérébelleux, notamment au niveau du cortex moteur primaire (M1).

Les **altérations du système cortico-striatal** et une **plasticité diminuée** de M1 liées au vieillissement peuvent être à l'origine du déclin de l'APseq. Cependant, des **mécanismes de compensation**, notamment la suractivation cérébrale, peuvent, dans certains cas, compenser ces déficits.

Dans le chapitre 1, nous avons exploré les fondements de la motricité volontaire et de l'apprentissage moteur séquentiel. Dans le chapitre 2, nous allons nous intéresser à deux méthodes spécifiques qui peuvent être utilisées pour améliorer les performances motrices : l'imagerie motrice (IM) et la stimulation transcrânienne à courant continu (STCC)

Tout d'abord, nous examinerons l'IM, une approche qui consiste à se représenter mentalement des mouvements sans les exécuter physiquement. Nous explorerons comment elle peut influencer la plasticité neuronale et faciliter l'APseq. Nous étudierons son influence à la fois sur le plan comportemental et neurophysiologique, en examinant comment elle affecte l'apprentissage moteur chez les personnes jeunes et âgées.

Ensuite, nous nous intéresserons à la STCC, une méthode non invasive qui consiste en l'application d'un faible courant électrique sur le cuir chevelu pour modifier l'excitabilité et la plasticité cérébrale. Nous explorerons comment cette technique peut être utilisée pour stimuler spécifiquement les régions cérébrales impliquées dans la motricité, améliorer la performance motrice et faciliter l'APseq.

Enfin, en intégrant les connaissances sur l'IM, la STCC et l'APseq, nous étudierons le potentiel de leur combinaison pour améliorer les performances motrices et faciliter une plasticité cérébrale bénéfique.

Chapitre 2 : L'imagerie motrice et la stimulation transcrânienne à courant continu

Préambule – Le dopage des cellules grises -

Souvenez-vous les JO approchent, et vous êtes déterminés à apprendre ces pas de break-dance. Les entraînements et la répétition de vos mouvements de break-dance portent leurs fruits, vous commencez à acquérir, consolider et retenir ces enchaînements de danse, vous êtes presque prêts pour la démonstration prévue lors de la cérémonie d'ouverture. Mais la fatigue physique engendrée par l'intensité de la pratique se fait de plus en plus ressentir, davantage pour votre ami sexagénaire, qui de surcroît semble en difficulté d'apprentissage. Vous vous êtes surpris pendant les pauses (de plus en plus fréquentes...) à refaire mentalement les enchaînements dans votre tête. Fervent supporteur, lors de la coupe de monde de Rugby 2023, vous avez vu de nombreuses fois les buteurs de toutes les nations avoir leur routine avant de tenter les pénalités...ils semblaient visualiser la trajectoire du ballon avant même de l'avoir frappé ! Cette visualisation mentale du mouvement, l'imagerie motrice, permet d'améliorer leurs pourcentages de réussite aux tirs. Que se passe-t-il quand vous répétez mentalement cette chorégraphie ?

Et si en plus de la pratique de l'imagerie motrice, vous dopiez vos cellules grises ? Voici la promesse – sous tension – de la stimulation transcrânienne à courant continu. Une batterie de 9 volts, des fils, quelques composants électroniques, deux éponges imbibées d'eau salée, cela suffit pour « court-circuiter » votre cerveau. Les éponges fixées sur la tête permettent de faire passer un courant électrique à travers le cerveau. De manière basique, le courant circule dans les cellules nerveuses, les stimulent légèrement, ce qui les rend plus réactives. Cela développe progressivement les liaisons nerveuses, qui de sentiers, deviennent peu à peu des autoroutes. De nombreuses recherches font état des effets positifs de cette stimulation sur les fonctions cognitives et motrices. Mais on ignore tous les effets de celle-ci lorsqu'elle est appliquée pendant l'apprentissage moteur, qu'il soit par pratique physique ou d'imagerie motrice.

Extrait et adapté d'Horizons, magazine suisse de la recherche, mars 2023.

1. L'imagerie motrice

1.1. Aspects généraux et théoriques.

L'imagerie mentale est la capacité de générer mentalement une expérience quasi-perceptive en l'absence des stimuli externes appropriés (Ladda et al., 2021). C'est un processus utilisé dans la vie quotidienne lorsqu'on imagine mentalement comment accomplir une tâche ou résoudre un problème. Par exemple, lorsque vous assemblez un meuble en suivant des instructions, vous pouvez visualiser les étapes et les pièces s'emboîtant correctement, pour anticiper les mouvements nécessaires.

L'imagerie motrice est un processus mental qui implique la simulation mentale d'un mouvement sans l'exécuter physiquement (Guillot & Collet, 2008).

L'**imagerie motrice** (IM) est une forme spécifique d'imagerie mentale où l'on imagine mentalement une action sans la réaliser physiquement. Lors de l'IM, on évoque mentalement les sensations/perceptions associées à l'action (proprioceptives, visuelles, auditives) en incluant les aspects cognitifs tels que le but de l'action et la planification tels que la chronologie d'une séquence de mouvements.

Dans les consignes données aux participants, il leur est souvent demandé de supprimer tout mouvement physique, c'est-à-dire de ne pas bouger. L'IM implique alors les mêmes opérations mentales (intention, planification, programmation) nécessaire à l'élaboration du mouvement physique (Fig.26). Cependant, elle diffère au niveau des processus moteurs avec une commande qui est inhibée ou partiellement inhibée⁷ avant un déclenchement d'une activité musculaire (Jeannerod, 1994; Jeannerod & Decety, 1995; Glover et al., 2020).

Tout comme lors de l'exécution physique, l'IM utiliserait le modèle prédictif pour anticiper les conséquences sensorielles du mouvement imaginé (Miall & Wolpert, 1996; Papaxanthis, Pozzo, et al., 2002; Papaxanthis et al., 2003, 2005). Les prédictions générées sont comparées aux conséquences sensorielles désirées et attendu par le pratiquant. En cas de disparité, les paramètres du mouvement imaginé peuvent être ajustés. Ce contrôle anticipatif améliore alors la programmation des mouvements imaginés à venir et permet la mise à jour des modèles internes, même sans exécution physique du mouvement (Fig.26).

⁷ Dans ce cas, la commande motrice générée pendant la PIM est dite « subliminale », c'est-à-dire qu'elle ne permet pas l'activation des motoneurones α .

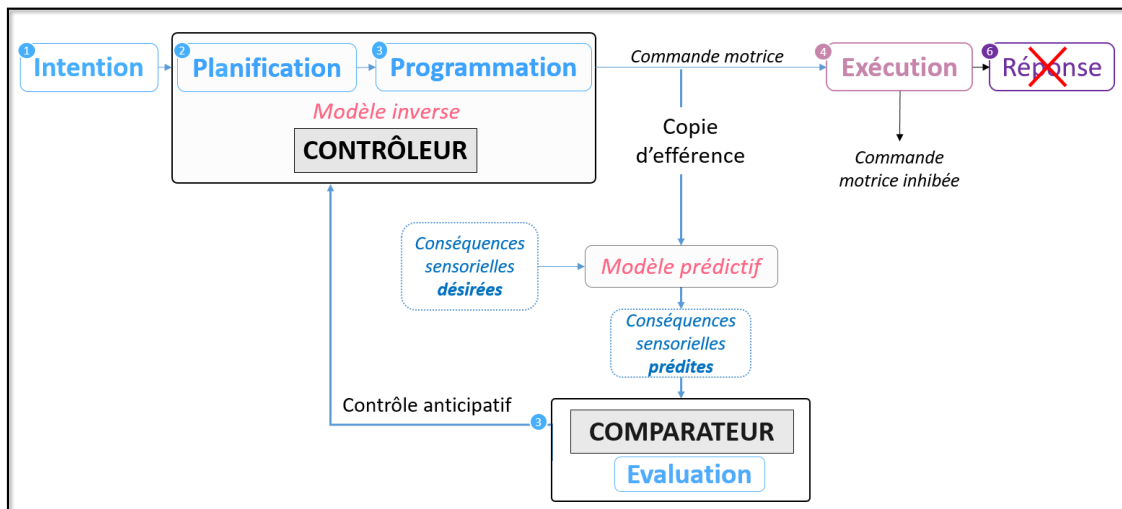


Figure 26 | Représentation d'un mouvement volontaire et implication des modèles internes.

L'IM reproduit les étapes d'intention, de planification et de programmation d'un mouvement. Le mouvement imaginé est planifié et programmé, et la commande motrice générée est inhibée au niveau de la moelle épinière. Une copie d'efférence de celle-ci serait quand même transmise au modèle prédictif. Le comparateur intègre ces prédictions pour les comparer aux conséquences sensorielles souhaitées. S'il détecte un écart, il génère un signal d'erreur. Ainsi, ces retours sensoriels internes disponibles peuvent améliorer la programmation du futur mouvement imaginé.

La pratique de l'imagerie motrice est la répétition mentale du mouvement alors que la pratique physique (PP) est sa répétition physique.

La **pratique de l'imagerie motrice** (PIM) a été utilisée dans le sport de haut niveau bien avant d'être scientifiquement validée. Les athlètes l'utilisent souvent pour améliorer leurs performances en s'entraînant mentalement à exécuter les mouvements propres à leur sport. Par exemple, lors de la coupe du monde de rugby, nous sommes familiers avec l'image de Thomas Ramos qui se prépare mentalement en visualisant la trajectoire du ballon entre les poteaux avant de tenter sa pénalité.⁸ Depuis la première étude ayant proposé une synthèse des travaux (Feltz & Landers, 1983), la PIM bénéficie désormais d'un solide soutien scientifique en ce qui concerne ses effets positifs sur l'apprentissage moteur et les performances motrices (voir Schuster et al., 2011 pour une revue). Son champ d'application s'est considérablement élargi, notamment avec son utilisation bénéfique chez les personnes âgées en bonne santé (Kalicinski & Lobinger, 2013; Marusic & Grosprêtre, 2018 pour des revues). Mais la recherche dans cette population est moins développée que chez les populations pathologiques (Zimmermann-Schlatter et al., 2008; Malouin et al., 2013 pour des revues). La PIM permet de contourner certaines limitations physiques liées à l'âge en offrant une alternative à la PP intensive.

⁸ Au moment où ses lignes sont écrites (le 05.07.2023), j'imagine que Thomas Ramos sera bien le numéro 15 et buteur de l'équipe de France !

1.1.1. Les différents types d'imagerie motrice et les modalités.

Imagerie motrice explicite et implicite.

Dans ce travail de thèse, nous nous centrerons exclusivement sur l'IM explicite, lorsque l'action imaginée est générée intentionnellement. Cependant, l'IM peut être induite plus implicitement. Par exemple, lors d'exercices de rotation mentale, les personnes doivent déterminer la latéralité de mains présentées à l'écran dans différentes orientations. Elles imaginent alors leurs propres mains pour répondre sans qu'une instruction sur la nature du travail mental soit explicitée (Parsons et al., 1995).

Les modalités sensorielles de l'imagerie motrice.

L'IM peut être réalisée selon une modalité kinesthésique et/ou visuelle (Guillot et al., 2009). L'IM kinesthésique est basée sur les sensations inhérentes au mouvement, la force produite, l'amplitude articulaire, la pression exercée sur une articulation. Elle se construit sur les informations proprioceptives musculaires, articulaires et vestibulaires. L'IM visuelle consiste à construire la représentation du mouvement, à le visualiser. Les psychologues font une distinction en fonction de la perspective à l'origine de l'IM : on peut se représenter de l'extérieur (comme un observateur) ou « de l'intérieur » (comme un acteur). Pour la première, il s'agit d'une visualisation à la 3^{ème} personne de soi-même ou de celle d'une autre personne. Autrement dit, la personne est spectatrice de l'action, elle l'imagine tout en étant à l'extérieur d'elle. La perspective interne est une visualisation à la 1^{ère} personne, comme si on se représentait la scène à partir de ses propres informations visuelles. La personne est actrice de l'action.

1.2. Evaluations des capacités d'imagerie motrice.

Comprendre si et comment un individu imagine un mouvement est une question majeure. Y répondre est compliqué, étant donné qu'il s'agit d'une activité mentale, par définition non observable. L'IM peut être évaluée via différentes mesures indirectes avec des tests psychométriques et comportementaux et des mesures directes de l'activité du SNC et du SNP (Guillot & Collet, 2008; Collet et al., 2011).

Dans l'IM explicite, deux dimensions sont classiquement étudiées : i) la vivacité, qui représente la netteté et l'intensité des représentations motrices et ii) les caractéristiques temporelles des mouvements imaginés représentant l'adéquation de la durée de la séquence imaginée à celle du mouvement physique. L'évaluation des capacités d'IM au cours d'un protocole incluant la PIM a deux objectifs : 1) déterminer les capacités des participants à se représenter une action, ce qui constitue une évaluation initiale préalable à l'entraînement, et 2) évaluer la qualité de l'IM pendant l'entraînement afin de contrôler celle-ci.

Au challenge de l'évaluation des capacités d'IM, s'ajoute des interrogations sur la préservation de celles-ci durant le processus de vieillissement (Saimpont et al., 2013, pour une revue). Ainsi, dans cette section, nous examinerons les différentes mesures, les corrélats de l'IM avec l'exécution physique et l'impact du vieillissement.

1.2.1. Mesures psychométriques.

Plusieurs questionnaires évaluent subjectivement les capacités d'imagerie. Parmi eux, le *Kinesthetic and Visual Imagery Questionnaire* (KVIQ, Malouin et al., 2007) évalue la vivacité de l'IM, c'est-à-dire la capacité d'une personne à imaginer de façon vivace des sensations kinesthésiques et visuelles. Il comprend 10 mouvements simples impliquant les membres supérieurs, inférieurs et le tronc. Pour chacun, le participant effectue d'abord une exécution physique, puis l'exécution mentale en utilisant la modalité visuelle interne. Puis, dans un deuxième temps, il effectue à un nouveau le mouvement physiquement, suivi d'une imagerie kinesthésique. Il évalue alors la clarté des images mentales et l'intensité des sensations perçues en utilisant une échelle de type Likert à 5 niveaux, allant de 1 (pas d'image/aucune sensation) jusqu'à 5 (image aussi claire qu'un film/sensations aussi intenses qu'en faisant l'action).

La vivacité auto-rapportée par questionnaire montre que les personnes âgées sont capables de créer des images et des sensations de mouvements (Malouin et al., 2007, 2010; Saimpont et al., 2015; Rulleau et al., 2018; Ruffino et al., 2019), avec, par exemple, des scores moyens de vivacité supérieurs à 3 au KVIQ (Nicholson et al., 2018). En revanche, lors de tâches d'IM visuelle dans une perspective interne, les personnes âgées obtiennent des scores moins élevés par rapport aux sujets plus jeunes (Mulder et al., 2007; Malouin et al., 2010). La dominance visuelle, avec des scores plus élevés pour cette modalité par rapport à la kinesthésique, n'est pas toujours observée chez ces dernières (Saimpont et al., 2012; Subirats et al., 2018). Ce phénomène serait lié à un déclin plus prononcé de leur mémoire de travail visuospatiale par rapport à la modalité kinesthésique (Malouin et al., 2010; Schott, 2012).

Les participants peuvent avoir des difficultés à exprimer précisément leurs représentations mentales. Il a d'ailleurs été rapporté une variabilité importante dans les scores auto-déclarés chez les personnes jeunes et âgées. C'est pourquoi il est important d'inclure d'autres paramètres objectifs pour compléter la mesure des capacités d'IM.

1.2.2. Mesures comportementales.

La préservation de la durée du mouvement est également un facteur déterminant de la qualité de l'IM. La chronométrie mentale est une méthode fiable qui consiste à chronométrer et comparer les durées d'exécution et d'imagination (Malouin et al., 2008). Il y a normalement une similarité

entre les deux. Cela a été démontré pour différentes HM fines, telles que l'écriture ou le dessin, ou des HM globales, comme la locomotion (Decety et al., 1989; Papaxanthis, Pozzo, et al., 2002 et Guillot & Collet, 2005, pour une revue). L'IM est estimée de bonne qualité lorsque le ratio *durée du mouvement imaginé / durée du mouvement exécuté* est voisin de 1, par excès ou par défaut, indiquant une similitude temporelle est élevée (i.e., isochronie).

Le principe d'isochronie est justifié par le fait que les règles du contrôle moteur et les contraintes du mouvement qui s'appliquent à l'exécution physique sont également intégrées par la représentation mentale. Par exemple, la durée d'une représentation mentale augmente proportionnellement à la distance à parcourir et à la difficulté de la tâche, conformément à la loi de Fitts⁹ (Decety et al., 1989; Decety & Jeannerod, 1995; Papaxanthis, Schieppati, et al., 2002; Papaxanthis et al., 2003; Courtine et al., 2004; Papaxanthis et al., 2005; Bakker et al., 2008). L'isochronie entre IM et exécution se justifierait par l'engagement des modèles internes, qui prédisent les conséquences sensorielles des mouvements représentés de la même manière qu'ils le font pour les mouvements physiquement exécutés (Fig.26). En effet, Kilteni et al., (2018) ont mis en évidence que lors de l'IM, le modèle interne génère des prédictions sensorimotrices proches de celles des mouvements physiques.

Chez les personnes âgées, la similitude temporelle entre l'IM et l'exécution du mouvement a aussi été observée pour des mouvements simples tels que pointer des cibles (Personnier et al., 2008; Skoura et al., 2005) et pour des mouvements habituels et quotidiens de l'ensemble du corps : marcher sur de courtes distances, se lever/s'asseoir (Schott & Munzert, 2007; Skoura et al., 2005). Des résultats similaires ont été observés lors de tâches de motricité globale, une tâche de *Timed Up and Go*¹⁰ (Fig.27A ; Subirats et al., 2018). Néanmoins, plusieurs facteurs viennent altérer la similitude temporelle chez les personnes âgées : si la tâche est complexe ou réalisée avec le membre non dominant ou si les contraintes spatio-temporelles sont élevées (Skoura et al., 2005, 2008; Personnier et al., 2010; Saimpont et al., 2012; Rulleau et al., 2018; Nicholson et al., 2018). Par exemple, pour deux SFTT de 3 éléments et de 5 éléments, les participants étaient plus rapides mentalement. Cependant, les auteurs ont trouvé une corrélation positive entre les temps d'IM et d'exécution (Fig. 28B ; Caçola et al., 2013).

⁹ La loi de Fitts établit une relation entre la difficulté d'une tâche motrice et le temps nécessaire pour l'accomplir. La durée nécessaire pour atteindre alternativement deux cibles différentes dépend de la distance qui les sépare et de leur taille. Plus la distance est grande et plus la cible est petite, plus le temps de mouvement est long.

¹⁰ Le « *Timed Up and Go* » est une évaluation clinique pour mesurer la mobilité et l'équilibre d'une personne. Il s'agit d'un test où le sujet se lève d'une chaise, marche sur une courte distance, fait demi-tour, revient à la chaise et s'assoit à nouveau. Le temps nécessaire pour effectuer cette tâche est mesuré.

De plus, l'IM dans une position congruente par rapport au mouvement à imaginer (debout lors de l'imagination de la marche) faciliterait l'IM par rapport à une position incongruente (assise) chez des sujets jeunes et âgés (Saimpont et al., 2012).

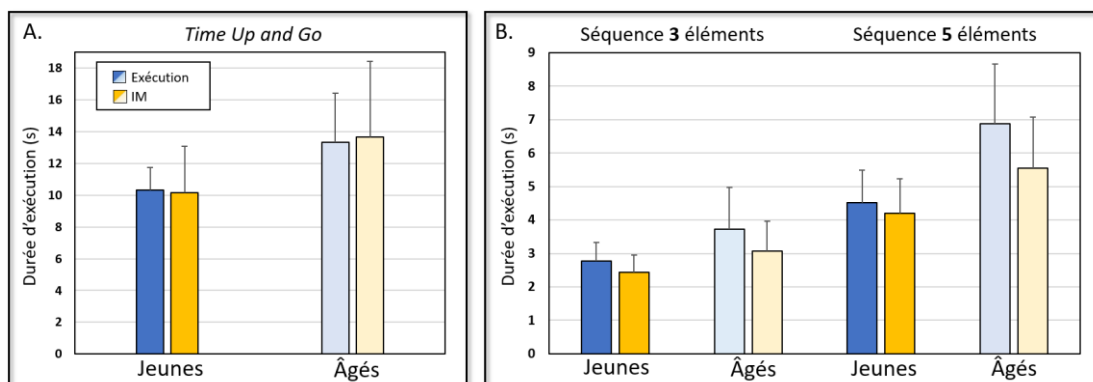


Figure 27 | Similitude temporelle entre l'IM et l'exécution pour des tâches de motricité fine et globale.

A. Les caractéristiques temporelles d'une tâche de *Timed Up and Go* sont respectées lors de l'IM chez des jeunes et des âgés. Figure adaptée des données de Subirats et al. (2018). **B.** Pour deux SFTT, les participants jeunes (*en foncé*) et âgés (*en clair*) sont plus rapides mentalement (*en jaune*) que physiquement (*en bleu*). Cette sous-estimation de la durée des représentations mentales pourraient provenir de la faible durée des séquences. Figure adaptée des données de Caçola et al. (2013).

En résumé, l'isochronie est un indice fiable des capacités d'IM (Guillot et al., 2012) qui montre une équivalence fonctionnelle des processus de planification et de programmation qu'ils conduisent à une exécution physique ou représentée du mouvement. Chez les personnes âgées, les capacités d'IM restent bien préservées s'il n'y a pas d'atteinte de la mémoire de travail (Schott, 2012). Leur capacité à imaginer des mouvements simples ou courants est préservée mais elle est altérée pour des mouvements difficiles ou inhabituels (Saimpont et al., 2013 pour une revue).

1.2.3. Mesures neurophysiologiques.

La mesure des corrélats physiologiques de l'IM complète la chronométrie mentale. Ils peuvent être périphériques (activité musculaire, oculaire et électrodermale) et centraux (activité cérébrale électrique, magnétique et métabolique [Guillot & Collet, 2008; Collet & Guillot, 2009; Guillot et al., 2009; Collet et al., 2011, 2013; Guillot et al., 2014]). Dans le paragraphe suivant, nous nous intéressons uniquement aux configurations d'activation cérébrale lors de l'IM.

Régions cérébrales activées durant l'IM.

La neuroimagerie a montré que l'IM de mouvements de doigts induisait des activations cérébrales similaires à celles de mouvements exécutés. Ces réseaux neuronaux communs incluent le cortex préfrontal, prémoteur (en particulier l'AMS) et l'aire motrice primaire (M1) ;

le cortex pariétal, notamment S1 et S2 ; les noyaux gris centraux ; le cervelet (voir (Munzert et al., 2009; Héту et al., 2013; Di Rienzo et al., 2016 pour des revues).

L'interprétation de ces partages neuronaux est assez simple : chaque fois qu'il y a superposition des aires activées lors de l'exécution physique et représentée, les processus neurophysiologiques sous-jacents sont similaires (Jeannerod, 1994, 2001). Ce constat renforce l'hypothèse d'une équivalence dans la planification, la programmation et même l'exécution motrice que l'on exécute réellement un mouvement ou qu'on se le représente (Guillot et al., 2014). Néanmoins, il existe des différences d'activation cérébrale (Fig.28) (Hanakawa et al., 2008; Hardwick et al., 2018).

De plus, la modalité d'IM module l'activité corticale. L'IM visuelle active davantage les régions occipitales et pariétales, tandis que l'IM kinesthésique mobilise principalement les régions motrices corticales, sous corticales et le cortex pariétal inférieur (Guillot et al., 2009). De même, l'IM à la première personne montre un schéma d'activation plus proche de celui observé pendant l'exécution physique que l'IM à la 3^e personne (Lorey et al., 2009).

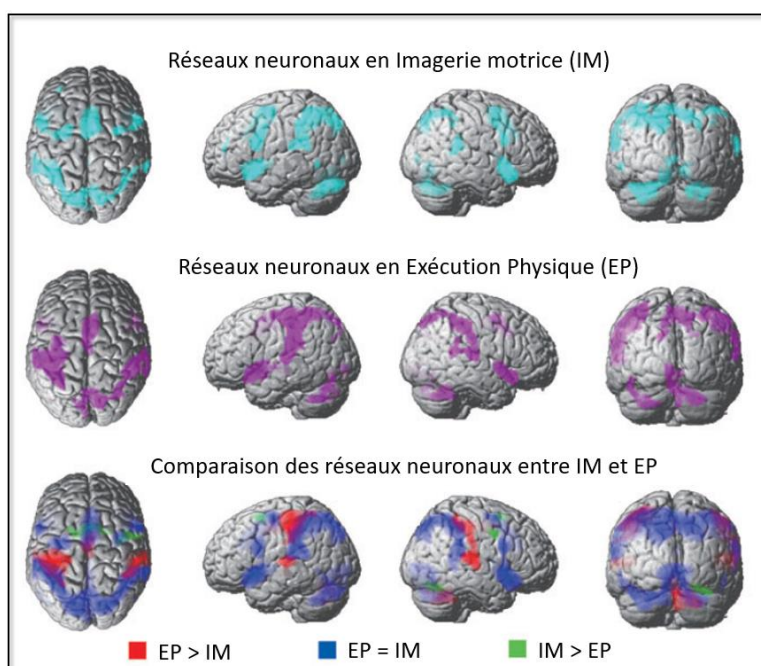


Figure 28 | Les réseaux neuronaux de l'imagerie motrice et l'exécution d'une SFTT.

L'activité cérébrale induite par l'IM (*en haut en bleu clair*) est observée dans des régions préfrontales et sensorimotrices, notamment dans le cortex prémoteur, le cortex pariétal inférieur et le cervelet. Celle liée à l'exécution (*au milieu en violet*) est observée dans les régions sensorimotrices, les noyaux gris centraux et le cervelet. La comparaison des deux (*en bas*) montre 1) une activité prédominante pour l'exécution (*en rouge*) dans la région motrice centrale gauche, la jonction pariéto-temporale ainsi qu'une partie du cervelet ; 2) une activité prédominante pour l'IM (*en vert*) dans le sillon frontal supérieur gauche, les sillons précentraux supérieurs bilatéraux, les parties médianes du gyrus frontal supérieur et le cortex occipital droit ; et 3) une activité commune à l'exécution et à l'IM (*en bleu*) largement distribuée dans les régions frontopariétales, le cortex occipital et le cervelet. Figure adaptée de Hanakawa et al. (2008).

D'autres études se sont intéressées à l'activation des réseaux cérébraux durant l'IM de postures ou de locomotion (Malouin et al., 2003; Bakker et al., 2008; Ferraye et al., 2014; Taube et al., 2015; pour une revue voir Dijkstra et al., 2020). Les réseaux cortico-striatal et cortico-cérébelleux sont activés lors de l'IM d'une régulation posturale, mais l'activité du cortex prémoteur et du cervelet est plus prononcée lors de l'équilibre dynamique (debout avec des perturbations médio-latérales) que lors de l'équilibre statique (debout sans perturbation ; Taube et al., 2015). Lors de tâches d'IM nécessitant un contrôle postural, l'APM, le CPFdl gauche et le lobule pariétal inférieur gauche sont majoritairement activés, à des niveaux élevés. En particulier, l'AMS est plus activée lorsque les conditions sont plus exigeantes : l'IM d'une marche précise comparativement à l'IM d'une marche en ligne droite (Malouin et al., 2003). L'IRM_f comparant l'IM de la marche des personnes âgées à celle des jeunes montre une activation préfrontale accrue (Allali et al., 2014) ainsi que des aires somatosensorielles, vestibulaires et visuelles (Zwergal et al., 2012). Sacheli et al. (2020) ont montré que l'IM de la marche n'activerait pas de régions cérébrales supplémentaires chez les personnes âgées en bonne santé, à condition que l'isochronie entre IM et exécution soit respectée.

Le rythme sensorimoteur.

Aux côtés de l'IRM_f, l'EEG est mesure l'activité électrique corticale de manière non invasive, avec une haute résolution temporelle (ms). Le signal EEG enregistré sur le scalp intègre les potentiels postsynaptiques des neurones corticaux, les plus proches du cuir chevelu. Le nombre d'éléments neuronaux activés de manière synchrone détermine l'amplitude des oscillations, ainsi que leur fréquence. Une activité neuronale synchronisée est caractérisée par des oscillations lentes et de grandes amplitudes et inversement lorsqu'elle est désynchronisée (Singer, 1993). Les fréquences d'activité sont *delta*, (<4Hz), *thêta* (4-7Hz), *alpha* (8-15Hz), *bêta* (15-35Hz) et enfin *gamma*, (>35Hz ; Kumar & Bhuvanewari, 2012).

L'augmentation de l'excitabilité des neurones corticaux produit un EEG dit « désynchronisé » (Steriade & Llinás, 1988) pendant laquelle l'amplitude des oscillations est réduite. Cette observation a été corroborée par des études combinant IRM_f et EEG. Elles ont montré une corrélation négative entre l'amplitude des oscillations *alpha* et le signal *BOLD* (Nunez & Silberstein, 2000; Laufs et al., 2003). Ainsi, la désynchronisation de l'EEG est un signal fiable de l'activation neuronale, tandis que la synchronisation indique une désactivation corticale (Pineda, 2005). Le vieillissement physiologique induit des changements progressifs de la fréquence, de la puissance, de la morphologie et de la distribution des ondes cérébrales au repos. Les oscillations à la fréquence *alpha* sont les plus affectées, avec une réduction de leurs amplitudes (Ishii et al., 2017, pour une revue).

Les changements de l'activité rythmique de l'EEG se produisent spontanément, en fonction des variations de notre éveil, mais sont également induits par des événements spécifiques. L'amplitude des ondes *alpha* varie au niveau occipital à la simple fermeture des yeux. Ce processus a été appelé « désynchronisation à l'évènement » par Pfurtscheller & Aranibar (1977). Ainsi, l'évolution des rythmes cérébraux peut être quantifiée pendant une tâche, par les désynchronisations et synchronisations liées à l'évènement (DLE et SLE). Méthodologiquement, le signal électrique est élevé au carré (μV^2) pour produire des valeurs de puissance qui sont toutes positives car, à l'origine, une différence de potentiel peut prendre la valence positive ou négative. La DLE marque une diminution de la puissance des oscillations dans une bande de fréquence (et une localisation spécifique) par rapport à une puissance de repos (Fig.30).

La modification de l'activité des rythmes joue un rôle dans le contrôle moteur (Pfurtscheller & Berghold, 1989; Neuper et al., 2006). Le rythme sensorimoteur est spécifique et correspond aux fréquences *alpha* (8-12 Hz) et *bêta* (13-30 Hz). Dans le système de placement des électrodes 10-20¹¹, ce rythme est enregistré par les électrodes fronto-centrales, centrales et centro-pariétales. Il est fréquent sur l'aire M1 gauche (électrode C3) et M1 droite (électrode C4). En réponse à l'exécution de mouvement, notamment ceux de la main, une DLE est observée sur le cortex sensorimoteur controlatéral, et principalement au niveau C3, pour les fréquences *alpha* et *bêta* (Pfurtscheller, 2001; Cannon et al., 2014; Zabielska-Mendyk et al., 2018).

Il est possible de suivre les variations d'amplitude de la DLE au cours du mouvement, en calculant le taux de réduction de la puissance par rapport à la ligne de base. La DLE débute en moyenne 1500 à 2000 ms avant le mouvement, traduisant l'activation précoce de la région sensorimotrice controlatérale lors de la préparation à l'action. Elle se poursuit tout au long de l'exécution du mouvement. À la fin, on observe une brusque SLE ou rebond de synchronisation (Fig.29 ; Derambure et al., 1997; Graimann & Pfurtscheller, 2006).

Une récente revue de littérature a examiné l'effet du vieillissement sur le rythme sensorimoteur (Inamoto et al., 2023). Lors d'un mouvement volontaire, les personnes âgées présentent une augmentation de DLE, avec une amplitude plus forte ainsi qu'un début plus précoce et une fin plus tardive (Fig.35 et Fig.40A). La DLE est moins focalisée et sa dominance controlatérale dans la région centrale diminue chez les personnes âgées, avec une diffusion plus étendue sur le cuir chevelu (p.ex. enregistrée par C3, lors de mouvement de la main droite). De plus, à la fin du

¹¹ Ce système d'emplacement des électrodes en 10-20, proposé par la Fédération Internationale des Sociétés d'Électroencéphalographie et de Neurophysiologie Clinique en 1958, est devenu la norme internationale pour l'enregistrement de l'EEG. Il offre une méthode cohérente et reproductible avec des électrodes placées à des distances relatives de 10 % ou 20 % entre les repères crâniens sur la tête.

mouvement, on observe un rebond de synchronisation (SLE) plus ample (Derambure et al., 1993; Labyt et al., 2003, 2004).

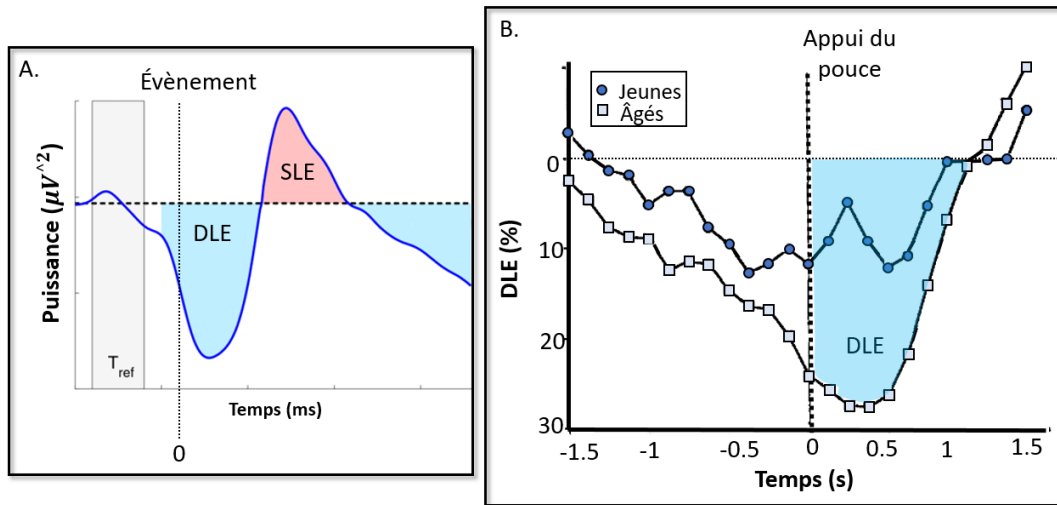


Figure 29 | Désynchronisation liée à l'évènement.

A. La puissance (μV^2) en fonction du temps. Le temps zéro correspond au début de l'évènement. La DLE est caractérisée par une diminution de puissance (*en bleue*) par rapport à la puissance de référence, relevée avant l'évènement (T_{ref}). La SLE (*en rouge*) correspond à l'augmentation de la puissance par rapport à celle de la période de référence. **B.** Le pourcentage de la DLE a été évalué selon un ratio : $DLE (\%) = 100 * ((E-R) / R)$, avec E la puissance des oscillations durant le mouvement (un intervalle de 125 ms, établi entre 0 et 1 seconde après le mouvement) et R la puissance des oscillations durant la période de repos (de -3 à -2 secondes avec le mouvement). Le schéma temporel de la DLE est similaire entre les deux groupes, mais l'amplitude de la DLE est plus forte chez les personnes âgées (73% contre 31% chez les jeunes). Figure adaptée de Derambure et al. (1993).

L'IM d'une tâche induit les processus oscillatoires similaires à ceux impliqués dans son exécution, notamment une DLE liée temporellement au début de l'imagerie du mouvement, quel que soit le segment corporel mobilisé, mains, pieds ou langue (Fig.30A; Pfurtscheller et al., 2006).

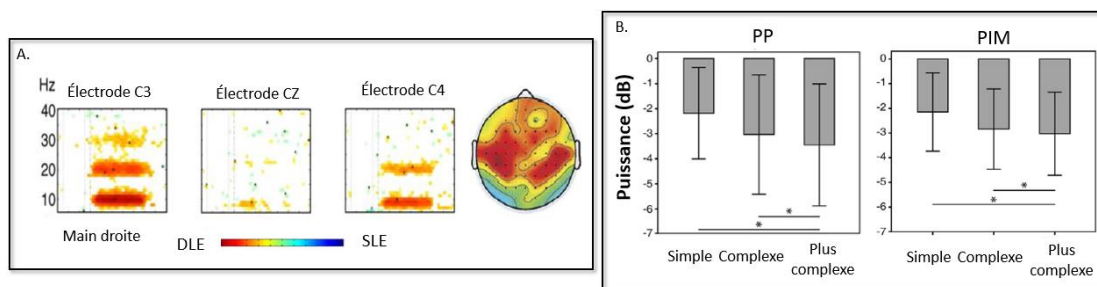


Figure 30 | Désynchronisation liée à l'évènement durant l'IM et effets de la complexité de la tâche et de la modalité d'exécution du mouvement sur les signatures de désynchronisation.

A. Lors de l'IM de mouvements de la main droite, on observe une DLE sur le cortex moteur controlatéral (électrode C3) et ipsilatéral (électrode C4) dans les bandes spécifiques du rythme sensorimoteur (*alpha* et *bêta*). Figure adaptée de Pfurtscheller et al. (2006). **B.** Représentation de la DLE lors d'une SFTT de trois niveaux de complexité, réalisée physiquement ou mentalement. La DLE (dans la bande de fréquence *alpha*) augmente (i.e. la puissance diminue davantage) avec la complexité des mouvements exécutés ou imaginés. Figure adaptée de Zabiłska et al. (2018).

Lors de l'IM ou l'exécution physique d'une SFTT, la complexité de la tâche, modulée par la longueur des séquences, augmente les signatures de DLE observées (Fig.30B; Zabielska-Mendyk et al., 2018). Lors d'une tâche de force, la vivacité de l'IM kinesthésique auto-rapportée par questionnaire est associée à la similarité de l'amplitude de la DLE entre l'exécution et l'IM. Autrement dit, plus le score d'IM kinesthésique est élevé, meilleure est l'équivalence neurofonctionnelle entre exécution et IM (Toriyama et al., 2018). Néanmoins, comparativement à la DLE induite par l'action, celle générée par l'IM est moins ample (Duann & Chiou, 2016).

En clinique, les interfaces cerveau-machine sont des technologies prometteuses pour aider des patients atteints d'un handicap à contrôler leur activité cérébrale. Elles établissent une communication directe entre le cerveau et un ordinateur ou un dispositif externe. Elles permettent à leur porteur de réguler son activité cérébrale en temps réel grâce à des rétroactions biologiques. Elles offrent ainsi des possibilités de soutien à la récupération motrice après un accident vasculaire cérébral par exemple. Un retour possible d'information est la conjonction de l'IM avec l'EEG. Pour que cette interface soit fonctionnelle et spécifiques aux besoins des patients, on doit contrôler l'effet de l'âge sur la signature neurophysiologique de l'IM (Fig.31).

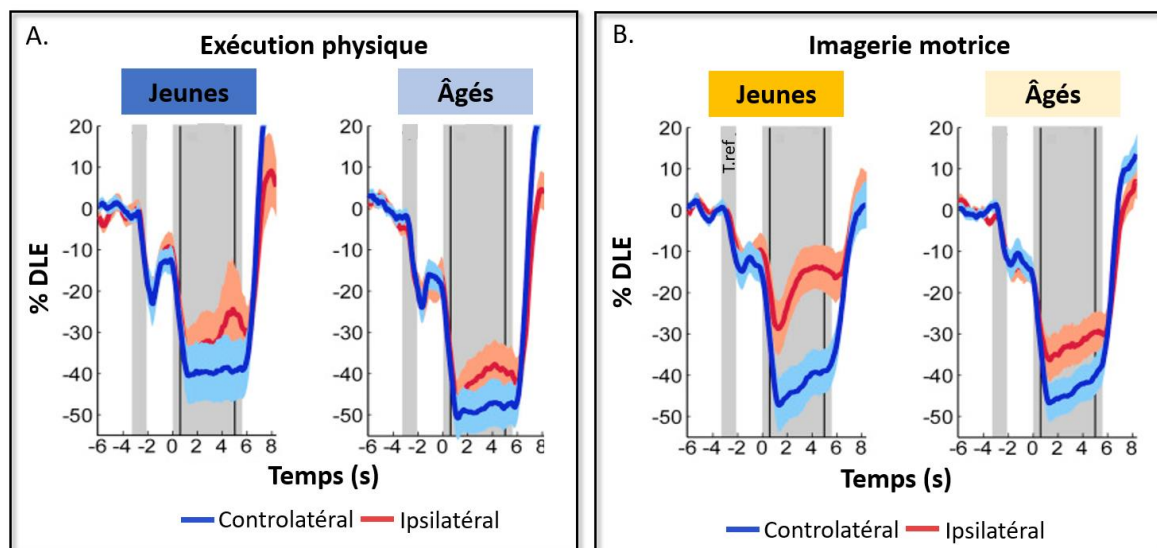


Figure 31 | Évolution de la désynchronisation lors de la PP et la PIM chez des personnes jeunes et des âgées lors d'une tâche de rétrocontrôle biologique.

Lors de la tâche de rétroaction par EEG, les participants déplaçaient physiquement ou mentalement une balle. La 1^{ère} zone grise correspond à la croix de fixation précédant les essais imaginé ou physique. La 2^{ème} zone grise correspond à la fenêtre temporelle de l'IM et l'exécution physique, avec l'intervalle extrait pour l'analyse (0,5 à 4,5 secondes). Les résultats montrent une DLE plus prononcée dans les régions sensorimotrices controlatérales (*en bleu*) par rapport aux régions ipsilatérales (*en rouge*) pour l'exécution physique (*partie A*) et l'IM (*partie B*). La latéralisation de la DLE liée à l'exécution est similaire entre les deux groupes d'âge (*partie A*). La DLE associée à l'IM est plus latéralisée chez les participants jeunes que chez les participants âgés (*partie B*). Figure adaptée de Zich et al. (2017).

CE QU'IL FAUT RETENIR

L'**imagerie motrice** (IM) explicite mobilise¹² une **modalité visuelle** et/ou **kinesthésique**, évaluées par **leur vivacité** (clarté des images et intensité des sensations).

Les mouvements imaginés ont, théoriquement¹³, des durées similaires aux mouvements réels. Tous deux suivent les mêmes règles du contrôle moteur, probablement en utilisant le **même modèle interne de prédiction**, attestant ainsi une équivalence temporelle.

En plus des questionnaires auto-rapportés, la chronométrie mentale, et l'enregistrement des corrélats neurophysiologiques permettent ainsi d'évaluer objectivement la qualité de l'IM.

L'**IM** active un ensemble d'aires frontales, pariétales et cérébelleuses qui se superposent en partie sur les réseaux cérébraux de l'exécution motrice. Elle a une **signature neuronale de désynchronisation** proche de celle de l'exécution. Les **mouvements imaginés sont alors fonctionnellement équivalents à ceux exécutés**, en termes d'intention, de planification et programmation motrice, permettant de justifier l'utilisation l'IM pour améliorer les performances motrices.

Dans l'ensemble, les **capacités des personnes âgées** à imaginer des mouvements **sont préservées**, sauf lorsque la contrainte de la tâche est trop forte par rapport aux mouvements habituels de la vie quotidienne.

¹² En fait, il existe autant de formes d'imagerie que de modalités sensorielles. Dans le domaine de la motricité les principales formes d'imagerie sont l'IM visuelle et kinesthésique, auxquelles on peut ajouter une IM auditive et tactile.

¹³ « Théoriquement » car on observe une distorsion du temps lorsqu'on se représente un mouvement de courte durée (on surestime la durée du mouvement imaginé) ou un mouvement de longue durée, surtout s'il est cyclique, répétitif auquel cas on sous-estime sa durée par IM.

1.3. Apprentissage moteur séquentiel et imagerie motrice.

Les revues sur les études comportementales et en neuroimagerie ont conclu que la PIM améliore les performances en termes de vitesse, de précision et d'efficacité (combinaison de critères objectifs et subjectifs), que cela soit en ligne ou hors ligne, pour diverses tâches (Di Rienzo et al., 2016; Ruffino et al., 2017a).

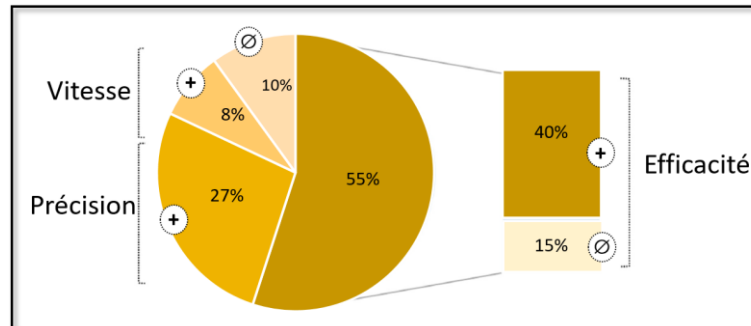


Figure 32 | Paramètres des mouvements améliorés lors de l'apprentissage par imagerie motrice.

Ø Absence d'effet, + Effets positifs en ligne et hors ligne lors de diverses tâches motrices apprises par PIM. La PIM améliore la vitesse, la précision et l'efficacité. L'efficacité du mouvement est une variable qui comprend des critères objectifs (coordination des mouvements, taux de réussite) et subjectifs (évaluations relatives à la qualité d'exécution technique). Figure adaptée de Di Rienzo et al. (2016).

Cependant, les effets de la PIM varient en fonction de certains facteurs tels que le type de tâche, l'expérience ou la quantité de pratique (Ladda et al., 2021). Dans le chapitre 1, nous avons observé que les performances des tâches séquentielles 1) augmentent rapidement durant la première session d'apprentissage (l'acquisition) et 2) se stabilisent ou augmentent modérément après une phase de consolidation dépendante du sommeil ou de l'éveil. Dans la partie suivante, nous vérifions si ces principes s'observent lors de la PIM.

1.3.1. Résultats comportementaux

Les résultats comportementaux montrent des effets positifs de la PIM sur l'APseq en ligne et hors ligne (Debarnot et al., 2009, 2010, 2012, 2015; Avanzino et al., 2009; Gentili et al., 2010; Sobierajewicz et al., 2017; Bonassi et al., 2020; Ruffino et al., 2021). Chez les personnes âgées, l'IM améliore aussi les performances par rapport à l'absence d'entraînement pour une variété de tâches. Les résultats sont souvent inférieurs à ceux des jeunes (Boraxbekk et al., 2016; Jiang et al., 2016; Kalicinski et al., 2016; Rulleau et al., 2018; Ruffino et al., 2019; Marusic & Grosprêtre, 2018). Dans cette partie, nous exposons des études portant sur l'entraînement par PIM chez des personnes jeunes et des âgées, à la fois sur des tâches de motricité fine et de motricité globale. Nous aborderons aussi les avantages éventuels de combiner PIM et PP.

Les tâches séquentielles de motricité fine.

Debarnot et al. (2009) ont examiné l'acquisition et la consolidation d'une SFTT explicite de 8 éléments, apprise par PIM ou PP. Les participants ont répété la séquence physiquement (groupe PP) ou mentalement (groupe PIM) pendant 12 blocs de 30 secondes, avec des pauses de 20 secondes, pour une durée totale de 9 minutes. Avant et après l'entraînement, ils ont répété physiquement la séquence pendant 4 blocs de 30 secondes. Les deux groupes ont montré une acquisition similaire, avec une augmentation du nombre de séquences correctes de 46% pour le groupe PP et de 44% pour le groupe PIM. Pour examiner la consolidation, un test de rétention a été effectué, après une période de 12 heures incluant, soit une nuit de sommeil, soit une période d'éveil pendant la journée (seulement pour le groupe PIM). Le groupe ayant bénéficié d'une consolidation pendant le sommeil a montré une amélioration de performance de 13% pour le groupe PP et de 10% pour le groupe PIM, sans différence significative entre les deux. Cependant, le groupe PIM avec consolidation pendant la journée n'a pas montré d'amélioration significative. Cette étude montre qu'une seule session de PIM (i.e. 12 blocs de 30 secondes, durée totale de 9 minutes) favorise l'APseq explicite avec des gains en ligne et une stabilisation hors ligne des performances, sans différence notable par rapport à la PP.

D'autres études ont montré que, comparé à l'absence de pratique (groupe contrôle), la PIM améliore les performances, mais plus faiblement que la PP (Gentili et al., 2010; Ruffino et al., 2017b; Sobierajewicz et al., 2017). Par exemple, lors de tâches séquentielles de pointage ou de déplacements d'un bâtonnet sur une planche à trous, la durée des mouvements diminue pendant l'acquisition, au fil des essais, que les tâches soient apprises par PIM ou par PP (Gentili et al., 2010; Ruffino et al., 2017b). En modélisant les courbes d'apprentissage après un grand nombre hypothétique d'essais, la cinétique d'apprentissage est identique pour les deux types de pratiques, avec une asymptote de performance atteinte après une vingtaine d'essais (Fig.34A, Gentili et al., 2010).

L'amélioration de la performance à la suite d'une PIM peut aussi être associée au processus de *chunk moteurs* (« tronçonnage » de la séquence). Par exemple, lorsqu'une séquence de 5 éléments est répétée physiquement après un entraînement de 12 blocs en PIM, la première touche est initiée lentement et les suivantes exécutées plus rapidement (Sobierajewicz et al., 2017). Cette segmentation temporelle lors de l'IM est la même que celle retrouvée lors d'une SFTT apprise par PP (Abrahamse et al., 2013; Sobierajewicz et al., 2016). L'analyse de la durée individuelle des onze éléments d'une tâche de pointage réalisée physiquement ou mentalement montre un rythme d'exécution similaire : les mouvements difficiles physiquement sont exécutés

plus lentement et sont également les plus difficiles à reproduire mentalement (Fig.33B ; Gentili et al., 2010). Au-delà de l'isochronie les deux structures temporelles sont proches.

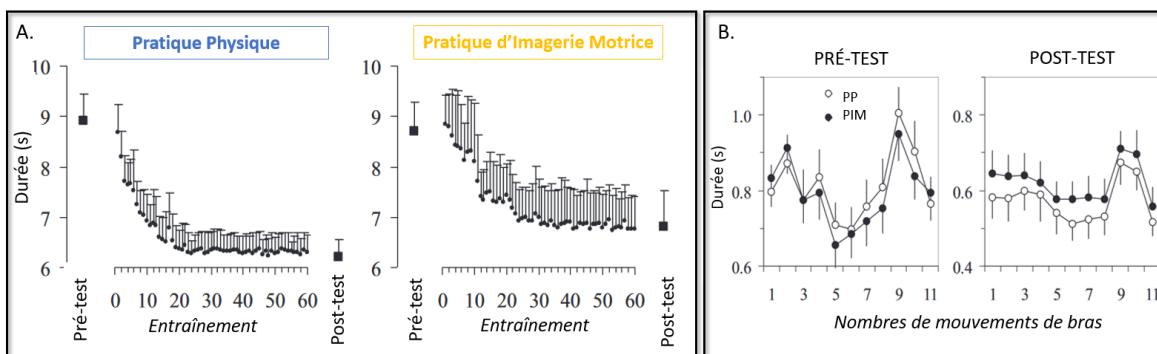


Figure 33 | Pratiques d'imagerie motrice et physique : similarités dans les performances.

A. Sur une tâche de pointage de 12 cibles avec le bras, le gain de performances et les performances après l'entraînement sont supérieurs pour le groupe PP par rapport au groupe PIM. Les durées de mouvements physiques et imaginés diminuent au fil des essais, avec une courbe d'apprentissage comparable. En modélisant une courbe obtenue avec un grand nombre d'essais, l'asymptote serait théoriquement atteinte à 6,28s pour la PP et 6,69s pour la PIM, après une vingtaine d'essais. **B.** La durée des onze mouvements de pointage est similaire entre PP et PIM au pré-test, avec une bonne isochronie. Elle diminue lors du post-test, mais cet effet est moins marqué pour la PIM dont la durée moyenne est supérieure à celle de la PP, avec des schémas d'exécution comparables : les courbes sont parallèles et, à l'intérieur d'une séquence de 11 pointages, les mouvements, les plus lents physiquement sont aussi les plus lents mentalement. Figures adaptées de Gentili et al. (2010).

Deux études ont testé l'effet de la PIM sur l'apprentissage d'une habileté motrice fine, évaluée par une tâche de précision manuelle, le *Nine Hole Peg Test*¹⁴ chez des personnes jeunes et âgées (27 ± 5 ans et 73 ± 5 ans ; Ruffino et al., 2019) et très âgées (86 ± 2 ans ; Hilt et al., 2023). Ce test mobilise une pince pouce-index pour saisir et déplacer des bâtonnets sur une planche à trous. Chaque essai comprend 9 mouvements de bras pour saisir les bâtonnets, les manipuler avec précision et les placer dans les trous appropriés. Le protocole était comparable pour ces deux études. Trois essais physiques étaient réalisés au pré et au post-test. Entre ces tests, les participants étaient répartis dans des groupes qui ont effectué 20 minutes (Ruffino et al., 2019) ou 30 minutes d'IM de la tâche (Hilt et al., 2023) ou des groupes contrôles qui ont regardé un documentaire pendant une durée équivalente. Les résultats montrent une amélioration de la vitesse d'exécution entre le premier et le dernier essai du pré-test, démontrant ainsi qu'une faible quantité de PP permet déjà une amélioration des performances. Ensuite, après la PIM, les performances étaient i) améliorées pour les jeunes (diminution du temps de mouvement) et, ii) maintenues pour les âgés et très âgés (temps de mouvement stable) entre le dernier essai du pré-

¹⁴ La tâche de précision manuelle utilisée dans cette étude est inspirée du *Purdue Pegboard Test* qui évalue la motricité fine des doigts et globale (de la main et du bras). Il est souvent utilisé en clinique chez les patients avec des déficiences du membre supérieur.

test et le premier du post-test. Celles des groupes contrôles étaient maintenues chez les jeunes, et diminuées chez les âgés et très âgés (Fig.34A). La PIM maintiendrait donc la performance acquise lors d'une courte période de PP chez les personnes âgées.

Les effets à long terme de plusieurs sessions de PIM ont été très peu étudiés chez des personnes âgées en bonne santé. Boraxbekk et al. (2016) se sont intéressés aux effets de 12 sessions de PIM, réparties en 6 semaines, sur l'apprentissage d'une SFTT de 5 éléments. À chaque entraînement, les participants devaient effectuer la séquence physiquement (groupe PP) ou mentalement (groupe PIM) aussi rapidement et précisément que possible pendant 6 minutes répartie en quatre blocs de 90 secondes, séparés par 20 secondes de repos. Au total, 72 minutes d'entraînement en PP ou en PIM ont été réalisées. Un groupe s'est également entraîné en combinant 6 minutes de PIM puis 6 minutes de PP, pour entraînement total de 144 minutes. Avant (pré-test), après (post-test) puis une semaine après (re-test), les participants ont effectué physiquement la séquence pendant trois blocs de 30 secondes. Les trois groupes (PIM, PIM+PP et PP) ont tous significativement amélioré leur performance après 6 semaines d'entraînement. Même après une semaine sans pratique, la performance est restée identique (rétention). Cependant, la performance était plus élevée dans le groupe PP et PIM+PP par rapport au groupe PIM (Fig.34B).

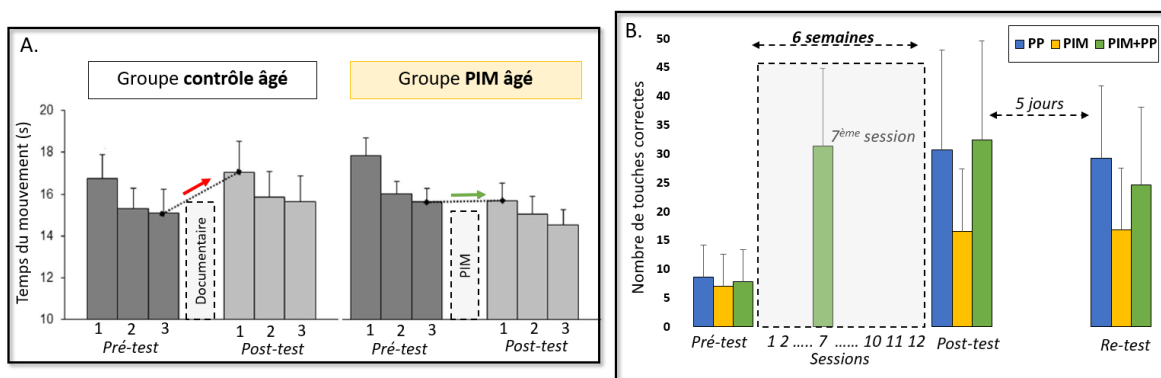


Figure 34 | Illustrations des effets de la PIM sur l'APseq chez les personnes âgées.

A. Entre le dernier essai physique du pré-test et le premier essai physique du post-test, la durée des mouvements est restée stable pour le groupe PIM (représentée par la flèche verte), tandis qu'elle a augmenté pour le groupe contrôle (représentée par la flèche rouge). Figure adaptée de Ruffino et al. (2019). **B.** Les groupes PP, PIM et PIM+PP ont tous amélioré leurs performances. Ces améliorations ont même été maintenues après une période de 5 jours sans pratique. Les performances des groupes PP (en bleu) et PIM+PP (en vert) étaient supérieures à celles du groupe PIM (en jaune). De plus, à la 7^{ème} session d'entraînement (correspondant à 72 minutes de pratique), les performances du groupe PIM+PP étaient comparables à celles du groupe PP lors du post-test, et n'ont pas évolué jusqu'au post-test. Figure adaptée de Boraxbekk et al. (2016).

Bonassi et al. (2020) ont évalué l'acquisition, la consolidation et la rétention d'une tâche séquentielle d'opposition du pouce (SFOT) explicite de 8 éléments, apprise par des participants jeunes par PIM ou PP. Ils ont réalisé 7 sessions d'entraînement réparties sur 15 jours (Fig.35A).

La variable mesurée était la fréquence d'exécution (nombre de contact entre le pouce et les doigts par seconde (en hertz). Lors des premières sessions (jours 1 et 2), les performances se sont améliorées de manière similaire dans les groupes PIM et PP. Elles sont restées stables lors des rétentions à 24 et 48 heures (jours 3 et 4), et n'étaient pas différentes entre les groupes. Lors des sessions des jours 4 et 5, la fréquence a davantage augmenté dans le groupe PP que dans le groupe PIM. Enfin, la fréquence était plus faible pour le groupe PIM par rapport au groupe PP, de la fin de l'entraînement (jour 5) et jusqu'à 10 jours après, sans pratique (Fig.34B et 34C). En résumé, la PIM conduit à des gains de performances similaires à celles de la PP lors des deux premiers jours uniquement. S'ils sont plus faibles que ceux de la PP les deux jours suivants, ils sont conservés après 10 jours sans pratique.

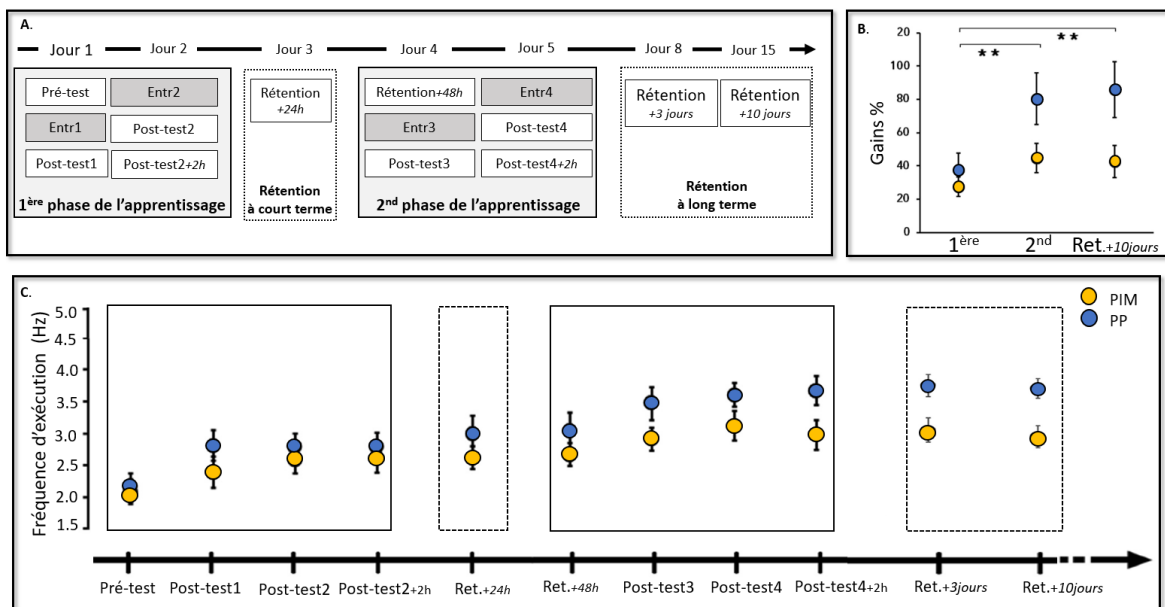


Figure 35 | Acquisition, consolidation et rétention d'une SFOT après un entraînement multisession par imagerie motrice chez des jeunes.

A. Protocole expérimental. Durant les entraînements (*Entr1, 2, 3, 4*), les participants effectuaient 10 blocs de 4 répétitions de la séquence, mentalement ou physiquement. Pendant les tests (*pré-test, post-test et rétention*), ils réalisaient 1 bloc de 4 répétitions de la séquence. **B.** Évolution des gains de performances entre la 1^{ère} phase, la 2nd phase et la rétention de l'apprentissage. L'indice de gain de performance (%) a été calculé entre le post-test 2 et le pré-test pour la 1^{ère} phase de l'apprentissage, entre le post-test 4 et le pré-test pour la 2nd phase de l'apprentissage puis entre le test de rétention à 10 jours et le pré-test pour la rétention à long terme. Les étoiles ** représentent l'interaction : les gains de performances étaient plus importants pour le groupe PP à la 2nd phase et lors de la rétention. **C.** Évolution de la fréquence d'exécution durant les 1^{ère} et 2nd phases de l'apprentissage, et la rétention. Figures adaptées de Bonassi et al. (2020).

Combiner la PIM avec la PP.

Bien que la PIM améliore les performances, les progrès les plus nets sont à associer à la PP. La combinaison de ces deux méthodes d'apprentissage a été étudiée dans le milieu sportif (Brouziyne & Molinaro, 2005; Gaggioli et al., 2013; Guillot et al., 2013) et de la rééducation

motrice (Jackson et al., 2004; Tamir et al., 2007; voir Gaughan & Boe, 2022 et Villa-Berges et al., 2023 pour des revues).

Chez des sujets jeunes, l'effet de différentes proportions entre séquences représentées mentalement et exécutées a été testé sur des tâches séquentielles de mouvements des doigts et des bras ainsi que des tâches posturales. Les proportions expérimentées peuvent varier de 100%, 75%, 50%, 25% et 0% de PIM, 0% correspondant à 100% de PP. Les études rapportent des progrès pour tous les ratios. Certaines concluent que les faibles proportions de PIM (25%) génèrent un apprentissage similaire à 100% PP (Sobierajewicz et al., 2016). Alors que d'autres ont obtenu les mêmes résultats quel que soit le ratio PIM/PP (Saruco et al., 2019). La meilleure façon de combiner PIM et PP reste donc encore débattue (Ladda et al., 2021).

Dans l'étude d'Allami et al. (2008), les performances d'une tâche de saisie et d'insertion d'un objet dans un support ont été évaluées pour différents ratios de PIM/PP. Au premier essai physique, les individus ayant réalisé un pourcentage élevé de PIM préliminaire (groupes 50/50 et 75/25) ont obtenu de meilleures performances que ceux ayant un ratio plus faible (groupe 25/75) ou ceux du groupe 0/100, pour qui il s'agissait de leur toute première tentative (Fig.36A). La PIM aurait donc un effet de préparation en réduisant le temps d'exécution physique des essais suivants.

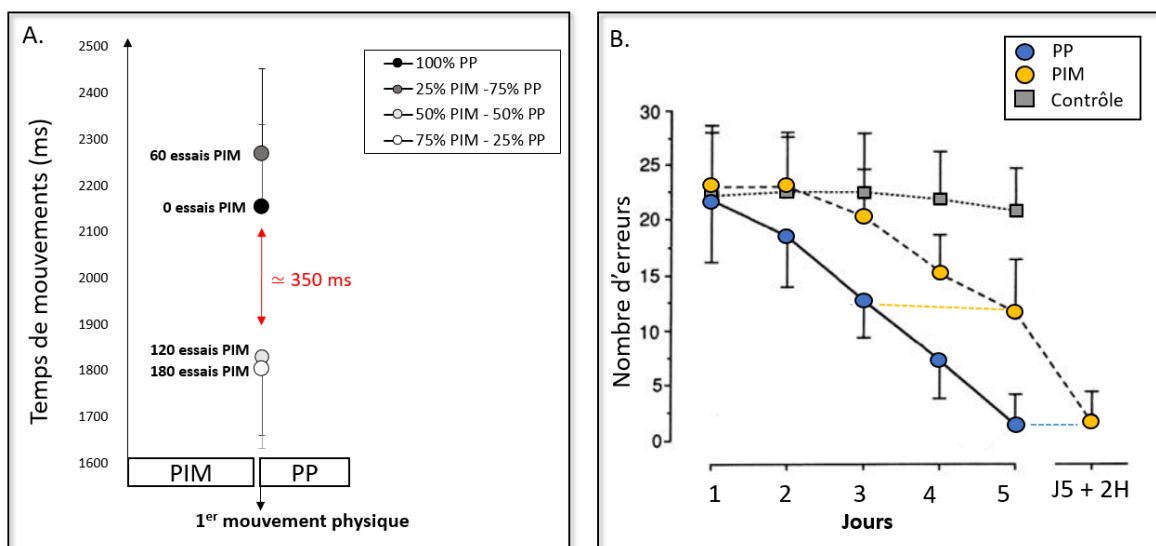


Figure 36 | Effets de primauté de la PIM avant la PP.

A. Lorsque 120 ou 180 essais de PIM sont effectués avant le premier mouvement physique, correspondant respectivement aux ratios 50/50 (en gris clair) et 75/25 (en blanc), le temps de mouvement du premier essai physique est inférieur par rapport au premier essai physique des ratios 0/100 (en noir) et 25/75 (en gris foncé). Figure adaptée d'Allami et al. (2008). **B.** Évolution des performances lors de 5 jours de 2 heures d'exercices de piano en PP ou en PIM. 5 jours de PIM sont équivalents à 3 jours de PP (pointillés jaunes). Puis, 2 heures de PP en plus après les 5 jours de PIM, permettent d'atteindre la même performance qu'après 5 jours de PP (pointillé bleu). Figure adaptée de Pascual-Leone (1995).

Dans la même idée, Pascual Leone et al. (1995) ont montré que les participants s'étant exercés 2 heures au piano en PIM pendant 5 jours ont atteint une performance comparable à celle des participants du groupe PP après 3 jours d'entraînement. Deux heures de pratique supplémentaire en PP après les 5 jours de PIM, ont permis à ce groupe d'atteindre le même niveau que ceux du groupe PP (Fig.36A). La PP après la PIM serait bénéfique.

Les tâches séquentielles de motricité globale.

Des études se sont également intéressées à l'influence de la PIM sur l'apprentissage de mouvements effectués avec d'autres parties du corps, pieds ou langue (Lafleur et al., 2002; Jackson et al., 2003; Pfurtscheller et al., 2006; Saimpont, et al., 2013; Sauvage et al., 2015). La vitesse d'exécution d'une séquence de mouvements des pieds a été significativement améliorée après cinq sessions de 100 répétitions mentales chacune (Sauvage et al., 2015). Chez des personnes jeunes, l'influence positive de la PIM a été montrée pour différentes tâches de contrôle postural (Choi et al., 2010; Taube et al., 2015; Saruco et al., 2017, 2019; Di Rienzo et al., 2022). Par exemple, ces effets ont été observés sur une tâche d'équilibre dynamique consistant à déplacer le centre de pression pour le rapprocher de cibles affichées sur un écran, aussi bien après une seule session de 12 minutes qu'après 15 sessions de 30 minutes réparties sur 3 semaines. La vitesse d'exécution globale et celle du déplacement du centre de pression ont été augmentées. Ces progrès étaient comparables à ceux obtenus par PP (Choi et al., 2010; Saruco et al., 2019). Les effets de la PIM étaient amplifiés lors d'ajustements posturaux complexes, sur l'axe antéro-postérieur par rapport à l'axe médio-latéral, et chez des experts par rapport à des novices (Saruco et al., 2017, 2019; Di Rienzo et al., 2022).

Notre équipe a étudié l'acquisition et la consolidation d'une tâche séquentielle de l'ensemble du corps¹⁵ consistant à se déplacer en pointant des cibles au sol dans différentes directions (Freitas et al., 2020). Après un entraînement physique (groupe PP), le nombre de pointages plantaires corrects a augmenté durant l'acquisition, puis s'est stabilisé après une période de consolidation dépendante du sommeil et de l'éveil. Après une PIM, cette même variable a progressé lors de l'acquisition, mais avec un gain inférieur par rapport à la PP. Puis, le groupe PIM avec une consolidation dépendante du sommeil a continué d'améliorer ses performances après la nuit, tandis que le groupe PIM avec une consolidation dépendante de l'éveil a stabilisé ses performances.

La PIM s'est également révélée une alternative fiable à la PP pour le contrôle postural et la locomotion chez des personnes âgées (Malouin & Richards, 2010 pour une revue). Elle apporte

¹⁵ Voir Figure 21 | Tâches séquentielles de mouvements impliquant l'ensemble du corps. Page 6.

des bénéfiques à la motricité globale (Personnier et al., 2010; Kalicinski & Raab, 2014; Saimpont et al., 2012, 2015; Nicholson et al., 2019 pour une revue). Une étude a évalué l'effet d'une seule session de PIM ou de PP sur différentes variables de la locomotion : vitesse de marche (préférentielle ou rapide), durée pour faire un parcours avec des obstacles et des changements de direction, test *Timed Up and Go*. Elles ont été mesurées avant et après un entraînement de 20 répétitions du parcours de marche, effectuées soit physiquement soit mentalement. Suite à cet entraînement, la vitesse de marche rapide a progressé ainsi que la performance au *Timed Up and Go* et au parcours d'obstacles, avec des améliorations plus fortes après PIM ou PP que sans entraînement, mais sans différence entre PIM et PP (Nicholson et al., 2018). Hilt et al. (2023) ont examiné l'APseq de mouvements des pieds chez des participants très âgés (86 ± 2 ans). Les participants devaient déplacer leurs deux pieds sur quatre cases au sol en étant assis sur une chaise, formant ainsi une séquence de huit mouvements. Ils ont effectué trois essais physiques avant et après 20 minutes de PIM ou une tâche contrôle consistant à visionner un documentaire de 20 minutes. Le groupe PIM a amélioré sa performance en réduisant le temps de mouvement. En revanche, le groupe contrôle a maintenu son temps de mouvement moyen.

Les recherches portant sur l'apprentissage multisessions sont généralement réalisées dans un contexte de réhabilitation, ce qui rend difficile la comparaison des résultats en raison de la diversité des protocoles. En effet, les entraînements peuvent être combinés à la PP, audio-guidés, de durées variables (de 3 jours à 8 semaines, avec 2 à 3 séances par semaine), en séance individuelle ou collective, à domicile ou à l'hôpital, ou encore en laboratoire. En dépit de cette variabilité, plusieurs sessions de PIM ont amélioré l'équilibre statique en réduisant les oscillations posturales sur l'axe antéro-postérieur (Hamel & Lajoie, 2005; Oh & Choi, 2021), confirmant les résultats trouvés chez les jeunes (Grangeon et al., 2011; Saruco et al., 2017, 2019; Di Rienzo et al., 2022). Elles ont aussi amélioré le *Timed Up and Go*, la vitesse de marche sur 10 mètres et sur 6 mètres avec les pieds en tandem¹⁶ (Goudarzian et al., 2017; Kalicinski et al., 2016).

1.3.2. Résultats neurophysiologiques.

L'étude pionnière de Pascual-Leone et al. (1995) a donné un aperçu des processus de plasticité sous-jacents à l'APseq par IM. La plasticité de M1 après PIM a été étudiée par la stimulation magnétique transcrânienne. La taille de la représentation corticale pour les deux groupes musculaires (fléchisseurs et extenseurs des doigts) a augmenté du jour 1 (J1) au jour 5 (J5), de

¹⁶ Le test de marche avec la position des pieds en tandem consiste à se déplacer en ligne droite en posant un pied strictement devant l'autre, comme si la marche s'effectuait sur une corde raide.

manière équivalente pour les deux groupes de pratique, mais n'a pas changé pour le groupe contrôle, sans pratique (Fig.37).

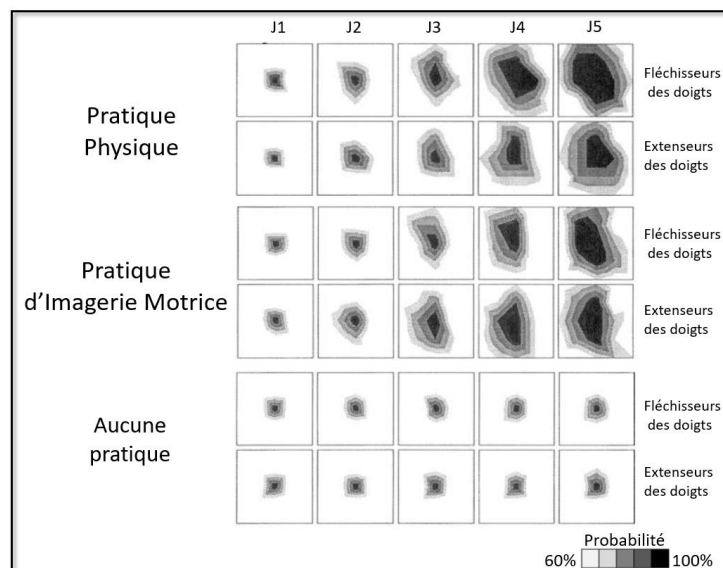


Figure 37 | Cartes motrices des muscles de la main lors d'un apprentissage au piano par PIM ou PP.

La taille de la représentation corticale pour les deux groupes musculaires (fléchisseurs et extenseurs des doigts) au niveau de M1 après une PP, une PIM ou aucune pratique mesurée par stimulation transcrânienne magnétique du jour 1 (J1) au jour 5 (J5). Figure adaptée Pascual Leone et al. (1995).

La réorganisation des régions motrices avec élargissement de l'aire contrôlant le mouvement est citée comme le principal processus neurophysiologique expliquant l'amélioration des performances. D'autres études se sont intéressées à l'évolution de l'activité cérébrale avant et après une PIM. Tout comme l'entraînement physique, la PIM induit une neuroplasticité cérébrale lors de l'APseq de mouvements des doigts (Lacourse et al., 2004, 2005; Nyberg et al., 2006) et des pieds (Lafleur et al., 2002; Jackson et al., 2003). Les enregistrements d'IRM_f réalisés avant et après une semaine d'entraînement en PP ou en PIM d'une séquence de mouvements des doigts montrent que 1) les améliorations du groupe PP étaient associées à une augmentation de l'activité du striatum et une diminution de l'activité du cervelet et 2) les améliorations du groupe PIM étaient associées à une augmentation de l'activité du cervelet, du cortex prémoteur et du striatum (Lacourse et al., 2005). Après 5 entraînements en IM d'une séquence de 10 mouvements alternant flexion et extension plantaires, les activités du cortex orbitofrontal et du cervelet ont augmenté. Ces augmentations étaient corrélées avec le nombre de séquences plantaires réalisées (Jackson et al., 2003).

Chez les personnes âgées, l'étude de Boraxbekk précédemment mentionnée, a évalué la plasticité en mesurant les activations cérébrales par IRM_f après six semaines d'entraînement en PIM, en PP ou en PIM+PP d'une SFTT. Certaines régions cérébrales étaient activées de manière conjointe dans les trois modes d'entraînement, notamment l'aire M1 controlatérale, le cervelet

ipsilatéral et l'AMS bilatéralement. De plus, une activité accrue a été observée dans le cortex prémoteur après la PP et dans le cortex visuel associatif après la PIM. Lors de l'entraînement combiné PIM+PP, les deux activations étaient présentes, indiquant une mobilisation conjointe des processus moteurs et mentaux (Fig.38). À la suite d'un entraînement à une SFTT par PP et PIM, ces mêmes activations ont été observées chez les jeunes (Nyberg et al., 2006).

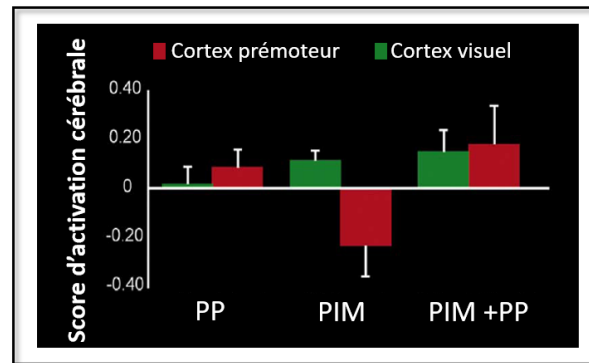


Figure 38 | Plasticité cérébrale induite par la PIM, la PP et la PIM+PP chez des personnes âgées.

On observe une augmentation de l'activation du cortex prémoteur (*en rouge*) après l'entraînement en PP, du cortex visuel associatif (*en vert*) après une PIM, et des deux cortex après l'entraînement combinant PIM+PP. Figure adaptée de Boraxbeck et al. (2016).

Dans une synthèse des travaux sur cette question, Ruffino et al. (2017) proposent un modèle d'adaptation neuronale, où en plus de cette réorganisation corticale, le renforcement de la conductivité synaptique et la diminution de l'inhibition présynaptique au niveau de la moelle épinière pourraient également faire partie des processus d'apprentissage de la PIM. Au niveau cortical, au début de l'apprentissage par PIM, les réseaux cortico-striatal et cortico-cérébelleux sont activés puis l'activité basculerait seulement progressivement sur le premier. Au niveau cortical et spinal, les processus de PLT renforcent les synapses autrement dit la capacité qu'elles ont d'animer le neurone suivant. La commande motrice subliminale générée pendant la PIM améliorerait la sensibilité et la conductivité des synapses dans les réseaux cortico-spinaux (Avanzino et al., 2015). Enfin au niveau spinal, il a été suggéré que la production de la commande motrice subliminale dirigée le long de la voie cortico-spinale pourrait atteindre les circuits spinaux sans activer les motoneurones α . Ainsi, la plasticité à court terme induite par la PIM pourrait inclure une modulation des réseaux spinaux (Grosprêtre et al., 2016, 2019, pour des revues).

CE QU'IL FAUT RETENIR

La **PIM** est **plus efficace qu'une absence de pratique**. Elle permet des **gains** d'apprentissage pendant la **phase d'acquisition**, puis une **stabilisation voire une amélioration** des performances durant la première **consolidation** dépendante de l'éveil ou du sommeil, tant pour des tâches de motricité fine que globale.

Néanmoins, elle reste **moins efficace que la PP**. La performance atteinte après l'acquisition par PIM est inférieure à celle résultant de la PP. Elle le reste après consolidation et rétention à long terme.

La **PIM** engendre donc **une plasticité des réseaux sensorimoteurs cérébraux et cérébelleux**. Mais les gains de performances suite à l'entraînement en PP ou en PIM reposent sur des activités métaboliques différenciées.

Une seule session de PIM chez les personnes âgées offre la possibilité de **préserver les habiletés motrices** fines et globales.

Les **effets de la PIM sont plus marqués** lorsqu'elle est réalisée en **multisession**. Chez des personnes âgées, une seule étude a montré des **bénéfices positifs de plusieurs sessions de PIM sur l'apprentissage d'une SFTT**, avec une augmentation significative du nombre de mouvements des doigts, qui est restée stable une semaine après la fin de l'entraînement, attestant **une rétention à long terme**.

Les **effets de la PIM sont meilleurs** lorsqu'elle est **combinée avec la PP** chez des personnes jeunes et âgées. L'*APseq* explicite par combinaison PIM+PIM a été peu documenté pour des mouvements des doigts et jamais rapporté pour des mouvements des pieds.

2. La stimulation transcrânienne à courant continu.

2.1. Aspects généraux.

Dans les chapitres précédents, nous avons discuté du lien étroit entre la plasticité et l'APseq réalisé par PP puis PIM. Cette plasticité, induite par ces entraînements, résulte uniquement de l'activité cérébrale. Or, les stimulations cérébrales non invasives peuvent aussi la stimuler en appliquant des stimulations externes, tels que des courants électriques, des champs magnétiques ou des ondes sonores. Parmi elles, les stimulations électriques transcrâniennes consistent à appliquer de faibles courants électriques sur le cuir chevelu pendant plusieurs minutes via des électrodes ciblant des structures cérébrales précises. Les stimulations transcrâniennes (ST) peuvent être à courant continu (STCC), alternatif (STCA) ou sous forme de bruit aléatoire (courant non structuré ; STBA ; Fig.40). Ces courants faibles modulent potentiellement l'activité cérébrale intrinsèque à la région corticale stimulée.

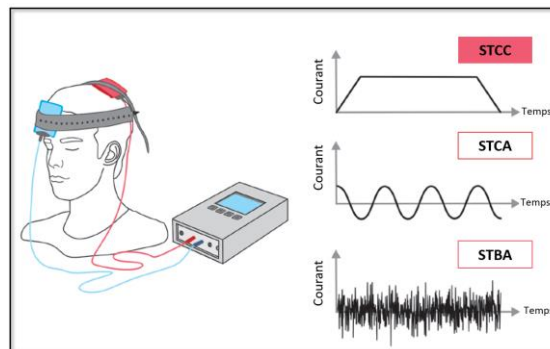


Figure 39 | Les techniques de stimulation électrique transcrânienne non invasive.

Les différentes formes de courant utilisées dans la stimulation électrique transcrânienne : à courant continu (STCC), alternatif (STCA) et à bruit aléatoire (STBA). Figure adaptée de Yavari et al. (2017).

2.1.1. Principe de la STCC.

Le principe de base consiste donc à délivrer un faible courant continu à travers deux d'électrodes placées sur le cuir chevelu et connectées à un générateur. Deux types de stimulation peuvent être appliqués : soit via une anode, pour une stimulation positive, soit via une cathode, pour une stimulation négative. Le courant électrique circule à travers les tissus cérébraux, induisant majoritairement des effets intracorticaux qui seront détaillés dans la section sur les mécanismes d'action. Les paragraphes suivants présenteront le montage des électrodes - nombre, placement, taille - en précisant les terminologies utilisées et les paramètres de stimulation.

Montage bilatéral bipolaire – Montage unilatéral monopolaire.

Traditionnellement, et dans ce travail de thèse, deux électrodes sont utilisées. Leur placement se fait à partir du système 10-20 utilisé en EEG. On place une électrode de stimulation sur la zone corticale cible tandis que l'autre est positionnée sur une région controlatérale. C'est l'électrode

de retour. Les deux peuvent être placées sur le même hémisphère lors d'un montage unilatéral (ou uni-hémisphérique) ou sur les deux lors d'un montage bilatéral (ou bi-hémisphérique). Pour les deux cas, le montage est bipolaire, les deux pôles se trouvant sur le crâne (Nasseri et al., 2015). L'électrode de retour est physiologiquement active au sens où elle influence la stimulation, en déterminant l'orientation du champ électrique dans l'ensemble du cortex (Bikson et al., 2010). L'électrode de retour peut aussi être placée sur l'épaule ou la joue (Fig.40).

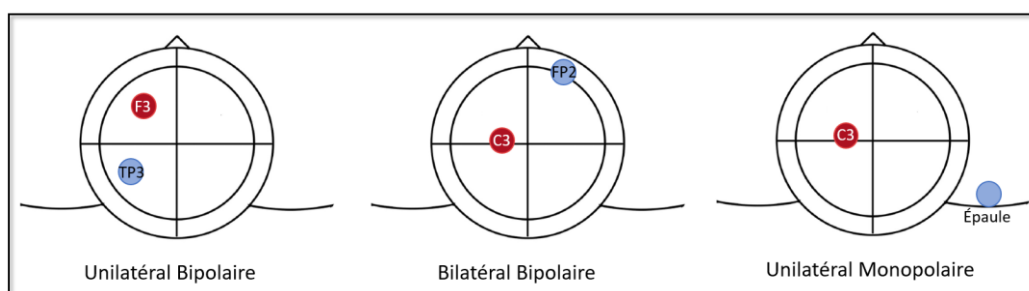


Figure 40 | La STCC et ses différents montages d'électrodes.

Quand l'électrode de stimulation (*en rouge*) et l'électrode de retour (*en bleue*) sont positionnées sur le crâne, le montage est bipolaire. Dans ce cas, si les deux électrodes sont positionnées sur le même hémisphère, le montage est unilatéral monopolaire. En revanche, si les électrodes sont placées sur les deux hémisphères, le montage est bilatéral bipolaire. Si l'électrode de retour est placée sur une autre partie du corps (comme l'épaule dans ce cas), le montage est alors unilatéral et monopolaire. Figure adaptée de Nasseri et al. (2015).

En raison de son rôle dans l'apprentissage moteur, il est habituel de positionner l'électrode de stimulation sur M1 (C3 ou C4) tandis que le retour est placé sur le cortex supra-orbital controlatéral (Fp2 ou Fp1, Buch et al., 2017). Cette configuration C3/Fp2 ou C4/Fp1 est un montage bilatéral bipolaire, ce qui suppose que les cortex moteur et orbitofrontal sont touchés par le courant électrique. L'électrode de stimulation peut également être appelée *cible* ou *active* et l'électrode de retour de *référence* ou *passive*. Ces termes peuvent être inappropriés en fonction du type de montage réalisé. Pour des raisons de précision technique et conformément aux recommandations (Nasseri et al., 2015), nous utiliserons la terminologie d'électrode de stimulation et de retour, en spécifiant le montage lorsque nécessaire sous la forme "électrode de stimulation/électrode de retour".

Taille des électrodes.

La taille des électrodes est également prise en compte dans le montage. Leurs dimensions de base sont de 5 x 5 cm ou de 5 x 7 cm. Utiliser une électrode de retour plus large augmente la dispersion du courant, et la rend inactive (Nitsche et al., 2007). Les types de montage avec une électrode plus large ressemble alors davantage à un montage unilatéral monopolaire, où une seule région (en l'occurrence le cortex moteur dans un montage C3/Fp2) est ciblée pour la stimulation, d'où l'appellation courante de « uni-hémisphérique ». A l'inverse réduire sa taille augmente la focalisation, c'est-à-dire qu'elle concentre davantage le courant vers la zone cible

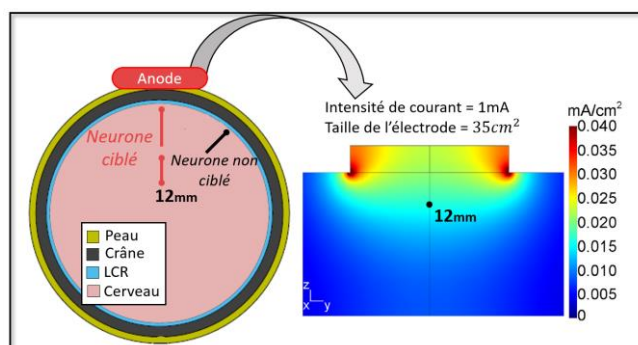
(Nitsche et al., 2007). De plus, la distance entre les électrodes joue sur le flux de courant et la profondeur qu'il atteint dans le cerveau.

Dose de la STCC.

La dose de la STCC appliquée dépend de la combinaison entre intensité du courant, taille des électrodes et durée de la stimulation. L'intensité varie de 0,1mA à 4 mA, mais la plupart des études utilisent des courants compris entre 1mA et 2mA, car des effets indésirables (picotement, démangeaisons) peuvent être observés si la stimulation est plus forte (Brunoni et al., 2011). La densité moyenne de courant sous une électrode est calculée en divisant son intensité par la surface de l'électrode ; elle généralement comprise entre 0,02 et 0,08mA/cm². Grâce à ces faibles valeurs, l'inconfort potentiellement ressenti est réduit et la STCC peut être appliquée pendant de longues périodes. La durée d'application varie généralement de 5 à 30 minutes. La dose de la STCC correspond alors à la densité de courant multipliée par la durée (Thair et al., 2017).

Quelle quantité du courant atteint le cortex ?

La quantité réelle de courant atteignant les neurones pyramidaux varie en fonction de divers facteurs, modifiables (la taille des électrodes, l'intensité du courant) ou non (épaisseur des cheveux, du tissu osseux, des propriétés conductrices des tissus, y compris le liquide céphalo-rachidien). En conséquence, seule une fraction du courant appliqué parvient effectivement au cortex. Des modélisations mathématiques et des expériences sur des cadavres ont permis de mieux comprendre comment diffuse la STCC (focalisation et perméabilité). Entre 10 et 25% des 2mA appliqués sur le cuir chevelu atteignent le cortex et ses neurones, alors que 60% sont déviés par la peau et les tissus mous, et 16% sont atténués par le crâne (Miranda et al., 2006, 2009; Vöröslakos et al., 2018; Howell & McIntyre, 2021).



Le courant appliqué par la STCC est dévié par la peau, le crâne et le liquide céphalo-rachidien (LCR). Ainsi, seul environ 15 à 20% du courant atteint les neurones cibles stimulés à une profondeur d'environ 12mm. Figures adaptées de Howel & McIntyre (2021) et de Miranda et al. (2006).

Innocuité et effets indésirables

Aucun effet indésirable grave de la STCC n'a été signalé lorsque l'intensité reste entre 1 et 2mA. Des maux de tête, des démangeaisons cutanées, une sensation de brûlures et/ou de picotements des rougeurs de la peau peuvent survenir chez 17% des individus. On rapporte aussi une fatigue modérée et des difficultés de concentration (Brunoni et al., 2011, pour une revue). Les démangeaisons sont le plus couramment rapportées (Poreisz et al., 2007) même si elles diminuent une fois que le courant se stabilise (Nitsche et al., 2008). On peut les réduire en imbibant les éponges contenant les électrodes d'une solution saline à 0,9% et en utilisant une procédure de montée/descente en rampe lors du lancement et de l'arrêt de la STCC (Thair et al., 2017).

2.1.2. Mécanisme d'actions.

Des études pharmacologiques, neurophysiologiques et d'imagerie cérébrale ont permis de mieux comprendre les processus cellulaires et moléculaires induits par la STCC sur l'excitabilité corticale (Stagg & Nitsche, 2011 et Das et al., 2016 pour des revues). Cependant, certains de ces mécanismes restent encore hypothétiques et nécessitent des recherches supplémentaires pour une compréhension plus approfondie.

Effets neurophysiologiques à court terme.

Les effets instantanés de la STCC dépendent des fluctuations de la polarité membranaire. La STCC modifie la polarité membranaire neuronale et le seuil liminaire, à partir duquel sont générés les trains de potentiels d'action (Fig.42A ; Nitsche & Paulus, 2000).

En administrant des agents pharmacologiques bloquant soit les canaux sodiques (carbamazépine) soit les canaux calciques (flumazénil), l'excitabilité induit par une STCC anodale était diminuée dans le premier cas et bloquée dans le second cas. La STCC anodale augmente donc la perméabilité des canaux ioniques, notamment les canaux sodium voltage dépendant (Nitsche, Fricke, et al., 2003). Ainsi, à court terme, elle abaisse le seuil de dépolarisation membranaire, et augmente la probabilité de générer des trains de potentiels d'action (Fig.42A).

Effets neurophysiologiques à moyen terme.

Les effets de la STCC persistent au-delà de la fin de la stimulation et sont attribués à la persistance des changements post-synaptiques comparables aux effets de la PLT (Stagg & Nitsche, 2011). Les effets post-stimulation impliquent une modulation gabaergique et glutamatergique des synapses (Fig.42B). Ils sont liés à l'activation des récepteurs NMDA et aux

voies calciques. En effet, un agent bloquant les récepteurs NMDA et inhibant ces voies calciques annulent les effets à moyen terme de la STCC. En revanche, un agoniste des récepteurs NMDA prolonge les effets de la stimulation (Liebetanz, 2002; Nitsche, Fricke, et al., 2003). On sait que la STCC anodale augmente la concentration de glutamate et diminue celle du GABA (Stagg et al., 2009). Elle permet l'activation des récepteurs NMDA, qui vont permettre au Ca^{2+} intracellulaire d'engendrer toutes les cascades biologiques liées à la PLT (Nitsche et al., 2004, 2005).

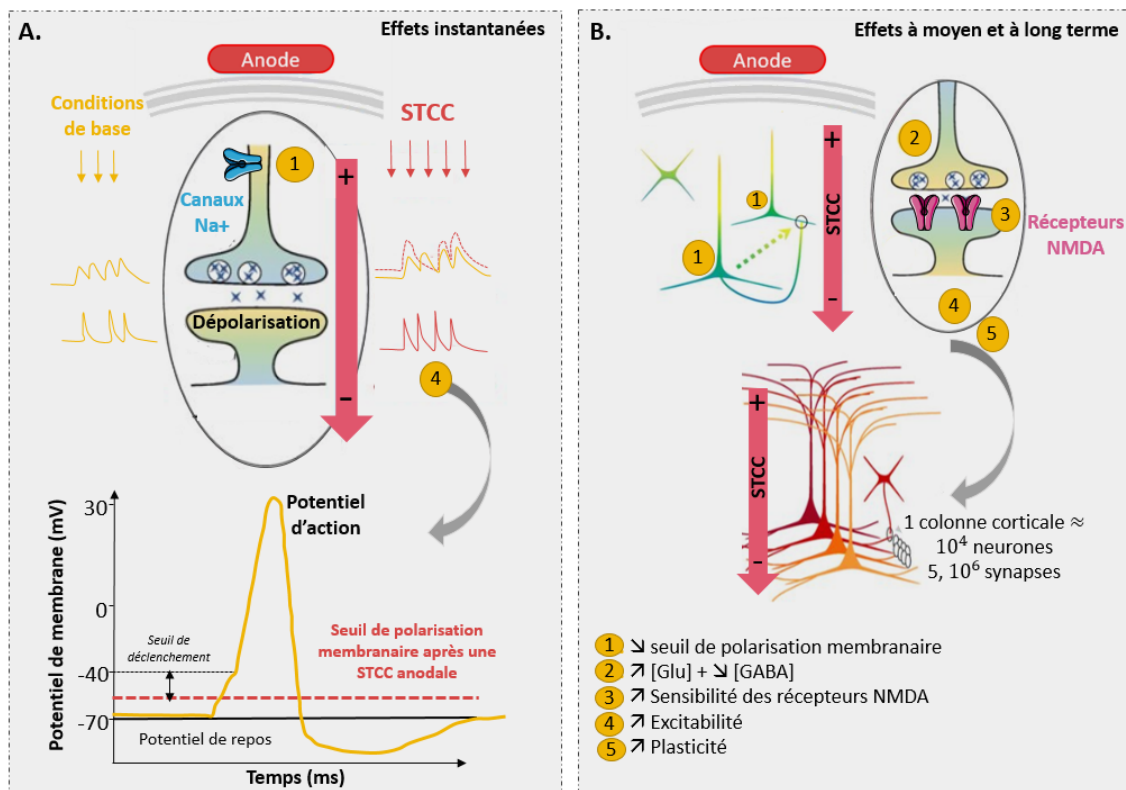


Figure 42 | Modèle hypothétique des mécanismes de la STCC appliquée aux neurones corticaux de M1.

A. Effets instantanés de la STCC anodale. Elle augmente la perméabilité des canaux ioniques, notamment les canaux sodium voltage dépendant (Na^+ en bleu), et donc le potentiel de membrane du neurone (en rouge). **B.** Effets à moyen et long terme de la STCC anodale. Elle influence différents processus jouant un rôle dans la potentialisation à long terme. Ces modifications s'étendent à un large ensemble de cellules interconnectées, ce qui conduit à des effets de plasticité du réseau.

Effets des paramètres de STCC sur l'excitabilité corticale.

Afin d'étudier les modifications de l'excitabilité corticale induites par la STCC, plusieurs études se sont concentrées sur la stimulation de M1. En modulant l'excitabilité de M1, la STCC permet d'observer les changements dans les potentiels évoqués moteurs (PEM) mesurés par la stimulation magnétique transcrânienne avant et après une STCC. On peut ainsi déduire comment la stimulation affecte spécifiquement l'excitabilité corticale (Nitsche & Paulus, 2000; Nitsche et al., 2007).

Ainsi, une série d'expérimentations a déterminé les effets de la polarité, de l'intensité et du temps d'application d'une STCC sur M1. Chez les sujets sains, le montage C3/FP2 est le plus couramment utilisé. En ce qui concerne la polarité, les résultats ont démontré qu'une STCC anodale de 1mA pendant 5 minutes augmentait l'amplitude des PEM jusqu'à 4 minutes après la fin de la stimulation, tandis qu'une STCC cathodale, avec les mêmes paramètres, produisait l'effet opposé (Fig.43; Nitsche & Paulus, 2000; Gandiga et al., 2006).

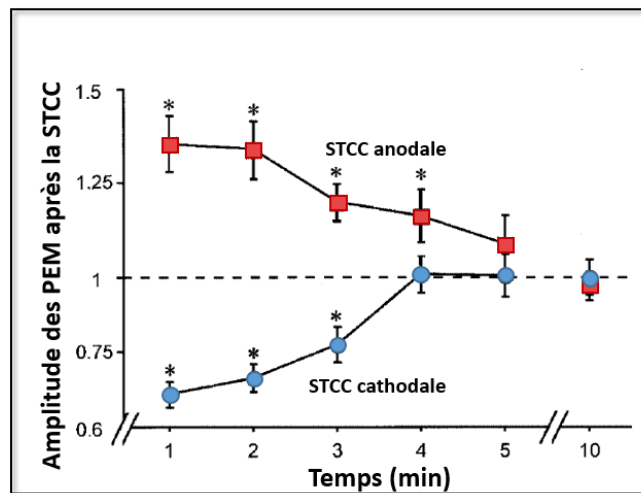


Figure 43 | Excitabilité corticale après une STCC de 1mA pendant 5 minutes.

La STCC anodale ou cathodale sur M1 gauche a été appliquée pendant 5 minutes avec une intensité de 1mA. L'amplitude des PEM a été mesurée toutes les minutes après la stimulation. Elle a été comparée à une mesure d'excitabilité de référence avant la STCC (*ligne pointillée*). La STCC anodale a augmenté l'amplitude des PEM, tandis que la STCC cathodale l'a réduite. L'effet de la STCC s'annule dans les 5 minutes qui suivent la stimulation. Les astérisques indiquent des différences significatives entre les amplitudes des PEM après la stimulation et celles mesurées à la ligne de base. Figure adaptée de Nitsche et Paulus (2000).

Les effets sur l'excitabilité corticale varient en fonction de l'intensité du courant (dans une plage de 0,2 à 1mA) ou la durée de stimulation (de 1 à 5 minutes). Plus la durée et plus l'intensité sont fortes, plus les effets post-stimulation sur l'excitabilité corticale perdurent (Nitsche & Paulus, 2000, 2001; Nitsche, Fricke, et al., 2003). Néanmoins, avec ce dosage, l'amplitude des PEM revient à son niveau de base 10 minutes après la fin de la STCC.

D'autres études ont établi cette relation entre la dose de la STCC appliquée sur M1 et la réponse résultante sur l'excitabilité corticale avec des intensités plus fortes et/ou des durées plus longues. Une seule séance de STCC de 1mA pendant 13 minutes change l'excitabilité corticale qui peut durer jusqu'à 90 minutes après la stimulation (Nitsche & Paulus, 2001). Une étude par IRM_f a examiné l'influence sur l'activité cérébrale de 15 minutes de STCC anodale à 0,5 ; 1,0 ; 1,5 et 2 mA appliquées sur M1 gauche (Jamil et al., 2020). Les changements du signal *BOLD* ont été mesurés avant et pendant la stimulation et, de manière intermittente, jusqu'à 120 minutes après. Toutes les intensités ont augmenté le débit sanguin cérébral par rapport à la période de repos.

Logiquement, 2mA ont entraîné une élévation du signal *BOLD* de 15,3 % par rapport au niveau de base, 90 minutes après la stimulation. De plus, ces changements de perfusion étaient bien corrélés à ceux de l'excitabilité induits par la STCC.

Une STCC anodale de M1 à 1mA suffit à augmenter l'excitabilité des projections cortico-spinales vers les muscles de la main. Des changements similaires peuvent se produire dans des structures corticales plus médiales, au niveau du sillon interhémisphérique, innervant les muscles de la jambe. Une STCC anodale de 2mA pendant 10 minutes, centrée sur cette zone, ciblant le tibial antérieur a augmenté l'amplitude des PEM de 35% par rapport à la ligne de base, avec des effets perdurant jusqu'à 60 minutes après la fin de la stimulation (Jeffery et al., 2007).

Néanmoins, la relation dose-effet semble plus complexe que celle initialement envisagée : doubler la durée de stimulation (de 13 à 26 minutes) inverse les effets spécifiques à la polarité observés pour la STCC anodale, entraînant une diminution de l'amplitude des PEM (Monte-Silva et al., 2013). Pour une durée de 10 ou 20 minutes, d'autres études ont même rapporté aucun effet de l'intensité (0,2 ; 0,5 ; 1 et 2mA) d'une STCC anodale sur l'amplitude des PEM (Chew et al., 2015; Tremblay et al., 2016).

L'effet de plusieurs sessions de STCC sur l'excitabilité corticale a aussi été rapporté. Ammann et al. (2017) l'ont étudié avec 1mA et 2mA. Au cours de trois sessions espacées de 48 heures chacune, la STCC a été appliquée pendant 7 minutes sur M1 gauche. L'excitabilité corticale a été évaluée immédiatement puis 15 et 30 minutes après la fin de chaque stimulation. Une application de 2mA a augmenté l'excitabilité corticale dans toutes les sessions. Réduite à 1mA, elle n'a provoqué cette augmentation qu'à la fin de la troisième session. Par ailleurs, une stimulation de 2mA pendant 20 minutes, 5 jours consécutifs provoque des effets cumulatifs. L'amplitude des PEM évoqués était plus élevée chaque jour (Alonzo et al., 2012). Ces protocoles multisessions induisent des changements durables qui augmentent la probabilité d'observer des modifications neuroplastiques bénéfiques.

CE QU'IL FAUT RETENIR

La **STCC** est une technique peu invasive qui consiste à appliquer un courant électrique de faible intensité entre deux électrodes posées sur le scalp.

Une **STCC anodale est excitatrice et stimule l'activité cérébrale** dans la région cible à court terme en abaissant l'intensité liminaire déclenchant l'activité des neurones. À moyen et à long terme (après la stimulation), les effets impliquent davantage des modifications synaptiques avec une modulation gabaergique et glutaminergique dépendante de la PLT.

CE QU'IL FAUT RETENIR (suite)

Les paramètres de stimulation couramment utilisés impliquent le placement de **l'électrode de stimulation sur M1** et l'électrode de retour sur le cortex orbitofrontal, en utilisant **un montage bilatéral (C3/FP2)**. Les électrodes utilisées ont une surface de 25 à 35 cm² et transmettent une **intensité entre 1 et 2mA**, pour une densité de courant de **0,02 à 0,08 mA/cm²**. La durée de stimulation varie généralement de **5 à 20 minutes**.

Appliquée sur M1, une **seule session de STCC anodale de 1mA pendant 13 minutes** augmente l'excitabilité corticale et l'activité cérébrale jusqu'à 90 minutes après la fin de la stimulation.

Plusieurs sessions de STCC réparties sur plusieurs jours induisent **des effets cumulatifs sur l'excitabilité corticale**.

2.2. Apprentissage moteur séquentiel et stimulation transcrânienne à courant continu

En raison de sa capacité à induire une plasticité cérébrale à moyen et à long terme, la STCC a suscité un vif intérêt dans le champ des apprentissages moteurs. La possibilité de tirer parti de l'effet synergique de la STCC et des processus issus de l'apprentissage a ouvert des perspectives d'amélioration des performances motrices et de la réhabilitation. En référence à la revue de Byczynski et al. (2023), nous décrivons l'effet de la STCC sur l'apprentissage en fonction de ses étapes et des types d'habiletés. L'objectif est de proposer une perspective sur le rôle de la STCC dans l'APseq.

2.2.1. Aperçu général.

Quelle région stimuler ?

La région spécifique à stimuler est déterminée selon la fonction connue ou présumée de cette région cérébrale. Ainsi, pour améliorer l'APseq et, in fine, les fonctions motrices, la stimulation de M1 est logique en raison de sa contribution à l'APseq (Hamano et al., 2021). La stimulation du CPFdl, de l'AMS ou du cervelet est aussi ciblée de par leur fonction dans l'apprentissage des HM séquentielles. Dans le cas de l'APseq, l'électrode de stimulation est placée sur M1 dans plus de 3 expériences sur 4 et l'électrode de retour sur le cortex orbitofrontal controlatéral (Buch et al., 2017). Ce montage est aussi utilisé dans les expériences de cette thèse. Il sera donc prioritairement décrit dans les sections suivantes.

Le groupe contrôle.

Les études comparent un groupe recevant une STCC anodale/cathodale avec un groupe placebo recevant une stimulation fictive. Les participants sont équipés des électrodes mais ne sont pas

informés de leur activité. Ce groupe placebo (ou *Sham*) est une forme de groupe contrôle. Il reçoit une stimulation de plus faible intensité qui est interrompue précocement, avant la phase expérimentale, n'induisant donc pas d'effets neurologiques (Gandiga et al., 2006). Dans cette procédure *Sham*, comme pour *Stim*, l'intensité du courant monte progressivement, mais reste à une intensité infra stimulation avant de s'annuler (Nitsche et al., 2008).

2.2.2. Résultats comportementaux.

Les effets de la STCC anodale opèrent à la fois pendant l'apprentissage en ligne et hors ligne et ont une influence positive sur les trois étapes de l'APseq (Hashemirad et al., 2016 pour une revue). Un facteur important à considérer est le moment optimal d'application de la STCC (Reis & Fritsch, 2011). En effet, elle peut être appliquée avant ou après la tâche ou simultanément (respectivement hors ligne ou en ligne). Ce facteur influence les effets de l'apprentissage des HM à court et à long terme (Fig.44). Avant apprentissage, la STCC prépare les réseaux corticaux impliqués dans l'acquisition des HM. Pendant, elle peut entraver les processus d'acquisition, en sur-stimulant par avance M1 (Fricke et al., 2011). En simplifiant, lorsque deux épisodes de stimulation se succèdent rapidement, l'excitabilité de M1 est altérée par la première stimulation et peut inverser l'effet habituel de la seconde. Après apprentissage, la stimulation peut influencer la consolidation. Stimuler M1 en ligne est la procédure la plus efficace pour améliorer l'acquisition (effets à court terme), la consolidation et la rétention de l'apprentissage (effets à moyen et long terme).

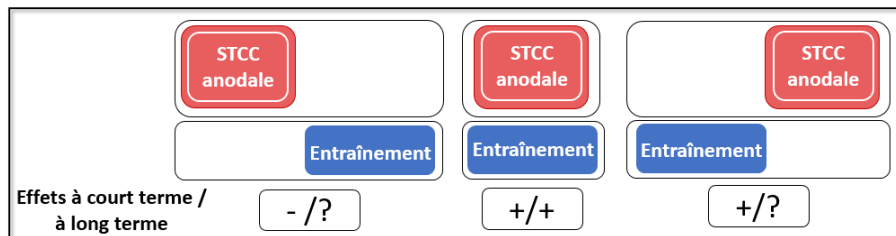


Figure 44 | Les moments d'application de la STCC par rapport à l'entraînement.

Ce schéma illustre les relations temporelles entre les moments d'application de la STCC anodale (*rouge*) et les séances d'entraînement physique (*bleues*), telles que rapportées dans des études sur l'apprentissage moteur. Les effets à court terme et à long terme sur la consolidation et la rétention de chaque configuration de moment de stimulation/entraînement sont indiqués dans les encadrés avec : -, diminution ; =, inchangé ; +, augmentation ; ?, non étudié. Figure adaptée de Reis & Fritsch et al. (2011).

Acquisition.

Les effets de la STCC anodale sur M1 pendant l'apprentissage en ligne ont suscité un intérêt particulier. Dans l'ensemble, les études convergent et montrent que les performances s'améliorent comparativement à une stimulation placebo, attestant l'effet bénéfique de la STCC durant l'acquisition d'HM fines et globales (voir Buch et al., 2017 et Byczynski & Vanneste,

2023 pour des revues). Stimuler M1 en ligne accélère l'apprentissage, permettant d'atteindre les mêmes performances dans un temps plus court.

Une seule session de STCC anodale ciblée sur M1 gauche au cours d'une SFTT, pendant 10 à 20 minutes, avec des intensités comprises entre 1 et 1,5mA et des densités de courant allant de 0,03 à 0,13 mA/cm², améliore la performance par rapport à une STCC placebo pendant la phase d'acquisition (Nitsche, Schauenburg, et al., 2003; Stagg et al., 2011; Kantak et al., 2011; Cuypers et al., 2013; Amadi et al., 2015). Par exemple, 10 minutes de STCC anodale à 1mA pendant l'entraînement d'une SRTT explicite de 11 éléments améliore la vitesse d'apprentissage et le temps de réaction comparativement à une STCC cathodale et une STCC placebo (Stagg et al., 2011). Globalement la performance est améliorée car les temps de réaction moyens sont inférieurs à ceux correspondant à une STCC cathodale et un placebo.

Comme les effets physiologiques de la STCC dépendent de l'intensité de la stimulation (Nitsche & Paulus, 2001; Jamil et al., 2020), Cuypers et al. (2013) se sont intéressés à son influence sur l'apprentissage d'une SFTT explicite. L'apprentissage consistait à répéter la séquence pendant 26 blocs de 30 secondes chacun, espacés de 30 secondes de repos. Avant la STCC, un pré-test de trois blocs a été réalisé. Ensuite, 20 blocs d'entraînement (durée totale, 20 minutes) ont été effectués pendant une STCC anodale de 1mA (0,04mA/cm²), de 1,5mA (0,06mA/cm²) ou une STCC placebo. Enfin, un post-test de 3 blocs a eu lieu 30 minutes après l'arrêt de la stimulation, dans les mêmes conditions que le prétest et l'entraînement. Les résultats ont montré une amélioration significative des performances entre le pré-test et le 20^{ème} bloc d'entraînement pour tous les groupes, démontrant que la répétition physique d'une SFTT permettait son acquisition rapide. Néanmoins, la pente d'apprentissage était significativement plus forte avec la STCC de 1,5mA par rapport au placebo. Aucune autre différence de pente n'a été observée (Fig.45).

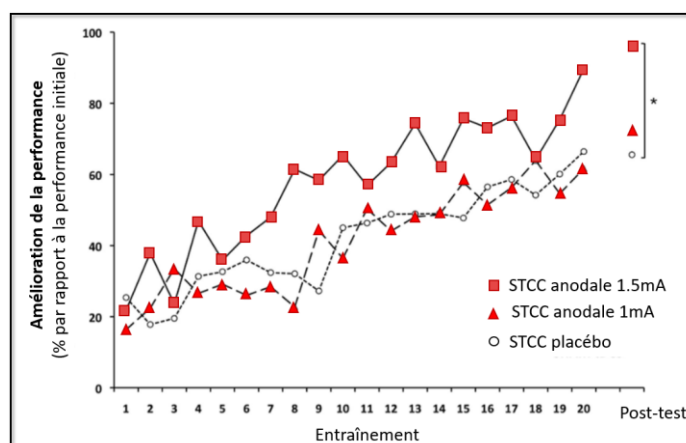


Figure 45 | Effet de différentes intensités de STCC anodale sur l'apprentissage d'une SFTT.

L'apprentissage moteur d'une SFTT explicite de 8 éléments avec une STCC anodale de 1,5mA sur l'aire M1 controlatérale à la main active améliore significativement la performance motrice par rapport à la STCC placebo et une STCC anodale de 1mA chez des participants jeunes. Figure adaptée de Cuypers et al. (2013).

L'influence de la STCC sur l'apprentissage d'HM globales impliquant les membres inférieurs montre qu'une seule session de STCC anodale de M1 ciblant leur représentation corticale améliore les paramètres de l'équilibre dynamique (Kaminski et al., 2016) et de la locomotion (Kaski et al., 2012) chez des jeunes adultes (Baharlouei et al., 2020 pour une revue). Une durée de STCC entre 15 et 20 minutes avec une densité de courant de 0,04 à 0,06mA/cm² ont permis d'obtenir ces résultats. Par exemple, Kaminski et al. (2016) ont étudié l'effet de la STCC anodale de 1mA (densité de courant 0,04mA/cm²) sur l'apprentissage d'une tâche d'équilibre dynamique impliquant le corps entier. Les groupes ayant reçu une STCC anodale ou placebo pendant la tâche ont amélioré leurs performances après 20 minutes d'entraînement. Mais, la STCC anodale a entraîné des améliorations de performance supérieures à celles de la STCC placebo (Fig.46).

Consolidation.

Les études démontrant les effets de la STCC sur l'apprentissage en ligne évaluent généralement la consolidation avec un test de rétention 30 minutes après la fin de la stimulation. Dans l'étude Cuypers et al. (2013), au post-test les performances du groupe STCC anodale étaient supérieures à celles du groupe placebo (Fig.45). Par contre, aucun effet additionnel de cette courte période de consolidation n'est trouvé. Malgré l'effet positif de la STCC sur l'apprentissage en ligne, il n'y a pas toujours d'effet positif sur la performance hors ligne. Cette absence de gains en hors ligne a été montrée pour des tâches de motricité fine et globale (Hashemirad et al., 2016; Baharlouei et al., 2020 pour des revues).

Il est aussi reporté que lorsqu'il n'y a pas d'effet bénéfique de la STCC anodale pendant l'acquisition, il est courant que les performances des groupes de STCC anodale soient améliorées lors de la période de rétention (Ambrus et al., 2016; Tecchio et al., 2010; Tseng et al., 2020). À titre d'exemple, une STCC anodale de 2mA appliquée pendant les 20 minutes d'entraînement d'une tâche séquentielle de déplacement d'appuis n'a pas augmenté les performances immédiatement après la fin de la stimulation, mais seulement 30 minutes après (Tseng et al., 2020). Ceci démontre que la STCC anodale a eu un effet sur l'apprentissage hors ligne, possiblement en raison des effets prolongés de la STCC sur l'excitabilité corticale.

En résumé, sur les protocoles où la stimulation est appliquée lors de l'apprentissage en ligne, les effets observés durant la phase de consolidation seraient le résultat d'une excitation persistante de la région motrice au-delà de la stimulation réalisée pendant l'acquisition. Tout dépend alors de la durée de la rétention. Cette latence apparente dans l'efficacité de la STCC pourrait expliquer que certaines études ne rapportent pas d'amélioration significative de l'apprentissage en ligne pendant la STCC. Cependant, la consolidation n'est évaluée qu'après une courte période sans pratique dans ces études. De manière intéressante, Kaminski et al. (2016) ont évalué la

consolidation à 24 heures. Pour cela, les participants ont réalisé une première session pendant laquelle ils recevaient STCC, puis une deuxième session 24 heures après sans STCC. Les résultats ont montré que seul le groupe ayant reçu une STCC anodale lors de la première session améliorait ses performances lors de la nouvelle session d'entraînement le deuxième jour (sans STCC), signifiant que les effets de la STCC sur l'apprentissage persistent jusqu'à 24 heures après la fin du premier entraînement.

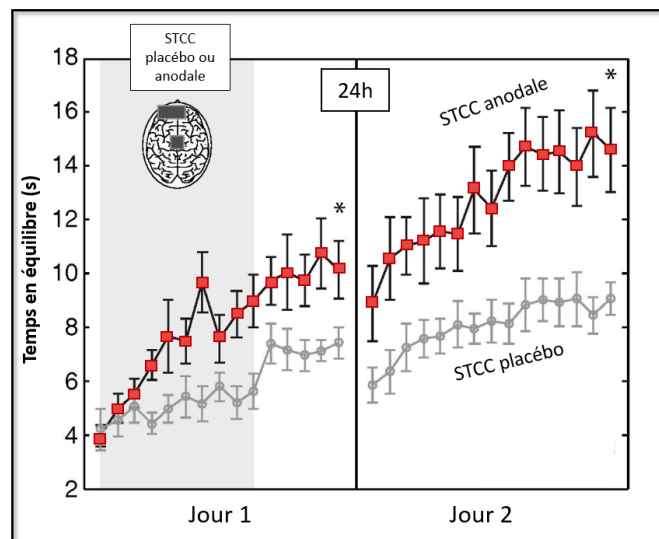


Figure 46 | Effet d'une STCC anodale sur l'acquisition et la consolidation d'une tâche d'équilibre.

Les participants sont debout sur une plateforme instable qu'ils doivent maintenir immobile le plus longtemps possible en compensant les déséquilibres qu'elle induit. La performance a été évaluée par la durée de maintien de la plateforme à l'horizontale lors des jours d'entraînement 1 et 2, comprenant chacun 15 essais, séparés par 24 heures (ligne verticale). Le rectangle grisé sur le jour 1 représente le moment d'application de la STCC (1mA), sur les 10 premiers essais de la tâche, soit environ 20 minutes. Durant le jour 1, la STCC anodale a amélioré la performance par rapport à la STCC placebo. Le jour 2, la performance est restée supérieure dans le groupe STCC anodale, comparativement à la situation placebo. * La performance finale (essai 15) des jours 1 et 2 était significativement meilleure après la STCC anodale par rapport à la STCC placebo. Figure adaptée de Kaminski et al. (2016).

Rétention à long terme et expériences multisessions.

Comme des effets cumulatifs de plusieurs sessions de STCC sur l'excitabilité corticale ont été démontrés, des études ont appliqué une STCC anodale lors de multiples sessions d'apprentissage s'étalant entre de 3 à 5 jours consécutifs (Reis et al., 2009; Schambra et al., 2011; Saucedo Marquez et al., 2013). La méta-analyse de Hashemirad et al. (2016) a inclus vingt études expérimentales qui ont évalué l'efficacité de l'application d'une STCC anodale sur M1 sur plus de 160 adultes en bonne santé, ayant réalisé des tâches séquentielles. Cette revue montre que trois ou quatre sessions de STCC anodale pouvaient améliorer significativement l'APseq pendant les phases d'acquisition, de consolidation et de rétention.

À titre d'illustration, Reis et al. (2009) se sont intéressés à l'entraînement combiné à une STCC anodale sur plusieurs sessions d'apprentissage d'une tâche de pincement isométrique visuel séquentiel (SVIPT ; voir *Figure 13 | Illustration des principaux paradigmes de l'apprentissage moteur séquentiel.*) Pendant 5 jours consécutifs, les participants ont effectué une pratique répétée de la tâche. Chaque session de pratique comportait 200 essais repartis sur 6 blocs. Le premier et le dernier bloc comprenaient 40 essais chacun. La STCC était appliquée sur les blocs intermédiaires (i.e. 2, 3, 4 et 5) composés de 30 essais chacun, représentant 20 minutes de stimulation. La rétention a été évaluée (40 essais) une semaine, quinze jours, puis un, deux et trois mois après (Fig.49). L'application de la STCC anodale à 1mA a amélioré significativement l'acquisition et la rétention. Plus précisément, l'amélioration de l'apprentissage total dans le groupe STCC anodale serait principalement due à un effet hors ligne (Fig.47). Puis, les sujets du groupe STCC anodale sont restés meilleurs que ceux du groupe contrôle, même après 3 mois. Des études comparables ont montré une amélioration des gains en ligne suite à 3 ou 4 séances de STCC anodale à 1mA pendant 20 minutes, lors de l'apprentissage d'une SVIPT (Schambra et al., 2011; Saucedo Marquez et al., 2013; Reis et al., 2015) et d'une SFTT (Saucedo Marquez et al., 2013).

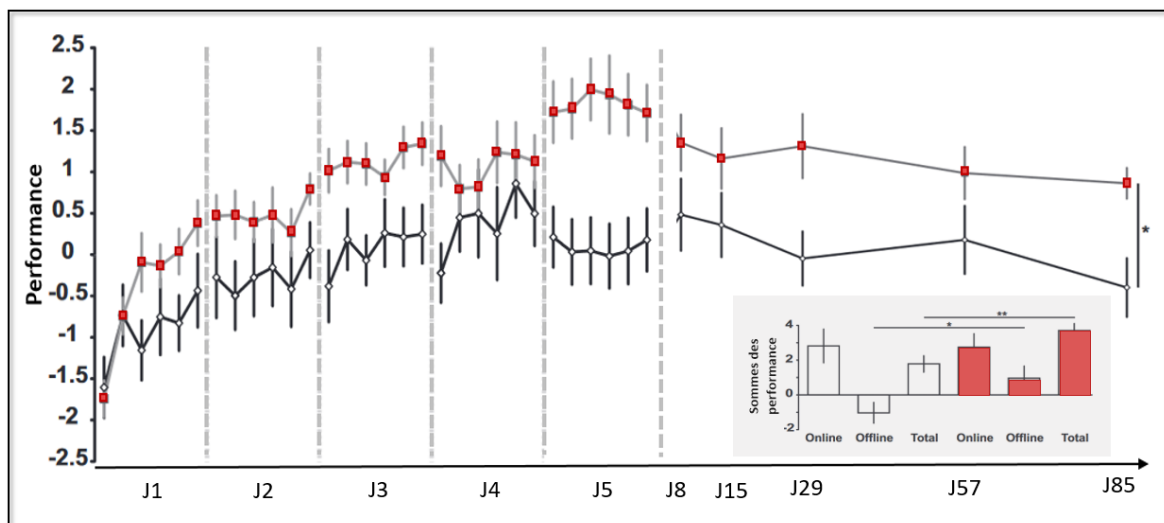


Figure 47 | Courbes et gains d'apprentissage d'une SVIPT pour les groupes de STCC anodale et placebo pour les 30 blocs d'entraînements sur 5 jours.

Une STCC anodale (*rouge*) ou placebo (*blanc*) a été appliquée en même temps que l'apprentissage d'une SVIPT, pendant 5 jours consécutifs (de J1 à J5). Ensuite, les performances ont été testées à 1 semaine (J8), quinze jours (J15), puis 1, 2 et 3 mois (J29, J57 et J85, respectivement). Les deux groupes ont amélioré leurs performances au cours des 5 sessions d'entraînement, sans effet de la STCC anodale sur l'apprentissage en ligne. Par contre, l'apprentissage total était plus élevé pour le groupe STCC anodale, ce qui était majoritairement dû aux effets positifs de la STCC anodale sur l'apprentissage hors ligne. * Les performances évaluées à trois mois (J85) sont toujours supérieures pour le groupe STCC anodale. Figure adaptée de Reis et al. (2009).

2.2.3. Résultats neurophysiologiques.

Lors de l'acquisition et la consolidation d'HM, les performances s'améliorent avec la STCC anodale. Compte tenu des interactions complexes entre les effets de la STCC et les différentes étapes de l'apprentissage moteur, et notamment des effets neurophysiologiques de la STCC en dehors de la phase d'apprentissage spécifiquement étudiée, comment cette stimulation influence-t-elle les facteurs neuronaux à chaque étape de l'apprentissage ? (Fig.48).

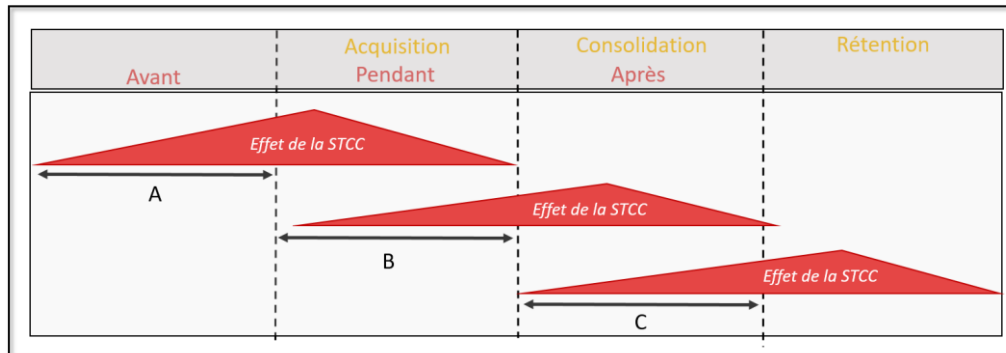


Figure 48 | Interactions potentielles entre la STCC et les phases d'apprentissage moteur.

La STCC peut être appliquée avant (A), pendant (B) ou après (C) la réalisation d'une tâche motrice. Les flèches indiquent la durée pendant laquelle la stimulation est appliquée, et le triangle représente la force d'effet théorique résultant de la stimulation. Selon ce modèle théorique, l'effet le plus important peut ne pas se produire pendant l'apprentissage ciblé, mais plutôt à la fin, voire au début de la phase suivante. Figure adaptée de (Byczynski & Vanneste, 2023).

En raison de ces effets similaires à ceux de la PLT, la STCC anodale est considérée comme un catalyseur de la plasticité, à la fois des régions ciblées directement et à distance, ainsi que des régions cérébrales structurellement connectées. Quelques études ont tenté de déterminer les processus de plasticité engendrés par la STCC anodale pendant l'acquisition et la consolidation.

Une étude récente a évalué le débit sanguin régional dans les régions motrices en réponse à une STCC anodale (Shinde et al., 2021). Avant et immédiatement après 10 minutes de STCC anodale à 2 ou 4 mA appliquée sur M1 droit ou gauche (électrodes C4 ou C3), les sujets devaient répéter une SFTT avec l'une des mains pendant 5 blocs de 30 secondes, puis avec l'autre main pendant le même nombre de répétition. Pendant ces périodes, un suivi d'IRM_f était réalisé avec les mesures du signal *BOLD*. Le débit sanguin dans le cortex moteur a davantage augmenté lorsque la STCC était de 4 mA plutôt que de 2mA. Ces données prouvent un fort effet du dosage direct de la STCC sur le débit sanguin régional, comme a pu être montré lors d'une STCC anodale seule (Jamil et al., 2020). Indépendamment que la SFTT soit réalisée avec la main droite ou gauche, les gains de performance étaient corrélés avec la densité de courant appliquée sur M1 controlatéral.

L'amélioration des performances observée après l'apprentissage d'une tâche motrice sous l'influence de la STCC anodale est médiée par la PLT (Galea & Celnik, 2009; Nitsche & Paulus, 2011; Ambrus et al., 2016). L'excitabilité corticale a été évaluée par l'amplitude des PEM des muscles agonistes et antagonistes impliqués dans une tâche d'abduction du pouce de 30 minutes, réalisée en même temps qu'une STCC anodale de 1mA (Galea & Celnik, 2009). Elle a été évaluée avant (pré-test) juste après (post-test 1), et 30 minutes après la fin de la stimulation (post-test 2). Entre le pré-test et le post-test 1, pour le muscle agoniste, les gains d'amplitude des PEM, étaient plus marqués pour la STCC anodale par rapport à la STCC placebo. Et, cette différence a été maintenue jusqu'à 30 minutes. Ces résultats indiquent que la STCC anodale accroît l'excitabilité des groupes musculaires impliqués dans le mouvement pendant l'acquisition et que cette amélioration persiste pendant une brève période de consolidation.

Sur le plan neurochimique, il a été proposé que la concentration de GABA, souvent réduite pendant l'apprentissage moteur, soit également un modulateur des effets positifs de la STCC anodale sur l'apprentissage (Amadi et al., 2015; Stagg & Nitsche, 2011). Cette stimulation entraînerait une réduction des concentrations de GABA au niveau de M1, dont l'activité est positivement corrélée à l'amélioration de l'apprentissage moteur et aux changements observés dans les signaux d'IRM_f (Stagg et al., 2011). Ensemble, le changement de concentration de glutamate, de GABA et la modification de la sensibilité des récepteurs NMDA sont des processus explicatifs possibles de l'influence anodale sur l'excitabilité post-stimulation. L'augmentation de l'excitabilité de M1 par la STCC anodale pourrait augmenter la probabilité de formation de connexions synaptiques plus durables entre les neurones activés pendant l'APseq.

CE QU'IL FAUT RETENIR

L'application de la STCC associée à l'entraînement par répétition physique semble mieux favoriser l'apprentissage que lorsqu'elle le précède ou lui succède afin d'induire des effets comportementaux durables.

Une telle combinaison favorise **l'amélioration des performances motrices** lors de l'apprentissage moteur chez les individus jeunes. Les effets de la STCC appliquée pendant l'acquisition seraient principalement dus aux gains **hors ligne**.

Trois sessions consécutives de STCC anodale améliorent significativement l'APseq pendant **l'acquisition**, la **consolidation** et la **réention à long terme**. L'effet bénéfique de la STCC sur l'apprentissage moteur est probablement lié au renforcement des changements physiologiques cellulaires et à celui des réseaux de neurones pendant l'apprentissage.

2.3. Vieillesse.

D'après une analyse qualitative, chez les personnes âgées, l'apprentissage et le contrôle moteur sont les aspects les plus étudiés de la STCC, avant même les fonctions cognitives (Siew-Pin Leuk et al., 2023). Ce résultat n'est pas surprenant étant donné l'importance de la fonction motrice pour leur autonomie quotidienne. Les premières études remontent aux années 2000, lorsque Zimmerman et al. (2008) ont appliqué une STCC cathodale sur le M1 ipsilatéral à la main exécutant une SFTT. Comme proposé dans plusieurs études de neuroimagerie (Mattay et al., 2002; Horenstein et al., 2009), ce cortex est activé lorsque des personnes âgées exécutent une tâche. Alors, une STCC cathodale (inhibitrice) est supposée réduire l'activité de M1 ipsilatéral pendant l'entraînement d'une SFTT chez des personnes jeunes et âgées en bonne santé. Elle a entraîné une diminution significative du nombre de séquences correctement réalisées par rapport à une condition de STCC placebo uniquement dans le groupe des personnes âgées. Cela renforce l'idée que le M1 ipsilatéral participe à l'acquisition et à l'exécution de mouvements complexes de doigts chez les sujets âgés et atteste du recrutement supplémentaire de régions corticales comparativement aux sujets jeunes.

Depuis, les protocoles dédiés aux effets de la STCC chez les personnes âgées ont connu une croissance continue. Étant donné que la plasticité de M1 est réduite chez les personnes âgées, comment la STCC anodale affecte le fonctionnement du cerveau vieillissant ?

2.3.1. Impact de la STCC sur un cerveau âgé.

Quelques études se sont intéressées aux effets neurophysiologiques de la STCC anodale appliquée à M1 d'un cerveau âgé. Ils ont été étudiés pour une STCC anodale (1mA – 15 minutes) en utilisant la spectroscopie par résonance magnétique pour quantifier les niveaux de GABA, ainsi que l'IRM_f de repos pour évaluer la force du réseau sensorimoteur et la connectivité interhémisphérique (Antonenko et al., 2017). Au niveau moléculaire, cette stimulation a induit une diminution du GABA chez les individus âgés (50-79 ans), similaire à ce qui a été observé chez de jeunes adultes (Stagg et al., 2011). Les effets neuromodulateurs de la STCC sont préservés avec l'âge. La connectivité fonctionnelle de repos a été réduite, ce qui indique probablement une amélioration de l'efficacité du réseau cérébral stimulé. De plus, la connectivité interhémisphérique accrue avec l'âge, a réduit après l'application de la STCC anodale. Ensemble, cela suggère que la STCC induit un découplage fonctionnel et une plus grande sélectivité du réseau.

L'excitabilité corticale a été mesurée au moment de la STCC (1mA, 30 minutes) puis 10, 20 et 30 minutes après son application sur M1 chez des individus jeunes et âgés. L'amplitude des PEM dans les deux groupes d'âge ($25,9 \pm 3,4$ ans et $58,6 \pm 5,1$ ans) augmente de façon similaire, mais

l'excitabilité corticale est retardée chez les plus âgés. L'augmentation maximale de l'excitabilité corticale s'est produite après 30 minutes après la STCC, alors qu'elle était immédiate chez les jeunes (Fujiyama et al., 2014). Ces résultats ont été confirmés chez des personnes plus âgées ($66,0 \pm 4,8$ ans) avec une STCC de 1,5mA appliquée sur M1 pendant 10 ou 20 minutes, sans que la durée de la stimulation n'ait d'effet sur l'excitabilité (Puri et al., 2016). Par ailleurs, Farnad et al. (2021) ont montré que l'excitabilité corticale augmentait lorsque l'intensité de la STCC anodale était élevée de 1 à 3 mA dans le groupe des 66 à 80 ans. Dans cette même étude, des effets de longue durée ont été observés 60 et 120 minutes après la fin de la stimulation, pour les dosages les plus forts (3 mA pendant 20 ou 30 minutes). À noter cependant, qu'une STCC anodale (1mA - 15 minutes) n'a pas amélioré l'excitabilité corticale chez un groupe âgé de $74,5 \pm 4,6$ ans (Ghasemian-Shirvan et al., 2020).

Dans l'ensemble, ces études révèlent une augmentation de l'excitabilité corticale après stimulation avec une certaine hétérogénéité des réponses. Cela suppose que la plasticité induite dépend des paramètres spécifiques de stimulation et de l'âge. Des modélisations de conduction de courant dans le cerveau montrent, qu'entre 55 et 95 ans, le signal électrique atteint moins efficacement les régions cibles, sans doute à cause de l'atrophie cérébrale et du rapport cerveau-liquide céphalorachidien¹⁷ (Indahlastari et al., 2020). Autrement dit, les altérations structurelles du cerveau vieillissant influencent la propagation du courant et peuvent modifier les effets de la STCC sur le tissu nerveux sous-jacent.

Ces études ont examiné les effets de la STCC sur l'excitabilité du cortex moteur, sans pratique physique associée. Comment évolue leur action combinée chez les personnes âgées, en tenant compte des effets additifs chez les jeunes et de la relation dosage-réponse du cerveau vieillissant chez les âgés ?

2.3.2. Combinaison de la STCC et de l'apprentissage moteur.

Acquisition et consolidation.

Plusieurs études ont observé qu'une seule session de STCC anodale, appliquée sur M1 en même temps que la pratique, améliore les fonctions motrices, y compris les réglages fins (dextérité et précision manuelles) et les fonctions globales, comme la posture et la locomotion (Zimerman & Hummel, 2010; Tatti et al., 2016; Baharlouei et al., 2020 pour des revues). Zimerman et al., (2013) ont appliqué une STCC anodale sur M1 gauche pendant que des participants jeunes et âgés s'entraînaient à une SFTT de 5 éléments avec la main droite. Pendant la STCC (1mA et

¹⁷ Le rapport entre le volume cérébral, incluant les substances grises et blanches, et le volume du liquide céphalorachidien a tendance à diminuer avec l'âge.

0,04mA/cm²), les participants ont réalisé 5 blocs de 3 minutes espacés de 2 minutes de repos, soit 20 minutes au total. Le nombre de touches juste s'est amélioré grâce à l'action conjointe de l'entraînement et de la STCC anodale, comparativement au groupe STCC placebo (Fig.49A). L'effet était toujours observable 90 minutes et 24 heures après (Fig.49C). La pente des courbes d'apprentissage des personnes âgées a augmenté, atteignant un niveau proche de celui observé chez les jeunes sujets (Fig.49B).

La méta-analyse de Summers et al. (2016) incluant 11 études (203 participants âgés) reporte des tailles d'effet moyennes lorsque la stimulation est appliquée avant (3 études) ou pendant la tâche (8 études). Contrairement aux effets chez la population jeune, la stimulation avant la tâche montre des effets bénéfiques chez une population âgée, expliquée par le décalage temporel des effets de la stimulation chez les personnes âgées (Fujiyama et al., 2014).

Néanmoins, les effets bénéfiques sur la performance sont plus marqués quand la stimulation est appliquée pendant l'exécution. La STCC peut faciliter les processus impliqués dans l'acquisition et la consolidation des HM fines lorsqu'elle est appliquée pendant l'entraînement. Elle est aussi efficace pour améliorer l'équilibre et le contrôle postural chez les personnes âgées en bonne santé (Baharlouei et al., 2020 et Pino-Esteban et al., 2021 pour des revues).

Enfin, son application après l'entraînement peut également consolider des HM. Rumpf et al. (2017) ont montré qu'une STCC anodale sur M1 (1mA – 15 minutes) juste après l'apprentissage d'une SFTT améliorerait la consolidation chez des personnes âgées en bonne santé. Puis, la performance était toujours en progrès 8 heures après l'apprentissage initial et maintenue lors d'un test de rétention 24 heures plus tard. Ces résultats n'ont néanmoins jamais été obtenus pour des tâches séquentielles impliquant l'ensemble du corps.

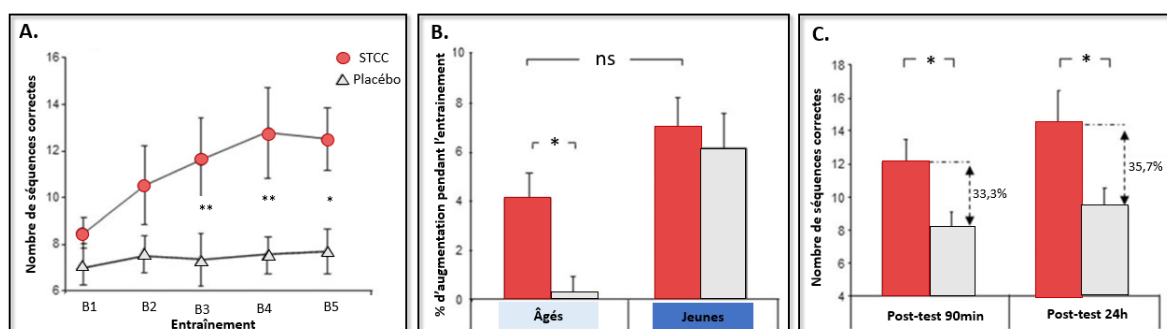


Figure 49 | Effets de la STCC combinée à l'apprentissage d'une SFTT.

Une STCC anodale de 1mA a été appliquée pendant l'acquisition d'une SFTT. **A.** Le nombre de séquences correctes a augmenté significativement dans le groupe STCC (rouge) comparativement au groupe placebo (gris). **B.** La courbe d'apprentissage présente aussi une pente d'amélioration de la performance plus forte (% d'amélioration) dans le groupe STCC par rapport au groupe placebo, se rapprochant des valeurs des personnes jeunes. **C.** Les tests de rétention à 90 minutes et 24 heures après la fin de la session, montre que le groupe STCC a des performances significativement plus élevées que celles du groupe placebo. Légende : ns= non significatif, * p<0.05 ; ** p<0.01. Figures adaptées de Zimerman et al. (2013).

Bien que des améliorations de la motricité fine et globale ont été rapportées après une seule session de STCC anodale sur M1 (Hummel et al., 2010; Zimerman & Hummel, 2010; Rumpf et al., 2017), d'autres études n'ont identifié aucun effet sur ce type d'apprentissage (Kaminski et al., 2017; Raw et al., 2016). Même si des effets à 24 heures sont en faveur de la STCC, il existe encore peu de preuves de conséquences positives durables sur l'apprentissage moteur.

Multisessions.

À notre connaissance, peu d'études se sont intéressées à l'*APseq* combinées à une STCC anodale sur plusieurs sessions chez des personnes âgées. Dumel et al. (2016) ont étudié l'apprentissage d'une SRTT implicite combinée à une STCC anodale sur cinq sessions d'entraînement. Pendant l'entraînement physique, les participants ont réalisé cette SRTT durant 30 blocs avec 20 blocs de séquences prédéterminées et 10 de séquences aléatoires. La séquence spécifique comprenait 12 éléments. Conjointement, une STCC anodale (2mA - 20 minutes) était appliquée sur M1 gauche. Les résultats ont montré, pour la première fois dans une population âgée, ($61 \pm 6,28$ ans ; 51-74 ans) les effets facilitants d'une succession de cinq jours de STCC anodale sur la motricité fine (Fig.50). Dans une étude similaire, la même équipe a obtenu des effets persistants au-delà de 3 mois après la fin de l'intervention (Dumel et al., 2018a). Ce résultat est conforme à celui d'une étude antérieure chez des personnes jeunes, où les effets de la STCC étaient maintenus 3 mois après l'intervention (Reis et al., 2009).

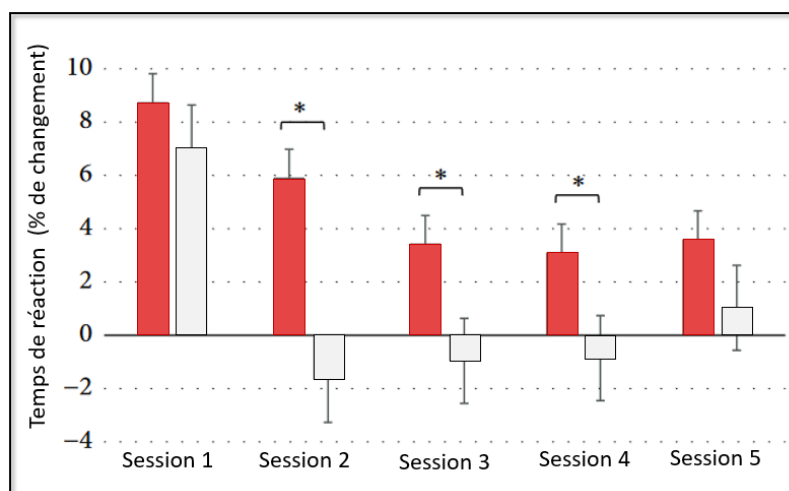


Figure 50 | Effets de 5 jours d'intervention d'une STCC sur l'apprentissage d'une SRTT.

Une STCC anodale (*rouge*) de 2mA appliquée sur M1 pendant cinq jours consécutifs d'entraînement à une SRTT a montré des effets positifs en ligne sur l'*APseq* implicite au cours du deuxième, troisième et quatrième jours comparée à une STCC placebo (*gris*) (Dumel et al., 2016).

Ces deux études se sont aussi intéressées aux effets neurophysiologiques de la STCC anodale appliquée sur un cerveau âgé. Ils ont mis en évidence que les effets de la STCC combinés à la pratique physique sont médiés par le GABA (Dumel et al., 2018a, 2018b), comme chez les personnes jeunes (Stagg et al., 2011).

Enfin, ces résultats positifs ont aussi été reproduits pour des tâches posturales. Yosephi et al. (2018) se sont intéressés aux effets de la combinaison d'une STCC anodale avec un entraînement d'une tâche posturale chez des participants âgés ($66,1 \pm 4,4$ ans ; 65 à 80 ans). La tâche était réalisée sur une plateforme posturale équipée d'un système *Biodex Balance System* qui permet d'obtenir les marqueurs de stabilométrie. L'entraînement postural comprenait huit niveaux de tests d'équilibre statique, dynamique, yeux ouverts ou fermés. La STCC anodale de 2mA était simultanée à l'entraînement postural de trois sessions de 20 minutes par semaine pendant 2 semaines. Le score de l'échelle de Berg (une échelle évaluant l'équilibre et la stabilité) et les indices stabilométriques statiques et dynamiques, ont été améliorés chez les participants âgés ayant reçu la STCC anodale, comparativement à celles ayant reçu une STCC placebo.

CE QU'IL FAUT RETENIR

Chez les **personnes âgées**, la **STCC anodale appliquée sur M1** permet, comme chez les jeunes, d'**améliorer l'excitabilité corticale**. Cependant, la capacité du courant à pénétrer et atteindre efficacement les régions cibles diminue avec l'âge.

L'application de la STCC **simultanément à l'entraînement** améliore la phase d'acquisition, de consolidation et de rétention à 24 heures, **des tâches de motricité fine et corporelle**.

Les **effets positifs de la STCC sont cumulatifs** sur des tâches séquentielles des doigts, plusieurs sessions consécutives améliorant l'APseq implicite avec des **effets persistants jusqu'à trois mois**. Aucune étude ne s'est encore intéressée aux effets cumulés sur l'APseq explicite.

L'application de la STCC **juste après entraînement** d'une tâche motrice fine est prometteuse pour **améliorer la phase de consolidation altérée** chez les personnes âgées.

De même, un **protocole d'entraînement de plusieurs sessions sur une tâche posturale, associée à une STCC anodale**, améliore les **paramètres de stabilométriques statiques et dynamiques** de la tâche posturale.

3. Imagerie motrice et stimulation transcrânienne à courant continu.

La combinaison PIM - STCC offre un potentiel d'amélioration des performances motrices et de facilitation de l'apprentissage. L'IM active des réseaux cérébraux intégrant M1 (Wang et al., 2019) dont la STCC anodale améliore son excitabilité corticale (Nitsche & Paulus, 2000). Ainsi, leur association pourrait améliorer l'*APseq*. En couplant ces deux procédures, nous pourrions faciliter le renforcement de circuits neuronaux et la plasticité neuronale et moduler l'excitabilité corticale. Cependant, peu d'études ont examiné l'effet de STCC sur l'*APseq* de tâches apprises par PIM.

3.1. Impact de la STCC combinée à l'IM sur la motricité fine.

3.1.1. Une seule session.

Combinaison STCC et IM sur une tâche d'écriture chez des personnes jeunes.

Foerster et al. (2013) ont voulu tester la STCC anodale en tant qu'outil d'identification de la plasticité corticale induite par l'apprentissage moteur chez des personnes jeunes grâce à la PIM. La STCC anodale pourrait-elle accroître les effets de la PIM sur l'apprentissage moteur et, ces effets varient-ils en fonction du site de stimulation ? Pour cela, ils ont testé cinq montages de STCC : sur M1 droit, l'APM droite, l'AMS droite, l'hémisphère cérébelleux droit et le CPFdl gauche. Avant et après la STCC combinée à la PIM, les participants ont réalisé un test d'écriture dans lequel ils devaient recopier six mots avec leur main non dominante. Pendant l'entraînement, une STCC anodale de 2mA a été appliquée pendant 13 minutes, en même temps que la PIM. Celle-ci était guidée par une bande audio de 3 minutes de relaxation, 7 minutes d'écriture mentale de mots avec la main gauche, puis de nouveau, de 3 minutes de relaxation. Les résultats ont montré que la STCC anodale appliquée sur M1 et le CPFdl gauche réduisait le temps d'écriture (Fig.51A) attestant ainsi que ces deux structures corticales sont associées à la plasticité de l'apprentissage moteur réalisé par PIM. Cependant, comme la facilitation de l'apprentissage semble dépendre de l'augmentation de l'excitabilité corticale (Nitsche et al., 2003), l'activité neuronale accrue par la PIM, associée à une activation synaptique additionnelle induite par la STCC anodale ont pu être déterminantes pour améliorer l'écriture après une seule session expérimentale.

D'autres études ont ensuite évalué l'effet de la combinaison de la STCC anodale avec une PIM sur l'acquisition et la consolidation de tâches de motricité fine.

Combinaison STCC et IM sur une SFTT chez des personnes jeunes.

La STCC anodale améliore les effets de la PIM sur la phase d'acquisition d'une SFTT explicite (Saimpont et al., 2016). Les participants ont d'abord réalisé un pré-test de 2 blocs de 30 secondes de répétitions physiques d'une SFTT de 5 éléments. Ensuite, ils ont imaginé soit la séquence durant 15 blocs de 30 secondes (groupe PIM), soit réalisé une tâche de lecture pendant le même temps (groupe Lecture). Une STCC anodale de 2mA a été appliquée sur M1 gauche pendant la PIM et la lecture. Par la suite, les participants ont effectué un post-test dès la fin de l'entraînement, puis d'un test de rétention 90 minutes plus tard. Le groupe PIM + STCC anodale a présenté une plus forte amélioration entre le pré-test et le post-test physique, comparativement aux groupes PIM + STCC placebo et Lecture + STCC anodale. Cet avantage était, par ailleurs, maintenu lors du test de rétention différé de 90 minutes (Fig.51B), reflétant une possible première consolidation.

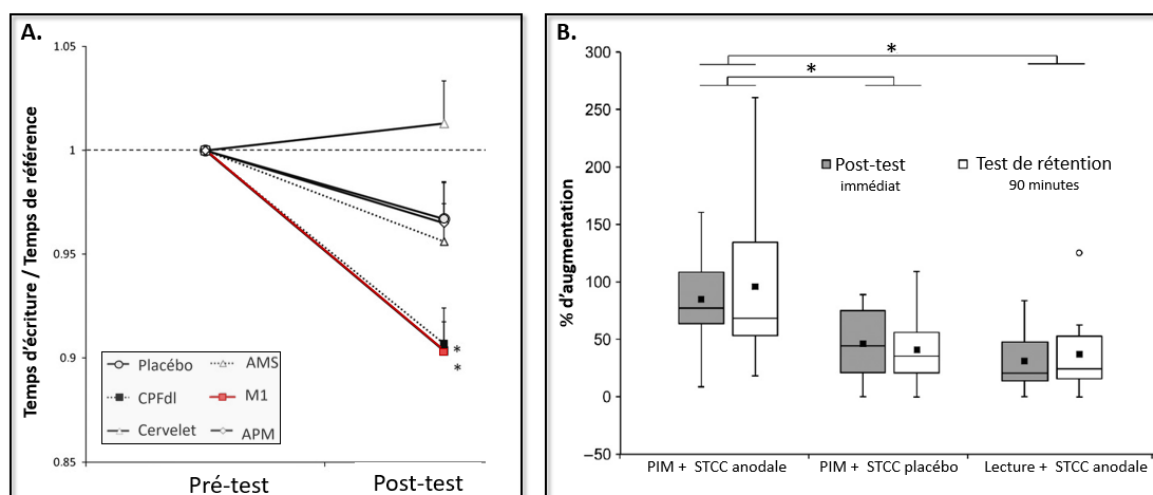


Figure 51 | Effet de la combinaison d'une STCC et d'une PIM sur l'apprentissage de tâches manuelles.

A. Une STCC anodale appliquée sur M1 et sur le CPFdl pendant une PIM d'une tâche d'écriture améliore la dextérité manuelle évaluée par le temps d'écriture. Figure adaptée de Foerster et al. (2013). **B.** (*) Le taux d'augmentation d'une SFTT explicite est plus élevé dans le groupe PIM + STCC anodale comparativement au groupe PIM + STCC placebo et au groupe Lecture + STCC anodale. Aucune différence significative n'a été trouvée entre les groupes PIM + STCC placebo et Lecture + STCC anodale. L'effet de la STCC anodale était similaire au post-test immédiat et au test de rétention différé. Figure adaptée de Saimpont et al. (2016).

A contrario, Sobierajewicz et al. (2019) ont rapporté que la STCC n'a pas renforcé l'effet de la PIM sur l'APseq. Dans cette étude, il fallait produire des séquences discrètes utilisant des stimuli binaires "go" et "no-go". Après la présentation de la séquence de mouvement des doigts à exécuter (5 éléments), un stimulus impératif (croix verte) indiquait que la séquence devait être exécutée (go). Lorsque la croix était bleue, le groupe PIM devait se représenter mentalement la séquence, tandis que le groupe contrôle ne devait donner aucune réponse (no-go). Certaines séquences avaient une configuration spécifique et d'autres aléatoire. Simultanément, les

participants recevaient soit une STCC anodale sur M1 non-dominant (2mA - 15 minutes), soit une STCC cathodale, soit une STCC placebo, soit rien (groupe contrôle). Le temps de réaction des séquences spécifiques réalisées physiquement ou mentalement ont été plus rapides que ceux des séquences aléatoires. Mais, aucune différence n'est observée pour toutes les conditions de la STCC. Autrement dit, si la PIM améliore les temps de réactions des séquences spécifiques, la STCC n'augmente pas son influence sur l'APseq.

3.1.2. Multisessions.

Notre équipe a testé l'ajout de la STCC anodale lors de plusieurs séances d'un APseq implicite réalisé par PIM ou par PP (Debarnot et al., 2019). En même temps que la tâche de SRTT était réalisée mentalement ou physiquement, une STCC placebo ou anodale (2mA - 13 minutes) était appliquée sur M1. Cette procédure a été répétée trois jours consécutifs. La STCC a amélioré les performances lorsqu'elle était combinée à la PIM mais pas à la PP, lors de la session initiale d'acquisition. De plus, les trois séances consécutives de STCC anodale, pour les deux types de pratique (PIM et PP), ont entraîné une amélioration plus forte de l'APseq implicite par rapport qu'une seule séance de stimulation, comparativement à la STCC placebo. Cependant, il n'a pas encore été déterminé si la combinaison de PIM et de STCC anodale pouvait être avantageuse pour la rétention à long terme de cet apprentissage. Enfin, un tel protocole multisessions incluant PIM + STCC anodale n'a jamais été réalisé sur l'APseq explicite d'une population jeune et âgée.

3.2. Impact de la STCC combinée à l'IM sur des tâches posturales.

3.2.1. Une seule session.

Saruco et al. (2017) ont constaté que la combinaison PIM - STCC anodale facilitait le contrôle postural. Une STCC anodale ou placebo de 1mA a été appliquée sur M1 pendant les 12 minutes de PIM d'une tâche posturale. Les participants se tenaient debout sur une *Wii balance board* et, durant la PIM, devaient mentalement déplacer leur centre de pression sans soulever les pieds ni perdre l'équilibre pour valider 16 cibles qui apparaissent à l'écran dans 8 directions différentes. Dans la condition contrôle, les participants ont joué à un jeu interactif de précision manuelle tout en recevant une STCC placebo. Les résultats ont montré une diminution du temps requis pour accomplir la tâche posturale après la PIM comparativement au groupe contrôle. De plus, les gains de performance étaient plus élevés lorsque la PIM était associée à la STCC anodale dans les directions nécessitant de fortes régulations posturales.

De même, Saruco et al. (2019) se sont intéressés au moment d'application de la STCC par rapport à l'entraînement par IM. Les performances ont été mesurées avant et après les trois conditions expérimentales, où les participants recevaient la STCC anodale « avant »,

« pendant », ou à la fois « avant et pendant » la PIM. Les performances se sont améliorées uniquement après la STCC appliquée « pendant » la PIM.

À notre connaissance, aucune étude n'a testé l'application de la STCC 1) pendant la PIM d'une tâche de motricité globale chez les personnes âgées et, 2) après une PIM sur des tâches de motricité fine et globale, chez une population jeune et âgée.

CE QU'IL FAUT RETENIR

La **combinaison** de la PIM et de la STCC semble présenter des **avantages pour l'apprentissage moteur de tâches sollicitant le contrôle postural et des tâches de motricité manuelle**.

Lorsqu'elle est appliquée lors de **multiples sessions d'entraînement**, cette combinaison apporterait des **avantages encore plus marqués**, bien qu'une seule étude ait montré ces bénéfices lors de l'APseq implicite.

Malgré des études encourageant une telle combinaison, cette **approche** reste **novatrice** et n'a pas encore été testée dans l'APseq explicite des tâches de motricités fines et globales et/ou chez les personnes âgées.

Si elle était validée, cette approche ouvrirait de nouvelles perspectives pour la rééducation motrice et même l'amélioration des HM chez les sujets jeunes et âgés en bonne santé. En intégrant les connaissances sur l'APseq, l'IM et la STCC, nous pourrions mieux comprendre comment exploiter le potentiel de leur synergique, améliorer les performances motrices et favoriser une plasticité cérébrale bénéfique.

PROBLÉMATIQUES GÉNÉRALES

Nous venons de voir que l'apprentissage d'HM fines et globales revêt une importance fondamentale tout au long de la vie, et peut être encore davantage chez les personnes âgées, afin de favoriser leur autonomie. L'APseq est explicite lorsque la séquence de mouvements à apprendre est connue à l'avance. Ce paradigme est majoritairement étudié avec des mouvements des doigts, tels que la tâche de SFTT. La question de savoir si le modèle de l'APseq d'une SFTT peut être généralisé à des mouvements plus globaux suscite un intérêt tout particulier, compte tenu de l'importance de ce type d'habiletés dans les activités quotidiennes. La répétition physique de ces mouvements séquentiels permet leur acquisition, leur consolidation et leur rétention en mémoire à long terme. Chez les personnes âgées, les phases d'acquisition et de rétention sont généralement préservées, tandis que la phase de consolidation est altérée. Les changements structuraux et fonctionnels liés à l'âge des réseaux de l'APseq (i.e cortico-striatal et cortico-cérébelleux) limitent la neuroplasticité, et notamment la capacité de M1 à se réorganiser en réponse à l'entraînement physique. Bien que les performances motrices aient tendance à être inférieures à celles des jeunes, les capacités d'apprentissage restent préservées avec l'âge et les adultes âgés peuvent obtenir des améliorations significatives de leurs performances. Cependant, la nature répétitive de la PP peut entraîner de la fatigue et accroître le risque de blessures, que cela soit chez les jeunes et les âgés.

Cette thèse porte sur l'évaluation de méthodes pouvant améliorer l'APseq explicite et de contrer les effets néfastes du vieillissement sur l'APseq et les performances motrices qui en découlent. Notre travail de recherche s'intéresse tout particulièrement à l'évaluation de l'efficacité de deux approches – utilisées indépendamment ou de façon combinée –, l'IM et la STCC appliquée au niveau de M1. Cette évaluation reposera principalement sur des marqueurs comportementaux. Afin de répondre à cette problématique générale, plusieurs sous-objectifs ont été définis.

Dans un premier axe, nous tenterons d'élargir les connaissances existantes sur l'APseq explicite d'HM fines vers des HM globales. Cette démarche vise à identifier les similitudes et différences dans le contrôle et l'apprentissage de ces deux types d'habiletés, qui peuvent parfois être perçues comme éloignées en raison de leurs caractéristiques fondamentales (amplitude du mouvement, nombre de muscles sollicités). L'objectif principal est de valider un nouveau modèle d'apprentissage pour des tâches séquentielles sollicitant l'ensemble du corps, acquises soit par la PP (*étude 1*), soit par la PIM (*étude 2*), chez des individus jeunes (*études 1 et 2*) et âgés (*étude 5*). Ensemble, ces études apporteront des éclairages spécifiques sur cette question de l'APseq fin versus global.

Dans un deuxième axe, nous questionnerons les effets de la PIM réalisée sur une ou plusieurs sessions (*études 2, 3, 5*), comparativement (*études 2, 5*) et/ou en combinaison avec la PP (*étude 5*). En plus de son impact sur les marqueurs comportementaux de la performance qui seront évalués par l'ensemble de ces études, nous déterminerons également son influence sur les marqueurs neuronaux (*études 4 et 5*).

Dans un troisième axe, l'interaction entre la STCC et le type d'apprentissage (PP et PIM) pendant l'APseq explicite sera étudiée. Plus précisément, l'objectif sera de comprendre les effets de cette stimulation appliquée sur M1 pendant ou après un APseq explicite, qu'il soit réalisé physiquement ou mentalement (*études 3 et 5*).

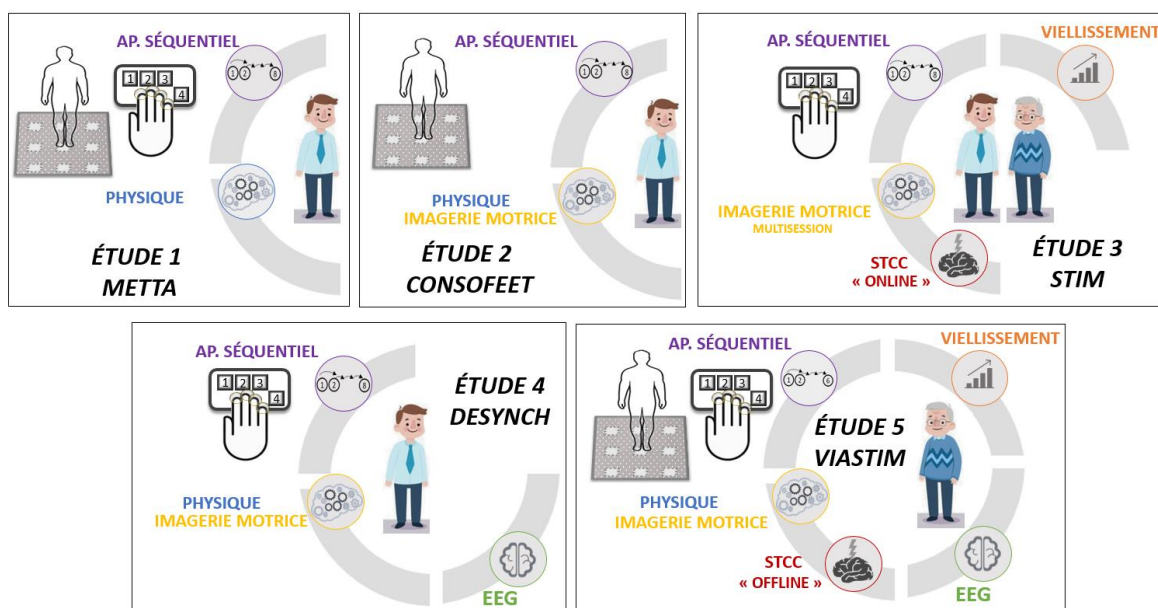


Figure 52 | Problématiques générales – Objectifs des différentes études.

L'APseq de tâches de motricité fine sera abordé dans les études 1, 3, 4 et 5, tandis que l'APseq de tâches de motricité globale sera exploré dans les études 1, 2 et 4. Cet apprentissage sera réalisé par pratique physique dans toutes les études, et par pratique d'imagerie motrice dans les études 2, 3 et 4. Dans les études 3 et 4, la STCC sera combinée à ces apprentissages, et dans les études 4 et 5, les signatures neuronales seront enregistrées par EEG. Les participants seront des individus jeunes pour les études 1, 2 et 3 tandis que des personnes âgées seront la population cible des études 3 et 5.

Dans l'ensemble, le cadre d'étude complet vise à explorer les effets de différentes méthodes d'apprentissage (PP, PIM et PIM+PP) et de la STCC sur des marqueurs comportementaux et neurophysiologiques de l'APseq explicite, chez des personnes jeunes (18 à 30 ans) et âgées (65 à 80 ans). Cette approche offre une compréhension approfondie des facteurs influençant l'apprentissage moteur, avec des implications potentielles pour l'amélioration des HM chez des individus jeunes et âgés.

La chapitre suivant intitulé « Contributions Expérimentales » présente donc les recherches expérimentales originales menées pour atteindre les objectifs de la présente thèse. Les études présentées ci-après sont soit publiées (*étude 2 et étude 3 avec un article chez les âgés*), en révision (*étude 3 avec un article chez les jeunes*), en préparation en vue de leur soumission prochaine (*étude 1*) ou en cours de rédaction (*études 4 et 5*). Les études publiées et en révision sont présentées sous la forme d'articles scientifiques qui peuvent être lus séparément du reste du document. Pour cette raison, certains aspects peuvent être redondants entre les différents articles et avec le cadre théorique. Un aperçu et une synthèse succincte des résultats sont proposés avant et après chaque manuscrit. Pour les *études 4 et 5*, la partie expérimentale est terminée, mais tous les résultats ne sont pas encore pleinement analysés ou exploités. C'est pourquoi, pour ces études, nous présentons les objectifs, la méthodologie et les résultats préliminaires obtenus, avec une discussion/synthèse concise.

CONTRIBUTIONS EXPERIMENTALES

Etude 1 METTA

AVANT-PROPOS.

Notre répertoire d'HM repose sur une gamme allant de mouvements très fins à des mouvements très globaux. Ces mouvements se distinguent principalement par l'implication musculaire et l'amplitude nécessaire à leur réalisation. Les mouvements fins font appel à de petits muscles, avec peu de mouvements corporels. Ils sont souvent associés à la préhension, la manipulation d'objets en position assise. A l'opposé, les mouvements globaux se caractérisent par l'implication de plus de 50% des groupes musculaires, dont les muscles squelettiques profonds et antigravitationnels. Ils impliquent des déplacements du centre de gravité et/ou des mouvements multi-articulaires (Cratty, 1973 ; Magill et al., 2010 ; Hoedlmoser et al., 2015). Jusqu'à présent, la plupart des recherches sur l'APseq se sont principalement concentrées sur des paradigmes de mouvements des doigts. Or, les connaissances acquises sur la motricité fine ne sont pas forcément généralisables à des habiletés plus globales (Wulf & Shea, 2002). De plus, peu d'études ont directement comparé les profils d'acquisition et de consolidation de tâches séquentielles impliquant différents effecteurs (Kuriyama et al., 2004 ; Blischke et al., 2008 ; Gudberg et al., 2015).

Ainsi, l'objectif principal de cette étude était de **comparer les profils d'acquisition et de consolidation des tâches séquentielles impliquant différents effecteurs**. Pour ce faire, nous avons adapté le modèle expérimental classique de la SFTT à des tâches séquentielles faisant intervenir les index, les mains ou les pieds. Ainsi, ces tâches regroupent un ensemble d'HM, comme bouger les doigts avec précision, coordonner les mouvements des deux côtés du corps, ou contrôler l'équilibre et la posture.

- 1) La tâche unimanuelle (la SFTT classique) impliquait les quatre doigts de la main droite pressant quatre touches d'un clavier.
- 2) La tâche digitale impliquait les index droit et gauche pressant alternativement l'une des neuf touches d'un pavé numérique.
- 3) La tâche bimanuelle impliquait les mains droite et gauche pressant alternativement l'une des neuf cibles sur un tapis instrumenté de 0,25 m².
- 4) La tâche bipodale impliquait les pieds droit et gauche pressant alternativement l'une des neuf cibles sur un tapis instrumenté de 1 m².

Cette étude a inclus 20 volontaires jeunes en bonne santé.

Le manuscrit présenté ci-dessous est en préparation en vue de sa soumission prochaine.

ARTICLE 1. Motor sequence learning of fine and gross motor tasks.

Motor sequence learning of fine and gross motor tasks

Angèle METAIS¹, Yoann BLACHE¹, Christian COLLET^{1*} & Arnaud SAIMPONT^{1*}

¹Laboratoire Interuniversitaire de Biologie de la Motricité, UR 7424, Université Claude Bernard Lyon 1, Villeurbanne, France

*PhD supervisor

ABSTRACT

The sequential finger tapping task (SFTT) is the most widely used task in motor sequence learning (MSL) studies. Grosser MSL of hand and whole-body tasks have also been studied, but rarely directly compared to fine MSL. Therefore, this study aimed at comparing MSL processes (acquisition and consolidation) of movements involving different body parts. Twenty participants (22.6 ± 3.5 years) performed four tasks in a random order 1) an unimanual task involving four fingers of the right hand on a gaming keypad, 2) a bidigital task involving the right and left index alternately pressing one of nine keys on a numeric keypad, 3) a bimanual task involving the right and left hand alternately pressing one of nine targets on a mat and 4) a bipodal task involving the right and the left foot alternately pressing one of nine targets on a mat. All participants performed one task a day with a morning training session followed by a retention session 6 hours after the initial training. The participants had to learn and repeat an eight-items sequence as fast and accurately as possible for 12 blocks of 30s, interspaced by 15s of rest. Before (pre-test) and after (post-test) training, as well as during the retention session (re-test), they repeated the sequence for 2 blocks of 30s. Performance increased rapidly during all sequential tasks, providing evidence of online learning. After 6-hours without additional practice, performance remained at the same level, thus supporting offline consolidation. If the learning curves had the same profiles, suggesting that all MSL share common processes, the acquisition speeds were different among tasks. When normalized performance with a difficulty index based on Fitt's law, performance was better for the bimanual task than for the bipodal task and itself compared to the bidigital task. The results obtained in SFTT seem thus transferable to whole-body sequential tasks, enabling the generalization of laboratory-acquired findings from SFTT to tasks involving body movements, for example in a clinical context.

Keywords: motor sequence learning, finger tapping task, fine and gross motor task, acquisition and consolidation, Fitt's law.

1. INTRODUCTION

Most usual skills involve sequential actions. Each single action is linked with the others to form a unified and coordinated movement sequence (Doyon et al., 2018; Willingham, 1998). Motor sequence learning (MSL) has several distinct phases across time (Doyon et al., 2018; Doyon & Benali, 2005): i) a rapid performance improvement within a first training session, ii) weaker performance gains during subsequent practice sessions, across several days or months, and iii) a relative stabilization of performance (i.e. consolidation) between training sessions (Dayan & Cohen, 2011; Dudai, 2004). Online learning refers to the first two stages and offline learning refers to the consolidation of motor memory through the passage of time without additional practice. Online and offline skills gains/stabilization are the building blocks of procedural memory in the form of motor programs (Schmidt, 1975; Schmidt & Lee, 2005). Although MSL has been widely explored, it has mainly been with simple paradigms involving sequential finger tapping tasks (SFTT). In these paradigms, the motor sequence is often repeated on a keyboard as fast and accurately as possible in a given time interval. Learning is evaluated by the increasing speed and accuracy (Karni et al., 1998; Kuriyama, 2004). In addition, it is associated with chunking processes (Gobet et al., 2001; Sakai et al., 2003, 2004) resulting in grouping single items into larger sequences of two or three elements, thus creating independent sub-sequences (Bo & Seidler, 2009; Verwey et al., 2009).

Sequential tapping tasks can also involve arms or whole-body sequences. As for finger movements, arm movements are produced more quickly with practice during their acquisition thanks to the apparition of motor-chunks (Panzer et al., 2009; Park & Shea, 2005) and the performance is stabilized during consolidation (Kempner & Richmond, 2012; Malangré et al., 2014; Malangré & Blischke, 2016; Blischke & Malangré, 2017). For example, Gudberg et al. (2015) compared a classic SFTT to a whole hand matched sequence in young participants. Despite different kinematic constraints, the two tasks presented identical profiles of performance evolution during both the acquisition and consolidation phases. However, most experimental designs in MSL only involved unilateral arm movements, without inter-limb coordination (Swinnen, 2002). Yet, bimanual sequences learning does not necessarily modify the neuronal systems involved in learning dependent on unimanual sequences (Andres et al., 1999; De Weerd et al., 2003; Holper et al., 2009). Also, the acquisition slope of bimanual and unimanual SFTT may show different profiles (Kuriyama, 2004). In this study, after the training session, the online gains were twice higher during bimanual than during unimanual tasks. However, the offline gains exhibited comparable features. Furthermore, Kennedy et al. (2021) recently showed that by manipulating the requested level of accuracy, performance on unimanual and bimanual tasks was impacted differently. More precisely, with a low level of accuracy, performance was better

for bimanual than unimanual tasks, and, conversely, with a high level of accuracy, performance was better for unimanual than bimanual tasks.

Manual sequential tapping tasks also differ from global whole-body sequential movements, the first relating to fine motor skills and the other to gross motor skills (Cratty, 1973). It has been advanced that the knowledge regarding the acquisition and consolidation of the first ones is not directly transferable to the second (Wulf & Shea, 2002; Wulf et al., 2010). Few studies focused on the different phases of these gross motor sequential tasks. They mainly highlighted that performance rapidly increased during early online learning and was stabilized during offline consolidation (Genzel et al., 2012; Christova et al., 2018; Freitas et al., 2020; Debarnot et al., 2022).

To our knowledge, no study directly compared MSL of whole-body movements to those of different body parts. Here, we compared the learning processes of several sequential tasks, which encompassed the use of four fingers from one hand, both index fingers, both hands, or both feet movements, thus comparing learning from fine to gross motor skills.

2. METHODS

2.1. Participants

Twenty healthy volunteers (mean age: 22.63 ± 3.50 , 8 women) participated in this experiment and were mainly recruited in the Claude Bernard University Lyon 1, France. All participants were right-handed as assessed by the Edinburgh Handedness inventory (0.90 ± 0.12 ; Oldfield, 1971), right-footed with a score greater than -6 on the Waterloo Footedness Questionnaire-Revised (9.00 ± 6.62 ; Elias et al., 1998), measured between 1.50 and 1.90m (1.74 ± 0.10) and had a visuospatial memory span higher than 3 on the computerized Corsi blocks test (6.10 ± 1.27 ; PsyToolkit Web, Backward Corsi task, https://www.psychology.org/experiment-library/backward_corsi.html, Kessels et al., 2008). Exclusion criteria were having a restriction of lower and upper limbs movements (e.g., limb injuries) and practicing any motor activity requiring high dexterity (e.g., playing a musical instrument or video games) or strong limbs coordination (e.g. dance, rhythmic gymnastics) more than 2 hours a week. Participants were also advised to abstain from caffeine, alcohol and drugs and to refrain from napping during the experimental day. They had no prior experience with the experimental tasks. This study was approved by the ethical committee of Human Movement Sciences at the University Claude Bernard Lyon 1 and all participants gave an individual written informed consent prior to the experiment.

2.2. Four sequential tasks

2.2.1. Unimanual and Bidigital tasks

The participants performed the two tasks while comfortably seated in a chair in front of a computer, with their forearms resting on a table. They performed all training blocks and tests on a keypad with automated recording of key-presses connected to the computer, running E-prime software (v3.0.3.80 Psychology Software Tools, Inc., USA).

Unimanual task. This was a usual SFTT, called here unimanual task to facilitate the comparison with the other tasks. A gaming keypad with four key-presses was placed to the right of the computer (Fig.1A; Razer Nostromo, Razer Inc., USA). The participants put their right index, middle, ring and little fingers on keys 1, 2, 3, and 4 respectively. They also placed their left hand on the “space” key of the keyboard, to validate each sequence when performed. The motor sequence of eight-items required to press each key with the appropriate finger in a predetermined order.

Bidigital task. A numeric keypad composed of nine key-presses was placed in front of the computer (Fig.1B). Participants first placed each index above the central square (target 5; see Fig.1B for target locations). The motor sequence required to press the first key with the right index finger first and then alternating with the left index on other key-presses. Then, pressing “enter” of the numeric keypad with the right index validated each sequence when performed.

2.2.2. Bimanual and Bipodal tasks

These tasks involved an instrumented floor mat of 0.25 m² for the bimanual task and of 1m² square for the bipodal task (Freitas et al., 2020; Debarnot et al., 2022). Both were divided into nine equal squares (i.e. 0.26 cm² for the bimanual mat and 33 cm² for the bipodal mat), each equipped with a pressure sensor (i.e. Ø 5 cm², FSR402 short, Interlink) under the center. The sensors were materialized by a red circle/target on the mat, so that participants saw where to accurately point with their hands or feet (Fig.1C, 1D). All mats were connected to an acquisition box (Powerlab 16/35, ADInstruments, Australia) via Labchart software to record each time press on the sensors.

Bimanual task. Participants sat on a chair and kept their back against the chair back. The mat was in front of each participant at a distance compatible with pressing easily the farthest targets (ie, 1,2,3, see Fig.1C for target locations) with outstretched arms. As for the bidigital task, they placed their hands above the central target before starting, and then pressed alternately the required sequence with the right and left hand, starting with the right hand.

Bipodal task. Initially, participants stood on the central square barefoot, then performed the motor sequence by alternating movements of the right and left foot, starting with the right foot.

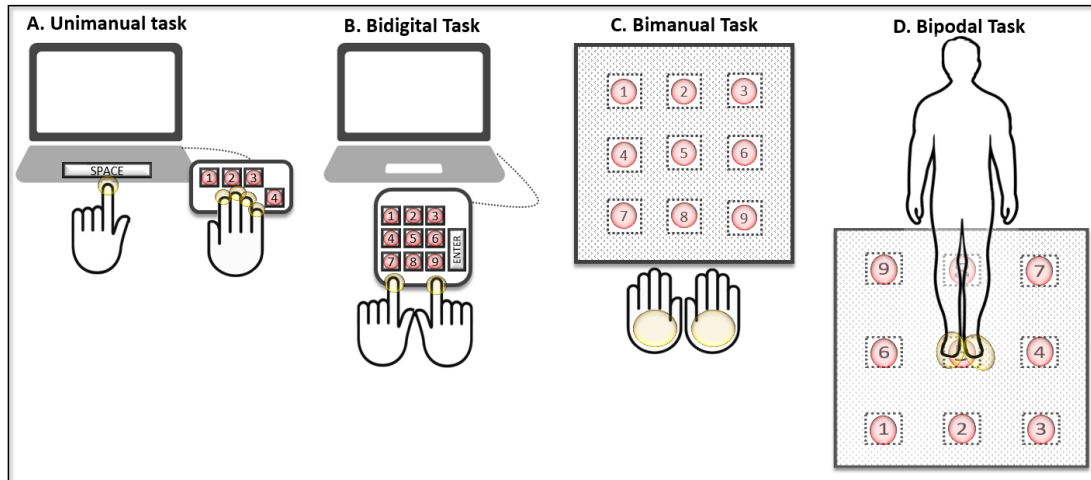


Fig.1. The sequential tasks and experimental setup. The red circles represent the targets to press during the tasks. The yellow circles indicate the body parts performing the task. The numbers were not visible by the participants. All tasks were composed of an eight-item sequence. For the unimanual task the motor sequence was 13421423. For the bidigital, bimanual and bipodal tasks, the motor sequences were 31987465, 21863954 and 36279854, all of equivalent difficulty. **A.** with four right hand fingers on a gaming keypad made of four keypresses of 1.5cm width and spaced of 0.2 cm. **B.** with both index fingers on a numeric keypad made of nine keypresses of 1.5cm width and spaced of 0.2cm **C.** with both hands on a 0.25m² instrumented mat including nine targets of 2.5cm width and spaced of 16cm. **D.** with both feet on a 1m² instrumented mat including nine targets of 2.5cm width and spaced of 33cm.

2.2.3. Experimental sequences

All sequences were composed of eight items. The unimanual task was based on previous experimental designs and the sequence was: 13421423 (Saimpont et al., 2016; Metais et al., 2022). The bidigital, bimanual and bipodal tasks were also designed from previous experiments (Freitas et al., 2020; Debarnot et al., 2022). The sequences were: 31987465, 21863954 and 36279854. They were matched in terms of path length and number of directional changes (same number of forward, backward and sideways movements). For the bimanual and bipodal tasks, all sequences started by moving forward the right effector. They ended in a position where participants could immediately start the next sequence as early as they finished the previous one.

2.3. Experimental sessions

Participants performed one task a day, with at least 24 hours and at most one week between two tasks. The order of the tasks was counterbalanced between participants. Also, the assignment of the experimental sequence (i.e. 31987465 or 21863954 or 36279854) for the bi-effectors tasks

was counterbalanced between tasks and participants. Each experiment was conducted in a similar design (Fig.2).

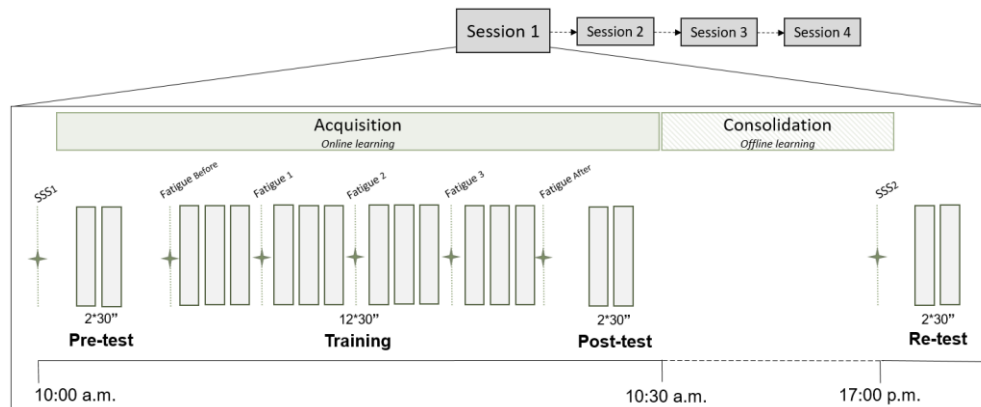


Fig.2. Summary of the experimental design. Participants performed four tasks, one task per experimental session. For all tasks, the experimental session included a pre-test, a training, a post-test and a re-test at least 6 hours after the post-test. During the tests and training, participants repeated the eight-items sequence, as fast and accurately as possible, for two (tests) or 12 (training) blocks of 30s, interspaced with 15s of rest. SSS₁ and SSS₂: Before pre-test and re-test, participants evaluated their level of sleepiness with the Stanford Sleepiness Scale. Fatigue: Before, every three blocks and after training, participants rated their level of physical and mental fatigue with a five-level Likert.

Levels of sleepiness. Each participant rated their perceived level of sleepiness from 1 (awake) to 8 (sleepy) with the Stanford Sleepiness Scale (MacLean et al., 1992), before the pre-test (SSS₁) and the re-test (SSS₂).

Familiarization. Participants watched a video of a simple eight-items sequence¹⁸ as many times as needed, until being able to perform three consecutive trials without errors. Then, they repeated the sequence, as many times as possible without errors, for two blocks of 30s with a 15s-rest period between the two.

Memorization. After familiarization, a video showed the experimental sequence to be learned. Participants should perform three consecutive sequences without any error to validate its encoding and continue with the pre-test.

Pre-test. Participants were requested to perform the sequence as many times as possible without errors, for two blocks of 30s with a 15s-rest period between the two.

Training. Participants repeated the sequence as many times as possible without errors, for 12 blocks of 30s interspaced by 15s of rest between blocks, except after block 3, 6, and 9 where they had a one-minute break. Before and after training as well as during the three one-minute

¹⁸ 12344321 for the unimanual task and 13467946 for the three bi-effectors tasks.

breaks, they rated their perceived level of mental and physical fatigue with a five-level Likert scale from “not at all” (1) to “extremely” (5).

Post-test. At least two minutes after training, participants performed the post-test in the same conditions as the pre-test.

Re-test. After 6 hours of consolidation (mean time: 6.62 ± 0.85), participants had to recall the complex sequence three times consecutively without any error. Then, they performed the retention test under the same conditions as during the pre- and post-tests.

2.4. Data and statistical analysis

We used R free software Studio (version 4.2.1) for statistical analysis. We performed linear mixed-models with participants as random effect (lme function, nlme package, v3.1-162; Pinheiro, J. & Bates, D., 2021). Visual inspection of the residual plots did not reveal any deviations from homoscedasticity or normality. The threshold for significance was set at $\alpha = 5\%$ with Bonferroni correction for multiple post-hoc testing. No previous studies had compared these four tasks. We estimated a sample size based on a prediction of medium to large effect sizes for the pre-post progression. The intended sample size was calculated using G*Power (v3.1.9.7) for repeated measures and within-between factors design ($f = 0.45$, $\alpha = 5\%$, $1 - \beta = 0.80$), resulted in a total of 20 participants.

2.4.1. Raw indices of motor performance.

Number of correct presses. We first assessed motor performance through the number of correct presses performed within a given time-period. This is an index of speed-accuracy tradeoff. We secondly assessed motor performance. For each participant and test, we thus calculated the mean number of correct presses over the two blocks of each test. We compared these raw data by including TEST (pre-test, post-test and re-test), TASK (unimanual, bidigital, bimanual and bipodal) and their interaction as fixed effects. Also, for each participant and block, we extracted the number of correct presses over the five last training blocks. To test whether training led to performance asymptote, we compared the number of correct presses with TASK (unimanual, bidigital, bimanual and bipodal) and BLOCKS (blocks 8-12 of training) as fixed effects.

Inter-presses times. We secondly processed the inter-presses time (ms), i.e. the movement time between two consecutive presses. We thus obtained seven inter-presses times (see supplementary Fig.S1). We calculated these data for the bimanual and bipodal tasks only, as we did not have keypress times for the other tasks. We compared the raw inter-presses times by including TEST (pre-test, post-test, re-test), TASK (bimanual and bipodal), INTER-PRESSES (1-2, 2-3, 3-4, 4-5, 5-6, 6-7, 7-8) and their interaction as fixed effects.

2.4.2. Normalized indices of motor performance.

In a second analysis, we elaborated a normalized performance index based on Fitts' law principles of motor control for accurate and fast pointing at targets. In this model, movement time (MT) between two targets evolves linearly as a function of $\log_2 (2A/W)$, where A is the distance between the center of the two targets and W the targets width (Fitts, 1954). The logarithmic function determines an index of task difficulty. We thus defined an index for the three bi-effectors tasks only, as the unimanual task involved the fingers already placed on the keys, i.e. without moving them. The target width, W, was 5 cm for the bidigital and bipodal tasks, and 1.5 cm for the bidigital task. The mean theoretical distance between two targets, A, was estimated by dividing by eight (the number of distance) the total theoretical distance travelled by the effectors between the eight targets for each sequence and each task. For the three tasks, the theoretical distances did not show any significant differences between the sequences, leading us to calculate a mean theoretical distance for the three sequences. Consequently, the mean theoretical distance for each task was 2.6 cm for the bidigital, 20.9 cm for the bimanual, and 41.2 cm for the bipodal, and. Finally, by using the $\log_2 (2A/W)$ formula, we obtained 3 indices of difficulty: $ID_{bidigital} = 2.11$; $ID_{bimanual} = 3.06$; $ID_{bipodal} = 4.04$.

Number of correct presses. The three ID were then multiplied by the mean number of correct presses on each task to normalized performance. We compared these normalized data by including TEST (pre-test, post-test, re-test), TASK (bidigital, bimanual and bipodal) and their interaction as fixed effects.

Inter-presses times. We also divided the inter-presses times by the index of difficulty ($ID_{bimanual} = 3.06$ and $ID_{bipodal} = 4.04$) to weight them according to task difficulty. We compared the normalized inter-presses times by including TEST (pre-test, post-test, re-test), TASK (bimanual and bipodal), INTER-PRESSES (1-2, 2-3, 3-4, 4-5, 5-6, 6-7, 7-8) and their interaction as fixed effects.

2.4.3. Complementary measures

Levels of sleepiness. To control for sleepiness during sessions, we compared the self-reported levels of sleepiness by entering TASK (unimanual, bidigital, bimanual and bipodal), MOMENT (SS1, SS2) and their interaction as fixed effect.

Subjective fatigue. To control for fatigue during sessions, we averaged the three the self-reported scores during training ($Fatigue_1$, $Fatigue_2$, $Fatigue_3$) for the physical and mental fatigue, and compared the two separately by entering TASK (unidigital, bidigital, bimanual and bipodal), MOMENT of the evaluation (before, during, after) and their interaction as fixed effect.

3. RESULTS

3.1. Raw index

Number of correct presses. The analysis of the mean number of correct presses revealed a TASK effect ($F_{3,205}=62.84$, $p<.001$, $\eta^2=0.48$), a TEST effect ($F_{2,205}=104.77$, $p<0.001$, $\eta^2=0.51$) and TASK*TEST interaction ($F_{6,205}=3.28$, $p<0.01$, $\eta^2=0.09$). The number of correct presses significantly increased from the pre-test to the post-test, from 43.2 ± 12.6 to 90.5 ± 19.0 ($p<0.001$) on the unimanual task, from 73.1 ± 34.0 to 155 ± 36.1 ($p<0.001$) on the bidigital task, from 80.3 ± 29.3 to 146 ± 35.8 ($p<0.001$) on the bimanual task and from 52.6 ± 14.5 to 87.6 ± 13.9 ($p<0.01$) on the bipodal task. In the re-test, the mean number of correct presses remained stable, i.e. 82.0 ± 16.5 , 139 ± 44.5 , 133 ± 44.7 , 83.0 ± 24.8 on the unimanual ($p=0.99$), bidigital ($p=0.76$), bimanual ($p=0.93$), and bipodal ($p=1.00$) tasks, respectively. During all tests, the number of correct presses was higher on the bidigital (122 ± 52.1) and bimanual (120 ± 46.4) tasks compared to the unimanual (71.9 ± 26.2) and bipodal (74.3 ± 26.8) tasks ($p<0.001$ for all these comparisons). Finally, the performance at the bidigital task better improved than at the bipodal task between the pre-test and the post-test ($p<0.001$; see Fig.3).

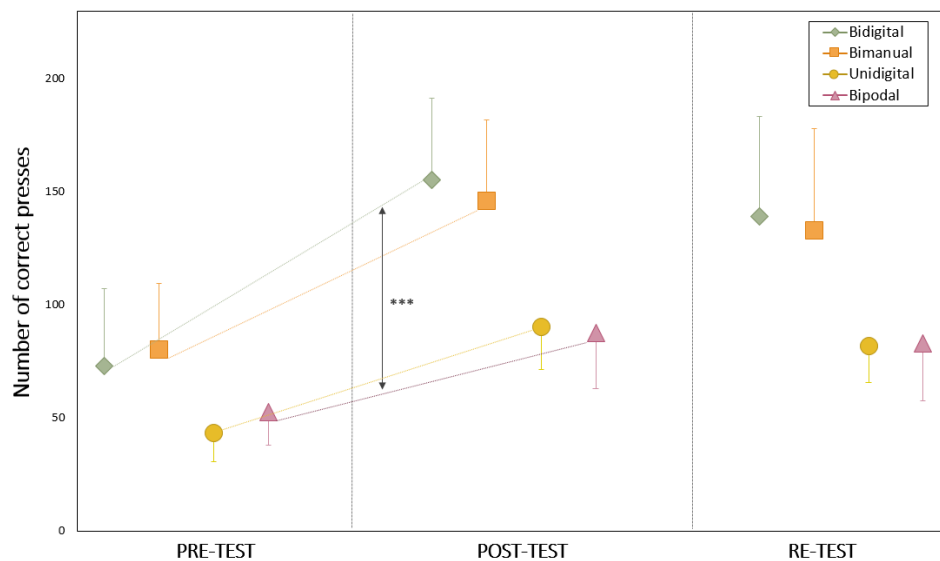


Fig.3. Raw index of motor performance: number of correct presses. The number of correct presses for the four tasks during the pre, post and re-tests. TASK*TEST interaction: Between the pre- and post-test, the number of correct presses increased in all tasks, with higher improvement on the bidigital task compared to the bipodal task. Between the post- and the re-test, the number of correct presses remained stable on all tasks. *** for $p<0.001$

The analysis of the number of correct presses between the last five blocks of training showed no TASK*BLOCK interaction ($F_{12,346}=0.27$, $p=0.99$) and no BLOCK effect ($F_{4,346}=1.55$, $p=0.19$) but a TASK effect ($F_{3,346}=139.28$, $p<0.001$). Post-hoc tests revealed that the number of correct presses was lower in the unimanual task (71.8 ± 15.9) than in the bidigital (117 ± 29.9 , $p<0.001$),

bimanual (125 ± 30.1 , $p < 0.001$) and bipodal tasks (82.5 ± 20.0 , $p < 0.001$). The number of correct presses was also lower on the bipodal task than on the bidigital ($p < 0.001$) and bimanual tasks ($p < 0.001$). Importantly, performance thus remained stable from the 8th to the 12th blocks of training (i.e. all comparisons between blocks 8, 9, 10, 11 and 12 were non-significant; see supplementary Fig.S2) whatever the task.

Inter-presses times. The analysis of the inter-presses times revealed a TEST effect ($F_{2,668}=267.15$, $p < .0001$, $\eta^2 = 0.44$), a TASK effect ($F_{2,668}=275.33$, $p < .0001$, $\eta^2 = 0.29$), a TASK*TEST interaction ($F_{2,668}=5.26$, $p < 0.01$, $\eta^2 = 0.02$) and an INTERPRESSES effect ($F_{6,668}=12.63$, $p < 0.001$, $\eta^2 = 0.10$). The inter-presses time was significantly higher on the bipodal (382 ± 138 ms) than on the bimanual task (281 ± 136 ms, $p < 0.001$), decreased between the pre-test (439 ± 149 ms) and post-test (274 ± 112 ms, $p < 0.001$) and remained stable between the post-test and re-test (281 ± 109 ms, $p = 0.85$). The performance improvement (i.e. decrease in inter-presses time) was better in the bimanual task (403 ± 150 ms to 214 ± 60.5 ms) than in the bipodal task (478 ± 140 ms to 330 ± 121 ms, $p < 0.05$). Finally, the inter-presses time between targets 1 and 2 (343 ± 157 ms) was different from the times 3-4 (370 ± 149 ms) and 4-5 (366 ± 152 ms, $p < 0.001$). The time 2-3 (343 ± 157 ms) was different from the times 5-6 (295 ± 143 ms, $p < 0.001$) and 7-8 (303 ± 146 ms, $p < 0.05$). The times 3-4 and 4-5 were different from the times 5-6 ($p < 0.001$), 6-7 (325 ± 131 ms, $p < 0.05$) and 7-8 ($p < 0.001$). No other significant difference was found (see Fig.4).

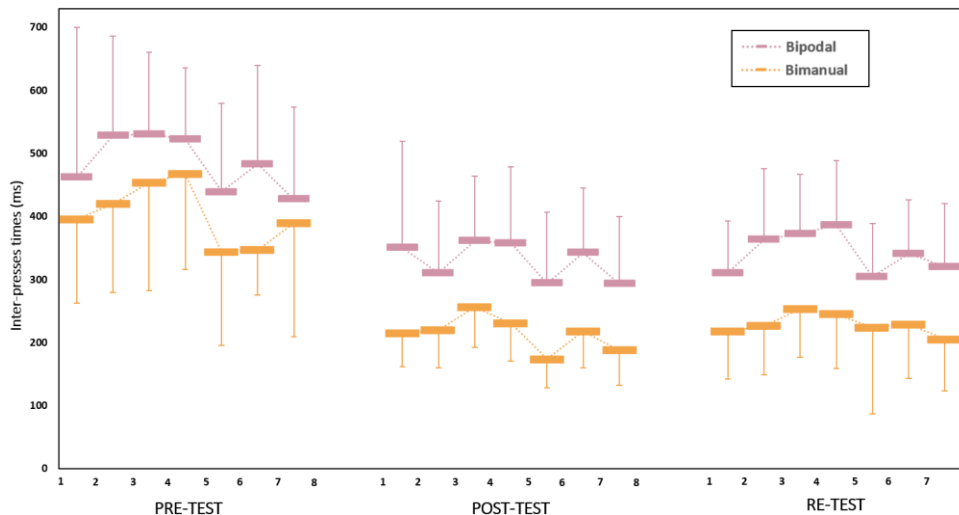


Fig.4. Raw index of motor performance: inter-presses times. The seven inter-presses times for the bimanual and bipodal tasks during the pre, post and re-test. At each test, the inter-presses times were lower on the bimanual task, and their decrease between the pre and post-test was greater on the bimanual task than on the bipodal task. The time 1-2 (323 ± 167 ms) was different from the times 3-4 (370 ± 149 ms) and 4-5 (366 ± 152 ms). The time 2-3 (343 ± 157 ms) was different from the times 5-6 (295 ± 143 ms) and 7-8 (303 ± 146 ms). And the times 3-4 and 4-5 were different from the times 5-6, 6-7 (325 ± 131 ms) and 7-8. The organization of this pattern

would be inherent to the construction of the sequences, since, for all sequences, the slowest transitions (i.e. 3-4, 4-4) were mostly long or backward displacements, while the fastest transitions (1-2, 2-3, 5-6, 6-7, 7-8) were mostly short and/or forward.

3.2. Normalized index

Number of correct presses. The analysis of the correct presses normalized by ID revealed no TASK*TEST interaction ($F_{4,151}=0.65$, $p=0.63$) but a TASK effect ($F_{2,151}=25.42$, $p<.0001$, $\eta^2=0.25$) and a TEST effect ($F_{2,151}=72.63$, $p<.001$, $\eta^2=0.49$). The TASK effect showed that this index was significantly higher in the bimanual task than in the bidigital ($p<0.001$) and bipodal ($p<0.001$) tasks, as well as in the bipodal task than in the bidigital task ($p<0.05$, see Fig. 4). The TEST effect showed that the index significantly increased between the pre- and post-test ($p<0.001$) and remained stable between the post- and re-test ($p=0.12$).

Inter-presses times. The analysis of the inter-presses times normalized by ID revealed no interaction TASK*TEST ($F_{2,670}=0.20$, $p=0.82$,) but a TEST effect ($F_{2,670}=212.56$, $p<0.001$, $\eta^2=0.39$), a TASK effect ($F_{2,670}=9.63$, $p<0.001$, $\eta^2=0.54$) and an INTERPRESSES effect ($F_{6,662}=12.11$, $p<0.001$, $\eta^2=0.10$). The main INTERPRESSES effect correspond to the effect observed with the raw indices (see Fig.S3 in supplementary material).

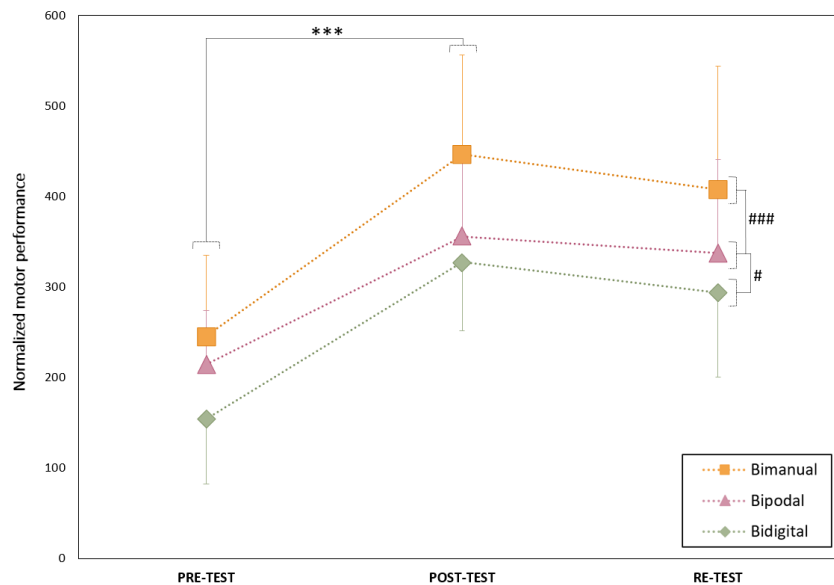


Fig.5. Normalized index of motor performance. The number of correct presses normalized by the indices of difficulty for the three bi-effector tasks during the pre, post and re-tests. # TASK effect: the number of normalized correct presses was significantly higher on the bimanual task than on both the bipodal ($p<0.05$) and bidigital tasks ($p<0.001$). It was also significantly higher on the bipodal task than on the bidigital task ($p<0.001$). * TEST effect: The index increased between pre- and post-test ($p<0.001$) and remained stable between post- and re-test ($p=0.12$).

3.3. Complementary measures.

Levels of sleepiness. The analysis of the levels of sleepiness did not reveal any TASK*TEST interaction ($F_{3,133}=0.36$, $p=0.78$) nor any effects of TASK ($F_{3,133}=1.77$, $p=0.16$) and TEST ($F_{1,133}=1.56$, $p=0.21$; see supplementary Table S1).

Subjective fatigue. The analysis of the levels of mental fatigue did not show any TASK*MOMENT interaction ($F_{6,206}=0.57$, $p=0.75$) but a MOMENT effect ($F_{2,206}=14.69$, $p<0.001$, $\eta^2=0.12$). The level of fatigue increased from before (1.48 ± 0.68) to during training (1.81 ± 0.76 , $p<0.001$) and stayed stable after training (1.96 ± 0.85 , $p=0.32$). The analysis of physical fatigue did not show any TASK*MOMENT interaction ($F_{6,206}=1.47$, $p=0.19$) but a TASK ($F_{3,206}=4.90$, $p<0.01$, $\eta^2=0.07$) and a MOMENT ($F_{2,206}=14.68$, $p<0.001$, $\eta^2=0.12$) effects. The level of fatigue was higher during the bipodal (1.80 ± 0.89) than during the unimanual (1.47 ± 0.73 , $p<0.05$), bidigital (1.40 ± 0.64 , $p<0.01$) and bimanual (1.49 ± 0.61 , $p=0.05$) tasks. Also, for all tasks, it increased throughout the experience, i.e. from before (1.29 ± 0.53) to during (1.54 ± 0.66 , $p<0.05$) and from this latter to after (1.80 ± 0.92 , $p<0.05$).

4. DISCUSSION

The present study compared the acquisition and consolidation phases of motor sequence learning (MSL) of movements involving different body parts in fine or gross motor skills. Derived from usual Sequential Fingers Tapping Tasks (SFTT), we experimented sequential tasks involving both index fingers, both hands and both feet. Results showed increased performance during a single practice session for all sequential tasks, providing evidence of online learning. After a 6-hours delay without additional practice, performance remained stable for all tasks, supporting offline consolidation. Explicit sequential tasks involving different body segments thus presumably shared comparable acquisition and consolidation processes. However, after normalizing performance of the three bi-effectors tasks by indexes of difficulty derived from the Fitts' law, we showed that the performance gains during training were greater on the bimanual task than on the bipodal task.

We first investigated how the raw performance (i.e number of correct presses) changed across learning. As expected, performance improved during the acquisition phase (online learning) in the four sequential tasks. This is consistent with results of many studies on MSL using fingers, arms or bipodal tasks (Kuriyama, 2004; Gudberg et al., 2015; Freitas et al., 2020). With repetition during training, the performance increases, behaviorally reflected by the increase of speed and accuracy. Importantly, the performance remained stable in the four tasks, between the last five training blocks, demonstrating the reach of an asymptote, i.e. weak variability in motor execution among repetitions and reduction of performance improvement. The performance was

then stabilized during offline consolidation, after an average period of 6 hours without additional practice. This stabilization was identical for all tasks, which is consistent with Schmidt's meta-analysis (2020) underlining no consolidation differences between various motor tasks. Even if our results follow the considerably reported MSL pattern, the initial and final performance was different between tasks. We observed a higher performance in the bidigital and bimanual tasks compared to the unimanual and bipodal tasks. The three manual tasks were mainly governed by visuo-manual control involving eye-hand coordination, while the bipodal task was mainly regulated by locomotor and postural controls integrating visual, vestibular and proprioceptive information. Furthermore, the unimanual and bipodal tasks can also be placed on either extremity of the motor coordination classification (Cratty, 1973; Voelcker-Rehage, 2008). Thus, the unimanual - fine coordination with four effectors with visuo-manual control - and bipodal - gross coordination with postural dynamics changes - provide a more complex movement control pattern than the bidigital and bimanual tasks. In addition, we observed a higher performance improvement during the acquisition for the bidigital task compared to the bipodal task. Since the size of the devices for performing the tasks, the precision demands (target size), the distance covered by the effectors and consequently the movement times, were different, interpreting this interaction becomes challenging.

To model difficulty of motor control, the Fitts' law (1954) is widely accepted and has been observed many times in various experimental tasks, mobilizing the upper or lower limbs (Drury, 1975; Hoffmann, 1991; Aloraini et al., 2019). In a subsequent analysis phase, we thus normalized the number of correct presses by applying a specific ID for each task, derived from Fitts' law. This analysis confirmed online performance improvement, followed by offline stabilization. Importantly, we noticed similar learning patterns among all tasks. This suggests that when we control for the precision and movement distance requirements of the tasks, the learning processes of sequential movements are similar. With reference to the motor programs theory (Schmidt & Lee, 2005), sequential movements would belong to the same category of actions, including spatiotemporal invariants characteristics whatever the effectors used. We also observed that, regardless the MSL phases, the normalized performance was lower for the bidigital task than the bipodal, itself lower than the bimanual task. Bi-effectors tasks require acquiring and synchronizing movement sequences for both limbs. Bimanual coordination skills are widely utilized in daily life activities while foot dexterity and precise coordination of lower limbs are more associated with physical and sports-related activities. Also, Kennedy et al. (2021) examined the segment harmony (hesitations, adjustments in the movement pattern) for bimanual sequential tasks with low (ID=3) and high (ID=5) accuracy demands. They identified a relation between increased accuracy demands and decreased harmony values, implying a greater need

for adjustments. These results suggest that our bimanual task with an ID of 3 would require fewer segmental adjustments compared to the bipodal task with an ID of 4. Therefore, the findings of this study, along with the fact that bimanual movements are an integral part of our motor skills, explain why performance in the bimanual task is superior to that in the bipodal task. Changes in postural dynamics (i.e., stabilization and anticipatory postural adjustments, APAs) are an integral part of motor control in bipodal tasks (Saito et al., 2014), and they are impacted by the difficulty of the task. Notably, Aloraini et al., (2019) recorded APAs during a lower-extremity pointing task including nine combinations of difficulty (ID ranging from 2 to 5.6). They found that as movement distances increased (20, 40, or 60 cm) to reach a 2.5 cm target (size similar to ours), the APAs occurred earlier and had a higher magnitude. Given that we had the same target size (2.5cm) and a significant movement amplitude (41.2 cm), it is reasonable to expect that postural adjustments in our task are substantial, and can have a significant impact on performance

We also observed a difference that the performance was lower in the bidigital task compared to the bimanual and bipodal tasks. Previous studies on keyboard typing have demonstrated that the improvement in typing speed with one hand remain independent of the movement of the contralateral hand (Flanders & Soechting, 1992; Yoshitake, 1995). Also, in comparison with bimanual coordination, a recent study indicated that finger movements may not be as strongly coupled, but they can move independently on each side (Caldelari et al., 2020). It is not functionally relevant to perform coordinated movements with both fingers. This makes sense because during most activities of daily living, a close cooperation of the hands but not of individual fingers is needed. Additionally, for this task, the participants pressed the "enter" key to validate sequences, resulting in an additional key press. This was not included in the performance measurement, but could have influenced the execution speed. The measure of speed/accuracy alone are insufficient to assess motor skills as other parameters may also influence performance. Models including physiological responses (reflecting cognition, attention and physical effort) and kinematic metrics can increase the predictive accuracy of pointing task difficulty by 30% compared to a unique model on movement time (Wang & Majewicz Fey, 2018). Thus, future analysis should integrate more sophisticated and comprehensive kinematics analysis to model motor task control.

The reduction of interval times between consecutive movements within a sequence also contributes to improvements in motor performance. These intervals provide information about the timing and coordination of movements in a sequence. Without the postural component, it seems obvious that the inter-presses were faster for the bimanual task compared to the bipodal task. Performance at the bipodal task did not progress at the same rate as at the bimanual task,

as the speed of movement between targets is also dependent on the construction of anticipatory postural control (Debarnot et al., 2022). Then, in line with results in SFTT (Kuriyama, 2004; Orban et al., 2011; Kennedy et al., 2021), we showed that improvements during the acquisition phase was also related to the decrease in inter-presses times. Short inter-presses times indicate fast and smooth transitions between movements, signifying efficient motor planning and execution. We also observed differences in inter-presses times within the sequences, suggesting specific and identical chunking of sequences, punctuated by faster or slower transitions (Sakai et al., 2004; Verwey et al., 2015). The arrangement of this pattern seems to be a natural characteristic of how the sequences are designed and which muscular plans are engaged. Indeed, regardless of the sequence and the task, the slowest transitions (inter-presses times 3-4 and 4-5) were mostly long or backward displacements, while the fastest transitions (inter-presses times 1-2, 5-6, 6-7 and 7-8) were mostly short and/or forward. Interestingly, this pattern of inter-presses times did not differ from acquisition to consolidation as well as across tasks. Whatever the effectors, it would reflect a more general brain process to implement sequential actions. Changing movement speed while preserving movement shape remains possible (Stroud et al., 2018). These results support the idea that these sequential movements shared a common pattern, i.e. general and abstract characteristics.

Hence, despite the differences in motor control, these sequential tasks showed similar learning patterns, highlighting that MSL processes with SFTT are also observed during more ecological tasks. These movements would share a common motor program if they are sequentially structured, spatially defined, and explicitly learnt. Finally, these findings increase the relevance of using the SFTT paradigm with a high external validity (the ability to generalize to other contexts) including ecological validity (the ability to generalize to learning of real-world tasks) and encourage further generalization of laboratory tasks to more ecological tasks. In particular, the application of these paradigms could be extended in the rehabilitation of postural and locomotor functions when they are impaired, notably in the elderly population.

REFERENCES

- Aloraini, S. M., Glazebrook, C. M., Sibley, K. M., Singer, J., & Passmore, S. (2019). Anticipatory postural adjustments during a Fitts' task: Comparing young versus older adults and the effects of different foci of attention. *Human Movement Science*, 64, 366-377. <https://doi.org/10.1016/j.humov.2019.02.019>
- Al-Sharman, A., & Siengsukon, C. F. (2014). Performance on a Functional Motor Task Is Enhanced by Sleep in Middle-Aged and Older Adults: *Journal of Neurologic Physical Therapy*, 38(3), 161-169. <https://doi.org/10.1097/NPT.0000000000000048>
- Andres, F. G., Mima, T., Schulman, A. E., Dichgans, J., Hallett, M., & Gerloff, C. (1999). Functional coupling of human cortical sensorimotor areas during bimanual skill acquisition. *Brain*, 122(5), 855-870. <https://doi.org/10.1093/brain/122.5.855>

- Blischke, K., & Malangré, A. (2017). Task Complexity Modulates Sleep-Related Offline Learning in Sequential Motor Skills. *Frontiers in Human Neuroscience*, 11, 374. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2017.00374>
- Bo, J., & Seidler, R. D. (2009). Visuospatial Working Memory Capacity Predicts the Organization of Acquired Explicit Motor Sequences. *Journal of Neurophysiology*, 101(6), 3116-3125. <https://doi.org/10.1152/jn.00006.2009>
- Caldelari, P., Lemon, R., & Dietz, V. (2020). Differential neural coordination of bilateral hand and finger movements. *Physiological Reports*, 8(6). <https://doi.org/10.14814/phy2.14393>
- Christova, M., Aftenberger, H., Nardone, R., & Gallasch, E. (2018). Adult Gross Motor Learning and Sleep: Is There a Mutual Benefit? *Neural Plasticity*, 2018, 1-12. <https://doi.org/10.1155/2018/3076986>
- Cratty, B. J. (1973). *Movement behavior and motor learning* (3d ed). Lea & Febiger.
- Dayan, E., & Cohen, L. G. (2011). Neuroplasticity Subservicing Motor Skill Learning. *Neuron*, 72(3), 443-454. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.10.008>
- De Weerd, P., Reinke, K., Ryan, L., McIsaac, T., Perschler, P., Schnyer, D., Trouard, T., & Gmitro, A. (2003). Cortical mechanisms for acquisition and performance of bimanual motor sequences. *NeuroImage*, 19(4), 1405-1416. [https://doi.org/10.1016/S1053-8119\(03\)00222-2](https://doi.org/10.1016/S1053-8119(03)00222-2)
- Debarnot, U., Metais, A., Digonet, G., Freitas, E., Blache, Y., & Saimpont, A. (2022). Sleep dependent consolidation of gross motor sequence learning with motor imagery. *Psychology of Sport and Exercise*, 61, 102216. <https://doi.org/10.1016/j.psychsport.2022.102216>
- 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>
- Drury, C. G. (1975). Application of Fitts' Law to Foot-Pedal Design. *Human Factors: The Journal of the Human Factors and Ergonomics Society*, 17(4), 368-373. <https://doi.org/10.1177/001872087501700408>
- Dudai, Y. (2004). The Neurobiology of Consolidations, Or, How Stable is the Engram? *Annual Review of Psychology*, 55(1), 51-86. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.55.090902.142050>
- Elias, L. J., Bryden, M. P., & Bulman-Fleming, M. B. (1998). Footedness is a better predictor than is handedness of emotional lateralization. *Neuropsychologia*, 36(1), 37-43. [https://doi.org/10.1016/S0028-3932\(97\)00107-3](https://doi.org/10.1016/S0028-3932(97)00107-3)
- Fitts, P. M. (1954). The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *Journal of Experimental Psychology: General*, 47(6), 381-391.
- Flanders, M., & Soechting, J. F. (1992). Kinematics of typing: Parallel control of the two hands. *Journal of Neurophysiology*, 67(5), 1264-1274. <https://doi.org/10.1152/jn.1992.67.5.1264>
- Freitas, E., Saimpont, A., Blache, Y., & Debarnot, U. (2020). Acquisition and consolidation of sequential footstep movements with physical and motor imagery practice. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, 30(12), 2477-2484. <https://doi.org/10.1111/sms.13799>
- Genzel, L., Quack, A., Jäger, E., Konrad, B., Steiger, A., & Dresler, M. (2012). Complex Motor Sequence Skills Profit from Sleep. *Neuropsychobiology*, 66(4), 237-243. <https://doi.org/10.1159/000341878>
- Giszter, S. F. (2015). Motor primitives—New data and future questions. *Current Opinion in Neurobiology*, 33, 156-165. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2015.04.004>
- Gobet, F., Lane, P. C. R., Croker, S., Cheng, P. C.-H., Jones, G., Oliver, I., & Pine, J. M. (2001). Chunking mechanisms in human learning. *Trends in Cognitive Sciences*, 5(6), 236-243. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(00\)01662-4](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01662-4)
- Gudberg, C., Wulff, K., & Johansen-Berg, H. (2015). Sleep-dependent motor memory consolidation in older adults depends on task demands. *Neurobiology of Aging*, 36(3), 1409-1416. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2014.12.014>

- Hoedlmoser, K., Birklbauer, 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>
- Hoffmann, E. R. (1991). A comparison of hand and foot movement times. *Ergonomics*, 34(4), 397-406. <https://doi.org/10.1080/00140139108967324>
- Holper, L., Biallas, M., & Wolf, M. (2009). Task complexity relates to activation of cortical motor areas during uni- and bimanual performance: A functional NIRS study. *NeuroImage*, 46(4), 1105-1113. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2009.03.027>
- Karni, A., Meyer, G., Rey-Hipolito, C., Jezzard, P., Adams, M. M., Turner, R., & Ungerleider, L. G. (1998). The acquisition of skilled motor performance: Fast and slow experience-driven changes in primary motor cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(3), 861-868. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.3.861>
- Kempler, L., & Richmond, J. L. (2012). Effect of sleep on gross motor memory. *Memory*, 20(8), 907-914. <https://doi.org/10.1080/09658211.2012.711837>
- Kennedy, D. M., Wang, C., Wang, Y., & Shea, C. H. (2021). The influence of accuracy constraints on bimanual and unimanual sequence learning. *Neuroscience Letters*, 751, 135812. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2021.135812>
- Kessels, R. P. C., Van Den Berg, E., Ruis, C., & Brands, A. M. A. (2008). The Backward Span of the Corsi Block-Tapping Task and Its Association with the WAIS-III Digit Span. *Assessment*, 15(4), 426-434. <https://doi.org/10.1177/1073191108315611>
- Kuriyama, K. (2004). Sleep-dependent learning and motor-skill complexity. *Learning & Memory*, 11(6), 705-713. <https://doi.org/10.1101/lm.76304>
- Maclean, A. W., Fekken, G. C., Saskin, P., & Knowles, J. B. (1992). Psychometric evaluation of the Stanford Sleepiness Scale. *Journal of Sleep Research*, 1(1), 35-39. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2869.1992.tb00006.x>
- Malangré, A., & Blischke, K. (2016). Sleep-Related Offline Improvements in Gross Motor Task Performance Occur Under Free Recall Requirements. *Frontiers in Human Neuroscience*, 10. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2016.00134>
- Malangré, A., Leinen, P., & Blischke, K. (2014). Sleep-Related Offline Learning in a Complex Arm Movement Sequence. *Journal of Human Kinetics*, 40(1), 7-20. <https://doi.org/10.2478/hukin-2014-0002>
- Metais, A., Muller, C. O., Boublay, N., Breuil, C., Guillot, A., Daligault, S., Di Rienzo, F., Collet, C., Krolak-Salmon, P., & Saimpont, A. (2022). Anodal tDCS does not enhance the learning of the sequential finger-tapping task by motor imagery practice in healthy older adults. *Frontiers in Aging Neuroscience*, 14, 1060791. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2022.1060791>
- Morita, Y., Ogawa, K., & Uchida, S. (2016). Napping after complex motor learning enhances juggling performance. *Sleep Science*, 9(2), 112-116. <https://doi.org/10.1016/j.slsci.2016.04.002>
- 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)
- Orban, P., Peigneux, P., Lungu, O., Debas, K., Barakat, M., Bellec, P., Benali, H., Maquet, P., & Doyon, J. (2011). Functional neuroanatomy associated with the expression of distinct movement kinematics in motor sequence learning. *Neuroscience*, 179, 94-103. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2011.01.040>
- 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>
- Park, J.-H., & Shea, C. H. (2005). Sequence Learning: Response Structure and Effector Transfer. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, 58(3), 387-419. <https://doi.org/10.1080/02724980343000918>
- Pinherio, J. & Bates, D. (2021). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models (R package version 3.1-159) [Logiciel]. <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>,
- Saimpont, A., Mercier, C., Malouin, F., Guillot, A., Collet, C., Doyon, J., & Jackson, P. L. (2016). Anodal transcranial direct current stimulation enhances the effects of motor imagery training in a finger tapping task. *European Journal of Neuroscience*, 43(1), 113-119. <https://doi.org/10.1111/ejn.13122>

- Saito, H., Yamanaka, M., Kasahara, S., & Fukushima, J. (2014). Relationship between improvements in motor performance and changes in anticipatory postural adjustments during whole-body reaching training. *Human Movement Science*, 37, 69-86. <https://doi.org/10.1016/j.humov.2014.07.001>
- Sakai, K., Hikosaka, O., & Nakamura, K. (2004). Emergence of rhythm during motor learning. *Trends in Cognitive Sciences*, 8(12), 547-553. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2004.10.005>
- 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>
- Schmid, D., Erlacher, D., Klostermann, A., Kredel, R., & Hossner, E.-J. (2020). Sleep-dependent motor memory consolidation in healthy adults: A meta-analysis. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 118, 270-281. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2020.07.028>
- Schmidt, R. A. (1975). A schema theory of discrete motor skill learning. *Psychological Review*, 82, 225-260.
- Schmidt, R. A., & Lee, T. D. (2005). *Motor control and learning: A behavioral emphasis* (4th ed). Human Kinetics.
- Stroud, J. P., Porter, M. A., Hennequin, G., & Vogels, T. P. (2018). Motor primitives in space and time via targeted gain modulation in cortical networks [Preprint]. *Neuroscience*. <https://doi.org/10.1101/451054>
- Swinnen, S. P. (2002). Intermanual coordination: From behavioural principles to neural-network interactions. *Nature Reviews Neuroscience*, 3(5), 348-359. <https://doi.org/10.1038/nrn807>
- Verwey, W. B., Abrahamse, E. L., & Jiménez, L. (2009). Segmentation of short keying sequences does not spontaneously transfer to other sequences. *Third European Workshop on Human Movement Science*, 28(3), 348-361. <https://doi.org/10.1016/j.humov.2008.10.004>
- Verwey, W. B., Shea, C. H., & Wright, D. L. (2015). A cognitive framework for explaining serial processing and sequence execution strategies. *Psychonomic Bulletin & Review*, 22(1), 54-77. <https://doi.org/10.3758/s13423-014-0773-4>
- Voelcker-Rehage, C. (2008). Motor-skill learning in older adults—A review of studies on age-related differences. *European Review of Aging and Physical Activity*, 5(1), 5-16. <https://doi.org/10.1007/s11556-008-0030-9>
- Wang, Z., & Majewicz Fey, A. (2018). Human-centric predictive model of task difficulty for human-in-the-loop control tasks. *PLOS ONE*, 13(4), e0195053. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0195053>
- 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>
- Wulf, G., & Shea, C. H. (2002). Principles derived from the study of simple skills do not generalize to complex skill learning. *Psychonomic Bulletin & Review*, 9(2), 185-211. <https://doi.org/10.3758/BF03196276>
- Wulf, G., Shea, C., & Lewthwaite, R. (2010). Motor skill learning and performance: A review of influential factors: Motor skill learning and performance. *Medical Education*, 44(1), 75-84. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2923.2009.03421.x>
- Yoshitake, R. (1995). Relationship between Key Space and User Performance on Reduced Keyboards. *Applied Human Science*, 14(6), 287-292. <https://doi.org/10.2114/ahs.14.287>

SUPPLEMENTARY DATA

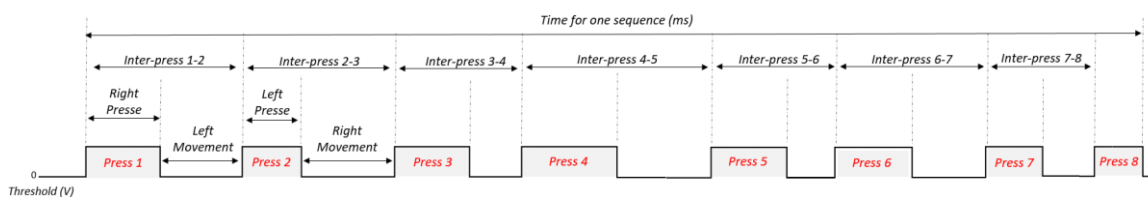


Fig.S1. Inter-presses times. Example of inter-presses times calculation for one sequence. One sequence was composed of seven inter-presses expressed in milliseconds. The inter-press time is the time between the beginning of a press and the beginning of the next one.

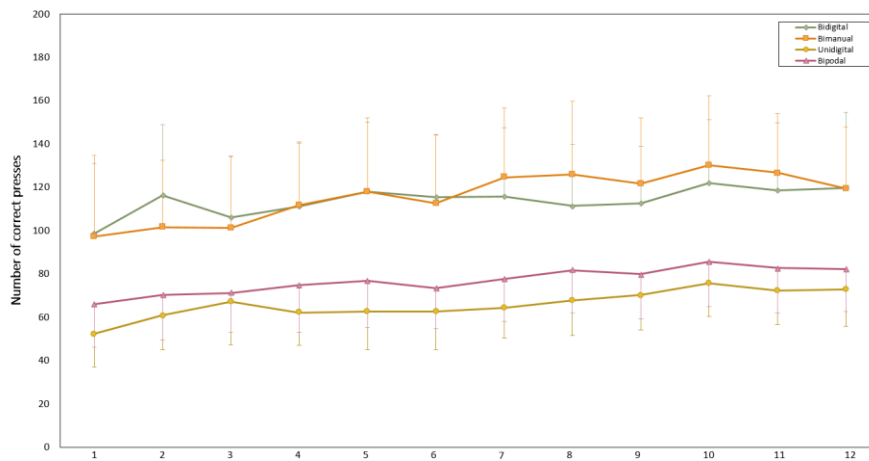


Fig.S2. Training asymptote. The number of correct presses remained stable from the 8th to the 12th blocks of training (i.e. there was no difference between blocks 8 to 12).

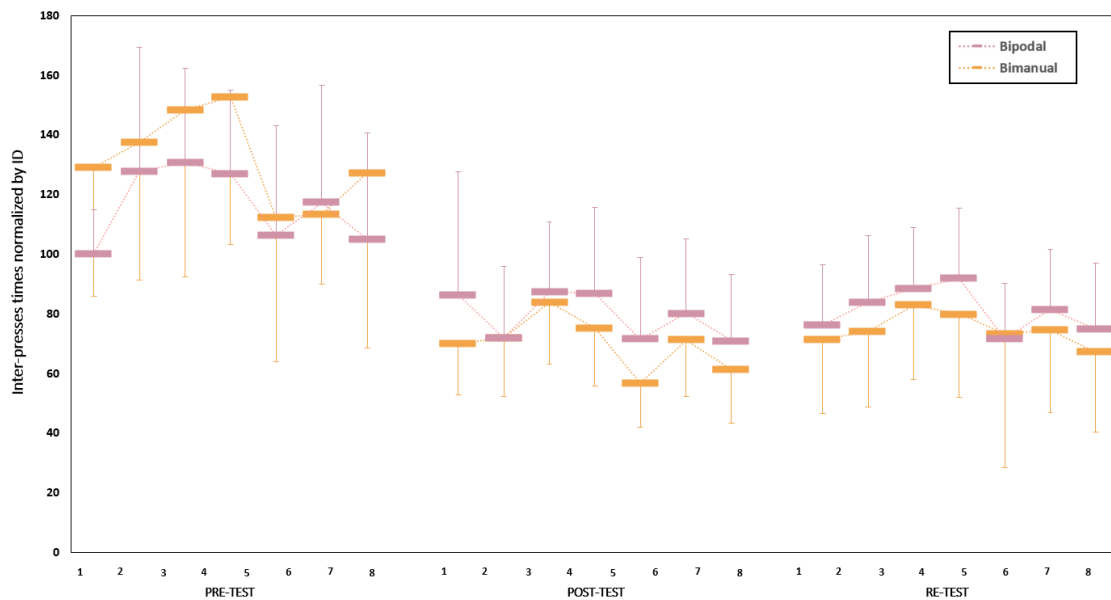


Fig.S3. Inter-presses times weighted by ID. The seven inter-presses times weighted by IDs for the bimanual and bipodal tasks during the pre, post and re-test. The inter-presses times decreased between the pre and post-test ($p < 0.001$), and longer in bipodal tasks compared to bimanual tasks.

TABLE S1 | Stanford Sleepiness Scale.

	Unimanual	Bidigital	Bimanual	Bipodal
Pretest	2.05 ± 0.69	2.25 ± 0.85	2.00 ± 0.92	2.00 ± 0.92
Retest	2.30 ± 0.92	2.40 ± 0.88	2.20 ± 0.83	1.95 ± 0.82

Mean ±SD levels of sleepiness, from 1 (awake) to 8 (sleepy), before the pretest and the re-test, for the four tasks. The analysis did not show any significant difference between tasks and tests.

CONCLUSION.

L'ÉTUDE METTA avait pour objectif de comparer l'acquisition et la consolidation de séquences motrices impliquant différentes parties du corps. Pour cela, à partir de la SFTT classique (tâche unimanuelle impliquant 4 doigts de la main droite), trois tâches ont été adaptées : une tâche bidigitale impliquant les index, une tâche bimanuelle impliquant les mains et une tâche bipodale impliquant les pieds. Les principaux résultats soulignent des profils d'acquisition et de consolidation similaires. Pour chaque tâche séquentielle étudiée, les performances augmentaient rapidement au cours de la session de pratique, témoignant d'un apprentissage en ligne. De plus, sans pratique additionnelle, les performances se stabilisaient après une période d'éveil de six heures, témoignant d'une consolidation hors ligne. Ces résultats confirment les données de la littérature (Kuriyama et al., 2004 ; Gudberg et al., 2015 ; Freitas et al., 2020). Néanmoins, les performances initiales, les vitesses et les taux d'apprentissage différaient. En normalisant les performances avec un indice de difficulté dérivé de la loi de Fitts, nous avons pris en considération les différences entre les trois tâches bi-effecteurs - taille des cibles et distance parcourue par les membres effecteurs – qui impactent les gains et la vitesse d'apprentissage (Fitts, 1954; Kennedy et al., 2021). Les performances se sont avérées supérieures pour la tâche bimanuelle par rapport à la tâche bipodale. Ce résultat particulier souligne l'importance du contrôle postural dans la performance de tâches impliquant l'ensemble du corps (Saito et al., 2014; Aloraini et al., 2019; Johannsen et al., 2022) et devraient être contrôlés dans les futures études.

Cette étude met en évidence que les processus d'apprentissage moteur de la tâche SFTT peuvent être généralisés à d'autres tâches motrices séquentielles. Ces résultats encouragent l'exploration de ces nouvelles tâches dans d'autres contextes d'apprentissage, tel que l'utilisation de l'IM, ou auprès d'autres publics. En effet, en évaluant les HM manuelles et locomotrices, ces tâches pourraient être utilisées dans la réhabilitation de ces fonctions, en particulier lorsqu'elles sont altérées chez des personnes âgées.

POINTS CLÉS et PERSPECTIVES

- **Extension du modèle expérimental de la SFTT à d'autres tâches impliquant différents effecteurs.**
- **Perspective 1.** Contrôler les paramètres du mouvement (déplacements corporels) dans les tâches impliquant la motricité globale.
- **Perspective 2.** Quels sont les effets de la PIM sur l'APseq de la tâche bipodale ?

Etude 2 CONSOFEET.

AVANT-PROPOS.

Au cours d'un APseq, deux types de représentations émergent : l'une basée sur l'objectif du mouvement et l'autre basée sur le mouvement en soi (Grafton et al., 1998; Hikosaka et al., 2002; Cohen et al., 2005). L'apprentissage de ces représentations a été observé pour des tâches de motricité fine et plus rarement pour des tâches de motricité globale. De plus, l'étude 1 a souligné l'importance d'évaluer et de contrôler les mouvements corporels lors de l'apprentissage d'une tâche impliquant l'ensemble du corps. Dans cette étude, pour évaluer la performance basée sur le mouvement, le barycentre des trajectoires des quatre marqueurs pelviens (centre du pelvis, CoP) a été calculé et assimilé au centre de masse du corps.

Enfin, il convient de noter que l'émergence de ces deux représentations suite à une PIM dans le contexte de tâches engageant l'ensemble du corps n'a pas fait l'objet d'études approfondies.

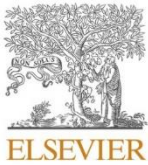
L'objectif principal de l'étude 2 était d'évaluer **l'effet de la PP et de la PIM sur les processus d'acquisition et de consolidation de l'APseq de la tâche bipodale**¹⁹.

Cette étude a inclus soixante-seize volontaires jeunes.

Le manuscrit présenté ci-dessous a été publié dans *Psychology and Sport & Exercise*.

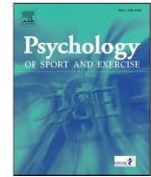
ARTICLE 2. Sleep Dependent consolidation of gross motor sequence learning with motor imagery.

¹⁹ Dans cet article, la tâche bipodale a été dénommée : *Sequential FootStep Task* (SFST) en comparaison à la tâche SFTT.



Contents lists available at ScienceDirect

Psychology of Sport & Exercise

journal homepage: www.elsevier.com/locate/psychsport

Sleep dependent consolidation of gross motor sequence learning with motor imagery

Ursula Debarnot^{a,b,*}, Angèle Metais^a, Guillaume Digonet^a, Emilie Freitas^a, Yoann Blache^a, Arnaud Saimpont^a

^a Inter-University Laboratory of Human Movement Biology-EA 7424, University Claude Bernard Lyon 1, Villeurbanne, France

^b Institut Universitaire de France, France

ARTICLE INFO

Keywords:

Motor imagery practice
Motor learning
Consolidation
Sleep

ABSTRACT

Acquisition of gross motor sequence learning with physical and mental training elicits gains in performance. However, the effects of sleep or daytime consolidation after both types of practice remain unclear, especially the effects upon the goal- and movement-based components of a gross motor sequential task. The main purpose of this study was to test the effect of physical practice (PP) and motor imagery practice (MIP) on the acquisition and consolidation processes of gross motor sequence learning.

Seventy-six participants were tested before and after PP or MIP on a whole-body sequential paradigm, following either a night of sleep (PP_{sleep} and MIP_{sleep} groups) or an equivalent daytime period (PP_{day} and MIP_{day} groups). Control groups without training were tested following similar timespans (CTRL_{sleep} and CTRL_{day} groups). The number of sequential movements and the centre of mass displacement – corresponding to goal and movement-based components, respectively – were assessed.

Results showed that relative to the CTRL groups, the PP and MIP groups improved performance during acquisition. Importantly, only the MIP_{sleep} group further improved performance after a night of sleep; participants of other groups stabilised their performance after consolidation. Additionally, the number of sequential movements and the centre of mass displacement evolved conjointly without being influenced by the type of training or the nature of the consolidation.

To conclude, these results confirm that sleep contributes to the consolidation of gross motor sequence learning acquired with MIP but not PP. The relationship between the goal- and movement-based components of a gross motor sequential task is discussed.

1. Introduction

Motor imagery practice (MIP), which is the mental rehearsal of an action without overt movement (Jeannerod & Decety, 1995), promotes the online acquisition of motor skills by stimulating the activity and neuroplasticity of the sensorimotor networks (Di Rienzo, et al., 2016). Pioneer studies have established that the memory trace elicited with MIP benefits from offline sleep consolidation processes (Debarnot, Castellani, Valenza, Sebastiani, & Guillot, 2011; Debarnot, Creveaux, Collet, Doyon, & Guillot, 2009; Debarnot, Creveaux, Collet, Gemignani, et al., 2009; Debarnot, Maley, Rossi, & Guillot, 2010; Debarnot, Valenza, et al., 2011). Practically, it has been previously reported delayed

performance gains on a sequential finger-tapping task (SFTT) with MIP after a period of sleep but not after a comparable time awake (Debarnot, Creveaux, Collet, Doyon, & Guillot, 2009; Debarnot, et al., 2010). This pattern of findings echoes the extensive literature with the same fine motor paradigm but using physical practice (PP, King, Hoedlmoser, Hirschauer, Dolfen, & Albouy, 2017). Sleep-dependent consolidation of SFTT was shown to rely mainly on the non-rapid eye movement sleep and its specific features (i.e., sleep spindles; for review see King, et al., 2017). Boutin et al. (2018) further reported that sleep spindles oscillations play a crucial role by reactivating and functionally binding cortical and subcortical regions involved during both the acquisition and consolidation of motor skills (e.g. hippocampus, thalamus, motor

Abbreviations: MIP, motor imagery practice; PP, physical practice; SFTT, sequential finger-tapping task; MSL, motor sequence learning; SFST, sequential footstep task; KVIQ, kinesthetic and visual imagery questionnaire; CoP, centre of pelvis.

* Corresponding author. Inter-University Laboratory of Human Movement Biology -EA 7424, University Claude Bernard Lyon 1, Villeurbanne, France.

E-mail address: ursula.debarnot@univ-lyon1.fr (U. Debarnot).

<https://doi.org/10.1016/j.psychsport.2022.102216>

Received 11 February 2022; Received in revised form 22 April 2022; Accepted 4 May 2022

Available online 10 May 2022

1469-0292/© 2022 Elsevier Ltd. All rights reserved.

cortical network). The SFTT does not, however, optimally represent the sequential whole-body movements typically encountered in everyday life or those more specifically involved in sport or functional rehabilitation contexts. The paucity of knowledge on the acquisition and consolidation processes of gross motor sequences precludes any clear-cut conclusion regarding either MIP-dependent or sleep-dependent changes in performance.

It is well accepted that motor sequence learning (MSL) is composed of the simultaneous acquisition of two dimensions, namely the spatial and motor representations, which depend on the requirements of the task (Hikosaka, Nakamura, Sakai, & Nakahara, 2002). The former corresponds to the learning of the sequence of response goals within an allocentric frame of reference (i.e. goal-based learning), while the latter refers to the learning of sequential movement responses per se, under an egocentric frame of reference (i.e., movement-based learning, Grafton, Hazeltine, & Ivry, 1998). There is now accumulated evidence showing that consolidation of the goal-based representation is sleep-dependent, while the movement-based representation benefits from the simple passage of time to consolidate (Albouy, et al., 2013; Cohen, Pascual-Leone, Press, & Robertson, 2005; Robertson, 2009; Willingham, 1999). Briefly, it has been suggested that two distinct neural mechanisms would be engaged in mediating goal-vs. movement-based consolidation over sleep (i.e., hippocampus) and wakefulness (i.e., motor cortex, Robertson, 2009), respectively. Supporting data for this time- or sleep-dependent effect of consolidation relative to these two dimensions of MSL have been reported mainly using modified versions of SFTT (Albouy, et al., 2013; Pace-Schott & Spencer, 2013), but whether similar consolidation effects might occur after the acquisition of a gross motor sequence remain unknown. This issue is of importance and has been underlined in the recent meta-analysis by Schmid, Erlacher, Klostermann, Kredel, and Hossner (2020), who failed to find any differences in sleep-dependent benefits when considering several motor tasks features (e.g. fine vs gross, sequential vs adaptive). The authors posit that identifying the sleep-dependency related to task dimensions should become a major current endeavour in the domain of motor learning consolidation (Schmid, et al., 2020). Interestingly, using a whole-body reaching task, Saito, Yamanaka, Kasahara, and Fukushima (2014) reported that improvements in the postural dynamics (i.e., centre of pressure and anticipatory postural adjustments) correlated strongly with the enhancement of reaching performance with the upper limb during acquisition; however, consolidation effects on the two motor components were not examined.

Up to now, far too little attention has been paid to the goal- and movement-based representations of MSL using MIP, while both dimensions may constitute the content of the mental rehearsal. In fact, MIP has been suggested to rather promote the goal components of SFTT, and movement components in paradigms requiring more egocentric representations such as, for example, sequential pointing tasks (Debarnot, Castellani, et al., 2011; Debarnot, Creveaux, Collet, Doyon, & Guillot, 2009; Ruffino, et al., 2021). These findings are in line with neuroimaging investigations that examine how the motor map is organised in motor imagery of different hand-related types of action, including SFTT, squeezing and extension-flexion tasks (Pilgramm, et al., 2016; Zabicki, et al., 2017). Specific patterns of activity in the premotor and posterior parietal regions have been shown to modulate with the representational organisation of imagined hand actions, supposed to underpin goal- and movement-based components. The few behavioural studies conducted with MIP using either an SFTT or other motor skill tasks (i.e. arm-pointing or adaptation-tracking tasks) to examine the consolidation effect reported that performance improvement with the former was sleep-dependent (Debarnot, Castellani, et al., 2011; Debarnot, Castellani, & Guillot, 2012; Debarnot, Creveaux, Collet, Doyon, & Guillot, 2009), while the latter benefited from the simple passage of time (Debarnot, Valenza, et al., 2011; Ruffino, et al., 2021). Despite these promising findings, the question of how both MSL dimensions might consolidate after MIP of ecological whole-body movements has not been

investigated.

In an attempt to test whether findings from the sleep consolidation literature using the SFTT may be generalised to sequential gross motor tasks, it has been recently developed a new sequential whole-body task, the sequential footstep task (SFST), requiring participants to perform sequences of footsteps that are associated with changes in postural dynamics (i.e., displacements of the centre of mass and anticipatory postural adjustments, Freitas, Saimpont, Blache, & Debarnot, 2020). Briefly, participants were required to practice this task mentally or physically during a morning or an evening session and were retested after a night of sleep or an equivalent amount of daytime spent awake. The main results show a performance gain following a night of sleep in the MIP group only, while stabilisation of performance was sleep-independent in the PP groups. Nonetheless, the interpretation of findings regarding the effects of MIP during acquisition and consolidation were limited by the lack of a control group without training, while only goal-based components of the SFST were assessed.

The purpose of the current study was to further test the effect of MIP and PP on the processes of acquisition and consolidation of gross MSL. The SFST offered the opportunity to explore for the first time both goal- and movement-based components of MSL with respect to the type of practice. To do so, we assessed simultaneously the number of correct footsteps (goal-based component) and the displacement of the centre of mass (movement-based component) when the task was performed before and after PP or MIP training (acquisition), and after a night of sleep of an equivalent period of daytime consolidation.

2. Material and methods

2.1. Participants

Seventy-six healthy students (21.04 ± 2.26 years; 38 women) were recruited in the Department of Sport Science of the University of Lyon to participate in this study. Eligible participants were right-footed with a score greater than -6 on the Waterloo Footedness Questionnaire-Revised (Elias, Bryden, & Bulman-Fleming, 1998), had a visuospatial span > 3 on a computerised version of the Corsi block test (PsyToolkit; Kessels, van Zandvoort, Postma, Kappelle, & de Haan, 2000), and had an intermediate circadian type (ranged between 31 and 69) as assessed by the Horne-Ostberg Morningness-Eveningness Questionnaire (Horne & Ostberg, 1976). Individuals who regularly participated in an activity involving strong and regular lower limb coordination (dance, rhythmic gymnastics > 2 h/week); had locomotor or postural problems, neurological or psychiatric disorders, or lower limb injuries during the three months prior to the test; or had excessive sleep problems, with a score > 10 on the Pittsburgh Sleep Quality Index (PSQI, Buysse, Reynolds, Monk, Berman, & Kupfer, 1989; Hinz, et al., 2017) were not included. Characteristics of the participants in terms of age, gender, height, Waterloo score, PQSI and chronotype were equivalent between groups (see Supplementary Table 1). Participants who performed MIP were comparable regarding their motor imagery ability, with moderate vividness scores at the short version of the Kinesthetic and Visual Imagery Questionnaire (KVIQ-10, Malouin, et al., 2007), and good timing of motor imagery (See Supplementary Table 2). For the duration of the study and for 24 h before they started the experiment, participants were instructed to abstain from caffeine, alcohol and drugs. This study was approved by the Institutional Review Board of the University of Lyon, and all participants signed an informed consent form. Participants were not aware of the hypotheses of the study.

2.2. The sequential footstep task

The SFST involved an instrumented floor mat of 1 m^2 composed of nine 33 cm^2 squares. There was a pressure sensor of 5 cm^2 (Interlink FSR402 short) under the centre of each square, materialized by a red circle/target on the mat (Fig. 1). The footstep sequence was composed of

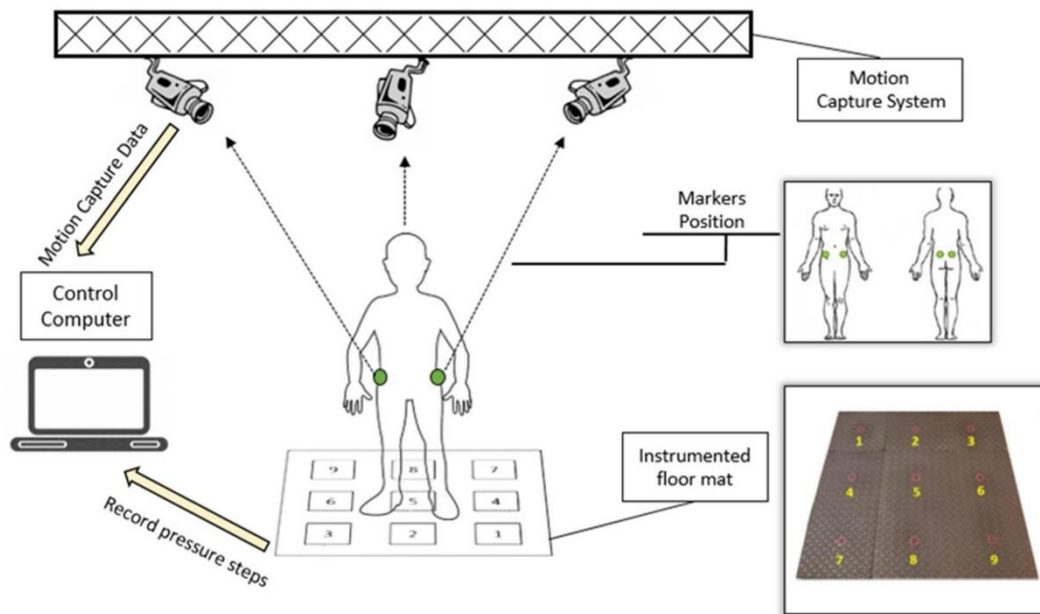


Fig.1. The sequential footstep task and experimental setup. The participants were positioned upright on the instrumented mat which was composed by nine 33 cm² squares with pressure sensor of 5 cm² under the centre of each square, materialized by a red circle/target on the mat. The participants performed an eight-stepping sequence using alternatively the right and left foot to press targets in the following order: 3-1-9-8-4-7-6-5. The numbers in yellow were not visible to the participants. Four reflective markers were placed on the anterior and posterior superior iliac spines to track the trajectory of the pelvis (centre of pelvis, CoP) during the task. The marker position data were recorded by a 10-camera optoelectronic system (Qualysis, Sweden).

eight steps on eight different targets. At beginning of each block, participants were positioned upright with the feet on the central square (target 5; see Fig. 1 for target locations). They started the sequence of footsteps with the right foot on the target 3, and pursued the movement alternating with the left foot to perform the following sequence i.e. 3-1-

9-8-4-7-6-5. They had to repeat the sequence continuously for several blocks of 30 s. During each block, the pressure of each step on the red target was recorded (PowerLab, ADInstrument, Australia), and the trajectory of the pelvis was tracked using a three-dimensional motion capture system (MiquisX Qaulisys, Sweden). Four reflective markers

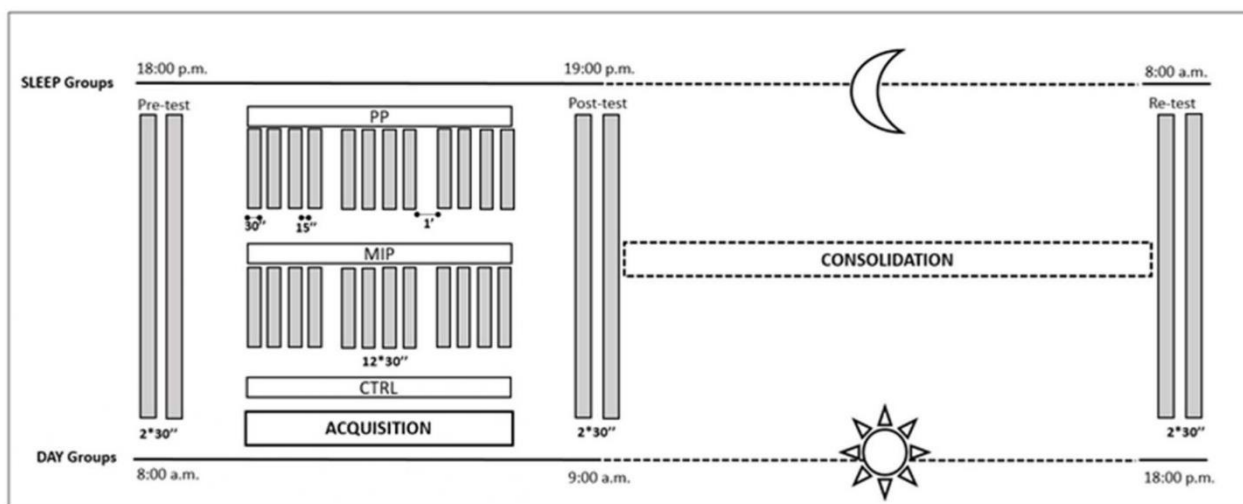


Fig. 2. Task and training. Participants were divided into six groups according to the type of learning methods (PP, MIP or no training CTRL) and consolidation (Sleep or Day). PP_{sleep}, MIP_{sleep} and CTRL_{sleep} performed the task in the evening (session 1; 18:00) and performed the retention test the next morning (session 2; 8:00), after a night of sleep. PP_{day}, MIP_{day} and CTRL_{day} performed the task in the morning (session 1; 08:00) and the retention test in the evening (session 2; 18:00), after normal daytime activities. During the Pre-test, Post-test and the Retention test, participants had to physically repeat the sequence, as fast and accurately as possible, for two blocks of 30s (interspaced with 15s of rest). During the training (acquisition phase), participants repeated the sequence physically (PP groups) or mentally (MIP groups), as fast and accurately as possible, for 12 blocks of 30 s interspaced with 15 s of rest. After the 4th, 9th and 12th block, they had a 1-min break during which they were asked to report their level of fatigue and the vividness of the imagined movements by using the KVIQ scale (MIP groups only). The CTRL groups read a magazine during a period of time equivalent to that spent by the other groups in physical and mental training (i.e., 11 min).

were placed on the anterior and posterior superior iliac spines, as illustrated in Fig. 1. Their displacement was recorded using a 10-camera optoelectronic system (Qualysis, Sweden). The experimenter indicated the start and end of each block with 'TOP' and 'STOP' verbal signals. A digital timer was used to control the duration of the 30 s block (100 Hz, XL-013 anytime®), and the different measures were synchronised by pressing a trigger linking the two types of acquisition software.

2.3. Experimental procedure

The participants were pseudo-randomly assigned (stratifying by gender) into six groups according to the type of learning method (PP, MIP or no training CTRL) and consolidation (Sleep or Day, Fig. 2). The sleep groups (PP_{sleep}, MIP_{sleep} and CTRL_{sleep}) practised the task in the evening (session 1; 18:00) and performed the retention test the next morning (session 2; 8:00), after a night of sleep. The day groups (PP_{day}, MIP_{day} and CTRL_{day}) practised the task in the morning (session 1; 08:00) and performed the retention test in the evening (session 2; 18:00), after normal daytime activities.

2.3.1. Session 1

Warm-up and familiarization. The warm-up consisted of moving randomly on the squares of the mat, continuously, in order to stimulate cognitive and motor awakening and familiarized the participants with the environment and device. After 2 min, the experimenter asked the participants if they were ready to start the experiment.

Encoding. When participants were ready, the experimenter demonstrated the sequence to be learned. The participants had to perform three consecutive sequences without any error to certify its encoding and to proceed with the pretest.

Pretest. All participants practised the sequence physically, as fast and accurately as possible, for two blocks of 30 s interspaced with 15 s of rest.

Training. Participants in the PP groups repeated the sequence physically, as fast and accurately as possible, for 12 blocks of 30 s interspaced with 15 s of rest. After the 4th, 9th and 12th block, they had a 1-min break to avoid fatigue. During these breaks, participants were asked to report their level of general fatigue on a scale ranging from 0 (no fatigue) to 5 (extreme fatigue). The dose of practice and rest was chosen to reach an asymptotic level of performance in the last three blocks of training, as in Freitas et al. (2020). Participants from the MIP groups repeated the sequence mentally, as fast and accurately as possible, for 12 blocks of 30 s interspaced with 15 s of rest. They were asked to imagine the movements from a first-person perspective using both internal visual and kinesthetic MI modalities (for details see MIP guideline in Supplementary Information). After the 4th, 9th and 12th block, they also had a 1-min break during which they were asked to report the vividness of the imagined movements by using the KVIQ scale, as well as their level of fatigue using the same scale as for the PP groups. The CTRL groups read a magazine during a period of time equivalent to that spent by the other groups in physical and mental training (i.e., 11 min).

Posttest. After a 1-min break at the end of the training, participants repeated the sequence, physically as fast and accurately as possible, for two blocks of 30 s interspaced with 15 s of rest.

2.3.2. Session 2

After daytime or night-time consolidation, all participants warmed up for 2 min (i.e. continuous movements on the mat) and then performed the retention test, which consisted in physically performing the same sequence, as fast and accurately as possible, for two blocks of 30 s interspaced with 15 s of rest.

2.4. Complementary measures

Alertness. At the beginning of each session, the participants

evaluated their level of awareness and vigilance by rating themselves from 1 (awake) to 8 (sleepy) on the Stanford Sleepiness Scale (Maclean et al., 1992). We further computed the awakening period between time bed out (self-reported, as no actigraphic data were recorded for the day groups) and the start time of the experimental session.

Sleep. In sessions 1 (all groups) and 2 (sleep groups only), the participants reported their hours of sleep and rated the quality of their sleep from 1 (very bad) to 5 (very good). Furthermore, the amount of sleep obtained by participants in the night groups was controlled with wrist actigraphy (wGT3X-BT, Pensacola, USA). The sleep parameters were extracted and processed with Actilife 6 software (ActiGraph, Pensacola, FL, US).

2.5. Data analysis

Goal- and Movement-based performance. To assess goal-based performance, we averaged the number of correct steps over the two blocks of each test (i.e., Pre-test, Post-test and Retention test). To assess movement-based performance, the barycentre of the four pelvis-markers (centre of pelvis, CoP) trajectories was computed and assimilated to the body centre of mass (Gard et al., 2004; Mapelli et al., 2014). Then, the distance travelled by the CoP was calculated by correct sequence and averaged over the two blocks of each test (i.e. Pre-test, Post-test and Retention test).

Motor imagery during training. To assess motor imagery vividness during MIP of the SFST, we calculated the average visual and kinesthetic scores from the three self-reported vividness scores.

2.6. Statistical analysis

For each variable, the normality of the data was verified by the Shapiro-Wilk test. If the data were normally distributed, parametric tests were performed; otherwise, non-parametric tests were used. The statistical significance threshold was set at $P = 0.05$ and eta squared (η^2) effect sizes were reported for significant results. Post-hoc tests with Bonferroni correction for multiple comparisons were performed when appropriate. Statistical analysis was performed with the STATISTICA software (version 7.1, StatSoft Inc., Tulsa, OK, USA).

Goal- and Movement-based Performance. The mean numbers of correct steps and the displacement of the CoP were analysed using repeated-measures ANOVAs with *GROUP* (PP_{day}, MIP_{day}, CTRL_{day}, PP_{sleep}, MIP_{sleep} and CTRL_{sleep}) as the between-subjects factor and *TEST* (Pre-test, Post-test, Retention test) as the within-subjects factor. We performed a one-tailed analysis on test effect and test*group interaction for these variables.

Physical Training. To verify the achievement of the performance asymptote, we analysed the evolution of the number of physical steps during the 12 training blocks by comparing the last five blocks of the training. A repeated-measures ANOVA with *GROUP* (PP_{day} and PP_{sleep}) as the between-subjects factor and *BLOCK* (block 8, 9, 10, 11 and 12) as the within-subjects factor on the number of steps was performed on these numbers.

Motor imagery during training. To compare the vividness scores for the SFST, we performed an ANOVA with *GROUP* (MIP_{day} and MIP_{sleep}) as the between-subjects factor and *MODALITY* (visual and kinesthetic) as the within-subjects factor.

Fatigue. The level of fatigue was compared between groups, for each time of measure, with Kruskal-Wallis tests. Also, it was compared between measurement times, for each group, with Friedman ANOVAs. Subsequent Wilcoxon tests were performed for paired comparisons.

Alertness and Sleep. The Stanford Sleepiness Scale scores were compared between groups, for each session, with Kruskal-Wallis tests. Self-reported sleep times and times between bed out and tests were analysed with one-way ANOVAs with *GROUP* (PP_{day}, MIP_{day}, CTRL_{day}, PP_{sleep}, MIP_{sleep} and CTRL_{sleep}) as the between-subjects factor. Actigraphy and self-reported quality of night data from the sleep groups were

analysed with Kruskal-Wallis tests.

2.7. Sample size and SFST reliability

We ensured adequate statistical power in the present design with *a priori* sample size calculation, using G*Power (G*Power 3.1.7, Faul, Erdfelder, Buchner, & Lang, 2009). Based on the medium effect size ($d = 1.60$) of the group \times test interaction found in our previous study (Freitas et al., 2020) for goal-based data (i.e., number of correct steps), a cohort of 72 individuals would have been required for the present study, with statistical power set at 80% and significance at 5%. By considering a risk of subject/data loss of around 5%, we increased this number to 76, thus leading to 12 participants by group. This sample size was similar to that from prior studies using comparable gross motor paradigms. For instance, using riding an inverse steering bicycle paradigm or juggling task, Hoedlmoser et al. (2015) and Morita, Ogawa, and Uchida (2016) recruited 12 and 9 participants per group respectively.

The reliability of the results was tested using a Pearson correlation, which showed that performance in the SFST (i.e., number of correct steps) was highly correlated with previous acquired data from Freitas et al. (2020). This strong correlation ($r: 0.95 [0.71-0.99]$) suggests that the reliability of the SFST is excellent.

3. Results

3.1. Goal-based performance

The repeated-measures ANOVA on the numbers of correct steps revealed a *GROUP*TEST* interaction ($F_{(10, 140)} = 10.08$; $p < 0.001$; $\eta^2 = 0.42$). At Pre-test, they were not significantly different between groups. The number of correct steps significantly increased from Pre-test to Post-test in CTRL_{day} ($p < 0.01$), MIP_{day} ($p = 0.05$), MIP_{sleep} ($p < 0.001$), PP_{day} ($p < 0.001$) and PP_{sleep} ($p < 0.001$) but not in CTRL_{sleep} ($p = 0.32$). At Post-test, they were significantly greater in both PP groups than in all other groups ($p < 0.001$), with no significant difference between them ($p > 0.05$ for all comparison). The mean numbers of correct steps significantly increased from Post-test to Retention test in MIP_{sleep} ($p < 0.01$), while they remained stable for all other groups ($p = 1.00$). At

Retention test, PP_{sleep} performed significantly better than MIP_{sleep} ($p < 0.05$), MIP_{day}, CTRL_{sleep} ($p < 0.001$) and CTRL_{day} ($p < 0.01$), and PP_{day} performed significantly better than MIP_{day} ($p < 0.01$), CTRL_{sleep} ($p = 0.01$) and CTRL_{day} ($p < 0.05$). No other significant differences were observed (see Fig. 3 and Supplementary Table 3 as well as Supplementary Table 4 for a complementary accuracy index).

The analysis of the number of correct steps during physical training showed a *BLOCK* effect ($F_{(4,96)} = 4.95$; $p < 0.01$; $\eta^2 = 0.17$), no *GROUP* effect ($F_{(2, 24)} = 0.39$; $p = 0.54$) and no *GROUP*BLOCK* interaction ($F_{(4,96)} = 1.67$; $p = 0.16$). For both PP groups, the asymptotic performance was reached at block 9, with no significant difference between each block from 9 to 12 (72.6 ± 17.3 ; 73 ± 14.6 ; 74.7 ± 14.7 ; 75.1 ± 15.6 respectively, with $p > 0.05$ for all comparisons).

3.2. Movement-based performance

The repeated-measures ANOVA on the mean distance travelled by the CoP revealed a *GROUP*TEST* interaction ($F_{(10, 116)} = 4.51$; $p < 0.001$; $\eta^2 = 0.28$). At Pre-test, the distance travelled by the CoP did not significantly differ between the groups. The mean distance travelled by the CoP significantly decreased from Pre-test to Post-test in MIP_{day} ($p < 0.001$), MIP_{sleep} ($p < 0.001$), PP_{day} ($p < 0.001$) and PP_{sleep} ($p < 0.001$) but not in CTRL_{day} ($p = 0.48$) or CTRL_{sleep} ($p = 0.50$). At Post-test, the PP groups performed significantly better than all other groups ($p < 0.05$ for all comparisons). The mean distance travelled by the CoP between Post-test and Retention test significantly decreased only for MIP_{sleep} ($p = 0.03$) and remained stable for all other groups ($p = 1.00$). At Retention test, PP_{sleep} performed significantly better than MIP_{sleep} ($p < 0.05$), MIP_{day} ($p < 0.01$), CTRL_{sleep} ($p < 0.001$) and CTRL_{day} ($p < 0.05$), and PP_{day} performed significantly better than MIP_{day} ($p < 0.01$) and CTRL_{sleep} ($p < 0.001$). No other significant differences were observed (see Fig. 4 and Supplementary Table 5).

3.3. Motor imagery during training

The analysis of the mean vividness scores for the SFST revealed a *GROUP* effect ($F_{(1, 48)} = 5.63$; $p = 0.02$; $\eta^2 = 0.10$) and a *MODALITY* effect ($F_{(1, 48)} = 24.44$; $p < 0.001$; $\eta^2 = 0.33$). The MIP_{day} group had

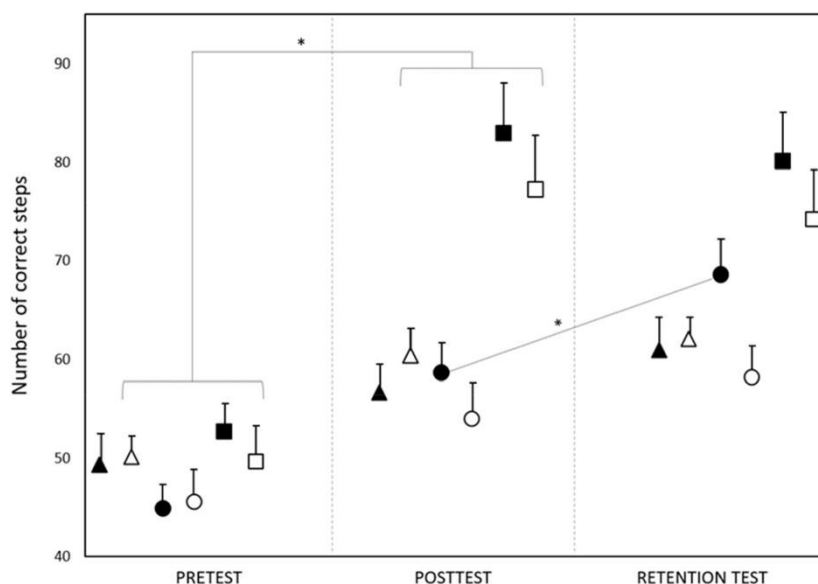


Fig. 3. Goal-Based performance. Mean numbers of correct steps for all groups and tests. Data are mean \pm standard error. \blacktriangle CTRL_{sleep/day} \bullet MIP_{sleep/day} \blacksquare PP_{sleep/day}. Excepted the CTRL_{sleep}, all groups significantly increased their number of correct steps during the acquisition phase (Pre-test to Post-test). During the consolidation phase (Post-test to Retention), only the MIP_{sleep} group significantly increased the number of correct steps. See supplementary Table 3 for complete data and statistics.

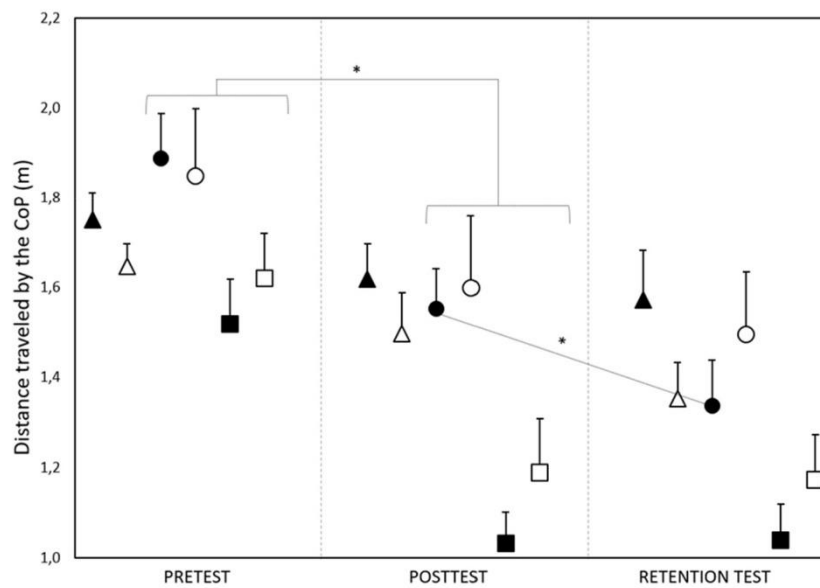


Fig. 4. Movement-Based performance. Mean distance travelled by the CoP for all groups and tests. Data are mean \pm standard error. \triangle CTRL_{sleep/day} \circ MIP_{sleep/day} \square PP_{sleep/day}. During the consolidation phase (Post-test to Retention), only the MIP_{sleep} group significantly decreased the distance travelled by the CoP. See [supplementary Table 5](#) for complete data and statistics.

significantly greater mean vividness scores than the MIP_{sleep} group, and the visual scores were significantly higher than the kinesthetic scores (MIP_{day} visual: 3.56 ± 0.84 ; MIP_{day} kinesthetic: 2.76 ± 0.86 ; MIP_{sleep} visual: 3.31 ± 0.63 ; MIP_{sleep} kinesthetic: 1.99 ± 0.75).

3.4. Fatigue

The analysis of the level of fatigue revealed no GROUP effect for Time 1 ($H_{(3,51)} = 6.72$; $p = 0.08$), Time 2 ($H_{(3,51)} = 4.74$; $p = 0.19$) and Time 3 ($H_{(3,51)} = 2.74$; $p = 0.43$), showing that the training groups had similar levels of fatigue. Furthermore, there was a TIME effect for the PP_{sleep} ($\chi^2_{(2,13)} = 6.46$; $p = 0.04$), PP_{day} ($\chi^2_{(2,13)} = 6.25$; $p = 0.04$) and MIP_{day} groups ($\chi^2_{(2,13)} = 6.30$; $p = 0.04$; see [supplementary Table 6](#)), but not for the MIP_{sleep} group ($\chi^2_{(2,13)} = 4.53$; $p = 0.10$). The level of fatigue significantly increased between Time 1 and Time 3 for PP_{sleep} ($p < 0.05$) and MIP_{day} groups ($p < 0.05$), and between Time 2 and Time 3 for the PP_{day} group ($p < 0.05$) and stayed stable between all times for the MIP_{sleep} group. Note that, in average, the levels of fatigue remained very low for all groups and measurement times, suggesting that the task was not too tiring for the participants.

3.5. Alertness and sleep

The analysis of the Stanford Sleepiness Scale ratings did not reveal a GROUP effect, showing that all groups were in the same state of alertness during the two experimental sessions. The analysis of the subjective sleep data showed a GROUP effect ($F_{(5, 70)} = 5.87$; $p < 0.001$; $\eta^2 = 0.29$). The CTRL_{sleep} group reported sleeping significantly longer than the CTRL_{day}, MIP_{day}, PP_{day} and PP_{sleep} groups before the first session. Nevertheless, all groups reported a similar quality of night before the first session ($F_{(5, 70)} = 0.88$; $p = 0.50$). The analysis of the time between bed out and tests did not show a GROUP effect ($F_{(4, 46)} = 1.05$; $p = 0.39$). Finally, actigraphy data were not significantly different between the sleep groups (see [Supplementary Table 7](#)).

4. Discussion

We designed the present study to investigate the sleep-related effects

of MIP and PP on memory consolidation of a newly learned sequence of gross movements. To address this issue, we used an SFST, enabling us to disentangle the respective contributions of the goal-based (number of steps) and movement-based (CoP displacement) components of motor learning. In line with our previous study (Freitas, et al., 2020), we found that both types of practice improved performance in the two motor components of the SFST during the acquisition session. The main findings revealed sleep-dependent gains in performance during consolidation after MIP, while no further changes in performance were found during consolidation that followed PP. Furthermore, data revealed that both the number of sequential steps and kinematic performance changed conjointly during consolidation, regardless of the type of practice.

Our finding that both MIP and PP elicited gains in the number of sequential steps performed and reduced the CoP displacement during acquisition – with, however, an advantage for PP – are consistent with results in the literature showing the efficacy of the mental rehearsal of actions (Di Rienzo, et al., 2016). Importantly, our groups without training on the task showed either no performance enhancement at Post-test (CTRL_{sleep}) or else enhancement only of the number of steps performed (CTRL_{day}). The most likely explanation supporting the advantage in performance gain in the PP groups lies in the fact that MIP is characterised by a lack of the somatosensory afferent inputs that are available during PP. Briefly, the execution of a movement depends on sensory information as feedback to refine the accuracy of the movement: actual and predicted movement consequences can be compared, which, in turn, improves motor prediction (Hardwick, Caspers, Eickhoff, & Swinnen, 2018). This feedback is missing during MIP, which can only rely on internal forward models that mimic the causal flow of the physical process by predicting the future sensorimotor state that the movement is likely to generate (Gentili, Han, Schweighofer, & Papaxanthis, 2010; Kilteni, Andersson, Houborg, & Ehrsson, 2018). Such prediction remains less accurate than in PP, which explains the superiority of PP in motor skill acquisition (Mulder, Zijlstra, Zijlstra, & Hochstenbach, 2004; Ruffino, et al., 2021). Interestingly, recent investigations have reported the existence of micro-online and -offline performance improvements during the acquisition of new motor skills, the former related to immediate gains during the practice blocks, the latter corresponding to rapid gains between practice blocks (i.e., during

a short rest, Buch, Claudino, Quentin, Bönstrup, & Cohen, 2021). The authors found that performance improvement during the acquisition session largely accounted for micro-offline gains in which binding mechanisms may operate (through hippocampal and neocortical replay) in associating abstract knowledge regarding the action structure of the skill sequence (goal-based) and the kinematics of the elementary movements (movement-based) (Bönstrup, et al., 2019; Jacobacci, et al., 2020). Therefore, it is possible that the lack of sensory feedback during MIP may not only limit the potential of motor improvement online but also hamper the binding process during offline rest blocks. In the same vein, Liu, Dolan, Kurth-Nelson, and Behrens (2019) reported that micro-offline processes during acquisition promote the reorganisation of the learned sequence and suggested that semantic knowledge about the task requirements might be sufficient to elicit replay of keypress sequences of the practice (Liu, et al., 2019). This finding provides further support to explain why our CTRL_{day} group improved only the number of correct sequential steps but not the kinematics of the movements without training between the Pre-test and Post-test. However, some caution should be exercised in interpreting our data, given recent reports on micro-gains in performance during skill acquisition that have been collected using PP of SFTT, which preclude general conclusions on the effect of MIP and PP during gross MSL.

In keeping with the study by Freitas et al. (2020), similar stabilisation of performance was seen in the PP groups regardless of the nature of consolidation. Replicating this stabilisation effect of consolidation after PP supports the view that traditional sleep-related improvement in explicit fine SFTT does not necessarily generalise to explicit gross MSL. Indeed, the scarce studies conducted in the field of gross motor consolidation have reported mixed results, showing that the first night of sleep improved sequential whole-body performance but stabilised gross adaptation skills (Bothe, et al., 2020; Genzel, et al., 2012; Malangré & Blischke, 2016). Interestingly, two studies have reported that an additional retention test implemented after a second period of consolidation (8 h after the first retention test) showed supplementary positive changes in gross motor performance (Bothe, et al., 2020; Malangré, Leinen, & Blischke, 2014). Therefore, it seems reasonable to suggest that performance gains in gross motor sequential tasks practised physically might not depend on the following night of sleep but rather may require a brief reactivation of the memory (i.e., motor skill activation at a later time point; Genzel, et al., 2020) followed by an up-dated consolidation process. This speculation is reinforced by investigations that have used follow-up sessions after the initial acquisition of motor skills, which rather re-activated the memory trace, leading to the refinement and reshaping of the learned movement skills (Herszage, Sharon, & Censor, 2021; Walker, Brakefield, Hobson, & Stickgold, 2003; Wymbs, Bastian, & Celnik, 2016).

The main finding of this study is the sleep-dependent enhancement of performance following MIP; the simple passage of time was not sufficient to provide additional benefits. This finding is in accordance with recent studies reporting sleep-dependent consolidation of the cognitive strategies rather than the motor sequences required to execute them (Conte, Cerasuolo, Giganti, & Ficca, 2020; van den Berg, et al., 2019). For instance, van den Berg et al. (2019) used a modified version of the Tower of Hanoi, enabling researchers to distinguish intertwined dimensions of procedural memory, notably the explicit cognitive strategy used to solve the problem and the implicit simple movements required to achieve the task. Results showed peculiar benefits in the cognitive strategy dimension following a night of sleep but not after an equivalent waking period, while no changes in performance following a period of consolidation were observed for the series of movements executed to apply the strategy. These results are in accordance with previous studies reporting sleep-dependent consolidation after procedural tasks that require a high level of cognitive functioning or a new (but complex) cognitive strategy for achieving one's goal (Conte, et al., 2020; Fogel, Ray, Binnie, & Owen, 2015; Kuriyama, Mishima, Suzuki, Aritake, & Uchiyama, 2008; Smith, Nixon, & Nader, 2004). Mental rehearsal of

movements drives multiple cognitive processes in which conscious elaboration (e.g., selection and assembly of action elements stored in the working memory) and motor (simulation toward a goal and inhibition) processes are implicated, and which therefore involve executive resources to a much greater extent than PP (Glover, Bibby, & Tuomi, 2020; O'Shea & Moran, 2017). We may suggest here that, compared to PP, MIP of the SFST might have generated costly and challenging high-order cognitive processes, which may preferentially benefit from sleep consolidation.

Importantly, our findings do not reveal any dissociation in goal- and movement-based components, which either improved (MIP_{sleep}) or stabilised (PP and MIP_{day} groups) conjointly after consolidation. Using an arm-pointing task emphasising movement-based components rather than goal-based ones, Ruffino et al. (2021) have also reported different effects of consolidation following MIP and PP, with daytime enhancement for the former and stabilisation for the latter, without sleep-related effects being observed following either modality of practice. Here, our footstep paradigm required both goal-based (sequential movements and targets to be reached with the lower-limbs) and movement-based (displacement of the CoP) components, and similar changes in the two components occurred regardless of the nature of consolidation (sleep vs daytime) or the practice modality (MIP vs PP). Therefore, and contrary to experimental manipulations of the SFTT that 'isolate' motor components (Albouy, et al., 2013; Albouy, et al., 2015; Cohen, et al., 2005), we may hypothesise that both goal- and movement-based representations of sequential gross motor tasks might be necessarily involved together, without being distinguished, at least behaviourally. This latter assumption is supported by reports showing that positive changes in postural control (movement-based component) by repetitive motor training led to goal-based performance improvements in a whole-body reaching task (Saito, et al., 2014).

Limitations of this study should be considered when interpreting the present results. First, sleep assessments were captured by means of actigraphy and subjective outputs in the sleep groups, while only the latter was assessed in the day groups (i.e., before the acquisition session). Most studies reported that actigraphy is a valid and reliable measure as compared to polysomnography in healthy sleepers, notably in measuring the total sleep time and sleep efficiency with high sensitivity (> 90%), but yields consistently lower sleep latency compared to polysomnography (Kaplan, Talbot, Gruber, & Harvey, 2012; Lehrer, et al., 2022). It has been observed that actigraphy outputs become less robust when sleep is more disturbed (e.g., insomnia, Matthews, et al., 2018) which is unlikely in our sample of subjects who reported PSQI scores below the cutoff for poor sleep quality (< 7, Pilz, Keller, Lenssen, & Roenneberg, 2018). Here, and besides the typical short sleep latency assessment using actigraphy, sleep efficiency and total sleep time were relatively lower than the normative values in healthy young population reported in the meta-analysis by Boulos et al. (2019) (86.56 % and 389.2 min here vs 89 % vs 410.6 min in Boulos et al.), though our data remained within the envelope of sleep normality. In line with recent findings from the sleep assessment literature, our subjective sleep-reports yielded higher estimates of total sleep time compared to actigraphy outputs (Lehrer, et al., 2022). Taking together, we believe that the quantitative actigraphy outputs in adjunction to subjective assessments of sleep (e.g., time in bed) and self-report to address the qualitative dimensions of sleep (e.g., subjective sleep quality), provided a reliable control of effective sleep in our samples of subjects (supplementary Table 7). Nonetheless, sleep-diary combined with actigraphy assessment with sleep log at least five nights before the experiment should have been performed to discriminate potential recent sleep-deprived subjects (Aili, Åström-Paulsson, Stoetzer, Svartengren, & Hillert, 2017). In the same vein, quantitative assessment of alertness using a psychomotor vigilance task to measure sustained attention rather than subjective evaluation only Stanford Sleepiness Scale would have better objective the state of vigilance of the participants right before motor skill practice. Future studies on sleep and cognitive or

motor performance should consider both subjective and quantitative measurements as the former alone might not match with performance on tasks requiring sustained attention and timely responses (Zhou, et al., 2012). Finally, sleep consolidation period (14 h including sleep) was longer than the daytime condition (10 h), hence it may not be totally excluded that extended period of consolidation promoted an extra opportunity to reinforce the memory trace regardless of sleep. Despite this, however, the Ctrl_{sleep} did not elicit performance improvement while been exposed to similar extended period of consolidation as the MIP_{sleep} group.

5. Conclusions

To conclude, the present results provide strong evidence that MIP and PP of a whole-body sequential motor task elicit different acquisition and consolidation processes. The most striking finding is that consolidation of a gross motor sequential task after MIP is sleep-dependent, although after PP it is not. Based on several studies demonstrating that MSL of finger tasks with MIP elicits sleep-dependent consolidation (Debarnot, Castellani, et al., 2011; Debarnot, Creveaux, Collet, Doyon, & Guillot, 2009; Debarnot, et al., 2010), we suggest that the cognitive dimension, rather than MSL components, is likely to drive the consolidation process during sleep. Practically, our findings suggest that MIP of sequential gross motor movements, such as fine motor movements, seems to be more valuable with a period of sleep following the practice to yield the benefits of offline motor consolidation.

Author contribution

UD: Conceptualization, Data curation, Formal analysis, Methodology, Project administration, Resources, Supervision, Writing Original Draft, Review & editing, Validation; AM: Data curation, Formal analysis, Investigation, Methodology, Original Draft, Review & editing; GD: Conceptualization, Investigation, Methodology; EF: Conceptualization, Investigation, Methodology; YB: Conceptualization, Data curation, Methodology, Supervision, Review & editing, Validation; AS: Conceptualization, Data curation, Methodology, Project administration, Supervision, Review & editing, Validation.

Funding

This research did not receive any specific grant from funding agencies in the public, commercial, or not-for-profit sectors.

Declaration of competing interest

None.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.psychsport.2022.102216>.

References

- Aili, K., Åström-Paulsson, S., Stoetzer, U., Svartengren, M., & Hillert, L. (2017). Reliability of actigraphy and subjective sleep measurements in adults: The design of sleep assessments. *J Clin Sleep Med*, *13*, 39–47.
- Albouy, G., Fogel, S., King, B. R., Laventure, S., Benali, H., Karni, A., Carrier, J., Robertson, E. M., & Doyon, J. (2015). Maintaining vs. enhancing motor sequence memories: Respective roles of striatal and hippocampal systems. *Neuroimage*, *108*, 423–434.
- 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*, Article e52805.
- van den Berg, N. H., Al-Kuwatli, J., Paulin, J., Ray, L. B., Owen, A. M., & Fogel, S. M. (2019). Sleep preferentially enhances memory for a cognitive strategy but not the implicit motor skills used to acquire it. *Neurobiol Learn Mem*, *161*, 135–142.
- Bönstrup, M., Iturrate, I., Thompson, R., Cruciani, G., Censor, N., & Cohen, L. G. (2019). A rapid form of offline consolidation in skill learning. *Curr Biol*, *29*, 1346–1351. e1344.
- Bothe, K., Hirschauer, F., Wiesinger, H. P., Edfelder, J. M., Gruber, G., Hoedlmoser, K., & Birkbauer, J. (2020). Gross motor adaptation benefits from sleep after training. *J Sleep Res*, *29*, Article e12961.
- Boulos, M. I., Jairam, T., Kendzerska, T., Im, J., Mekhael, A., & Murray, B. J. (2019). Normal polysomnography parameters in healthy adults: A systematic review and meta-analysis. *Lancet Respir Med*, *7*, 533–543.
- Boutin, A., Pinsard, B., Bore, 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.
- Buch, E. R., Claudino, L., Quentin, R., Bönstrup, M., & Cohen, L. G. (2021). Consolidation of human skill linked to waking hippocampo-neocortical replay. *Cell Rep*, *35*, Article 109193.
- Byssse, D. J., Reynolds, C. F., 3rd, Monk, T. H., Berman, S. R., & Kupfer, D. J. (1989). The Pittsburgh sleep quality Index: A new instrument for psychiatric practice and research. *Psychiatry Res*, *28*, 193–213.
- 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. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *102*, 18237–18241.
- Conte, F., Cerasuolo, M., Giganti, F., & Ficca, G. (2020). Sleep enhances strategic thinking at the expense of basic procedural skills consolidation. *J Sleep Res*, *29*, Article e13034.
- Debarnot, U., Castellani, E., & Guillot, A. (2012). Selective delayed gains following motor imagery of complex movements. *Arch Ital Biol*, *150*, 238–250.
- Debarnot, U., Castellani, E., Valenza, G., Sebastiani, L., & Guillot, A. (2011). Daytime naps improve motor imagery learning. *Cogn Affect Behav Neurosci*, *11*, 541–550.
- Debarnot, U., Creveaux, T., Collet, C., Doyon, J., & Guillot, A. (2009). Sleep contribution to motor memory consolidation: A motor imagery study. *Sleep*, *32*, 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 Cogn*, *69*, 398–405.
- Debarnot, U., Maley, L., Rossi, D. D., & Guillot, A. (2010). Motor interference does not impair the memory consolidation of imagined movements. *Brain Cogn*, *74*, 52–57.
- Debarnot, U., Valenza, G., Champely, S., Scilingo, E. P., De Rossi, D., & Guillot, A. (2011). Motor imagery effectiveness for mirror reversed movements. *Cogn Affect Behav Neurosci*, *11*, 22–31.
- 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. *Front Hum Neurosci*, *10*, 315.
- Elias, L. J., Bryden, M. P., & Bulman-Fleming, M. B. (1998). Footedness is a better predictor than is handedness of emotional lateralization. *Neuropsychologia*, *36*, 37–43.
- Faul, F., Erdfelder, E., Buchner, A., & Lang, A. G. (2009). Statistical power analyses using G*power 3.1: Tests for correlation and regression analyses. *Behav Res Methods*, *41*, 1149–1160.
- Fogel, S. M., Ray, L. B., Binnie, L., & Owen, A. M. (2015). How to become an expert: A new perspective on the role of sleep in the mastery of procedural skills. *Neurobiol Learn Mem*, *125*, 236–248.
- Freitas, E., Saimpont, A., Blache, Y., & Debarnot, U. (2020). Acquisition and consolidation of sequential footstep movements with physical and motor imagery practice. *Scand J Med Sci Sports*, *30*, 2477–2484.
- Gentili, R., Han, C. E., Schweighofer, N., & Papaxanthos, C. (2010). Motor learning without doing: Trial-by-trial improvement in motor performance during mental training. *J Neurophysiol*, *104*, 774–783.
- Genzel, L., Dragoi, G., Frank, L., Ganguly, K., de la Prida, L., Pfeiffer, B., & Robertson, E. (2020). A consensus statement: Defining terms for reactivation analysis. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, *375*, Article 20200001.
- Genzel, L., Quack, A., Jager, E., Konrad, B., Steiger, A., & Dresler, M. (2012). Complex motor sequence skills profit from sleep. *Neuropsychobiology*, *66*, 237–243.
- Glover, S., Bibby, E., & Tuomi, E. (2020). Executive functions in motor imagery: Support for the motor-cognitive model over the functional equivalence model. *Exp Brain Res*, *238*, 931–944.
- Grafton, S. T., Hazeltine, E., & Ivry, R. B. (1998). Abstract and effector-specific representations of motor sequences identified with PET. *J Neurosci*, *18*, 9420–9428.
- Hardwick, R. M., Caspers, S., Eickhoff, S. B., & Swinnen, S. P. (2018). Neural correlates of action: Comparing meta-analyses of imagery, observation, and execution. *Neurosci Biobehav Rev*, *94*, 31–44.
- Herszage, J., Sharon, H., & Censor, N. (2021). Reactivation-induced motor skill learning. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *118*.
- Hikosaka, O., Nakamura, K., Sakai, K., & Nishikawa, H. (2002). Central mechanisms of motor skill learning. *Curr Opin Neurobiol*, *12*, 217–222.
- Hinz, A., Glaesmer, H., Brähler, E., Löffler, M., Engel, C., Enzenbach, C., Hegerl, U., & Sander, C. (2017). Sleep quality in the general population: Psychometric properties of the Pittsburgh sleep quality Index, derived from a German community sample of 9284 people. *Sleep Med*, *30*, 57–63.
- 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. *J Sleep Res*, *24*, 100–109.
- Home, J. A., & Ostberg, O. (1976). A self-assessment questionnaire to determine morningness-eveningness in human circadian rhythms. *Int J Chronobiol*, *4*, 97–110.

- Jacobacci, F., Armony, J. L., Yeffal, A., Lerner, G., Amaro, E., Jr., Jovicich, J., Doyon, J., & Della Maggiore, V. (2020). Rapid hippocampal plasticity supports motor sequence learning. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *117*, 23898–23903.
- Jeannerod, M., & Decety, J. (1995). Mental motor imagery: A window into the representational stages of action. *Curr Opin Neurobiol*, *5*, 727–732.
- Kaplan, K. A., Talbot, L. S., Gruber, J., & Harvey, A. G. (2012). Evaluating sleep in bipolar disorder: Comparison between actigraphy, polysomnography, and sleep diary. *Bipolar Disord*, *14*, 870–879.
- Kessels, R. P., van Zandvoort, M. J., Postma, A., Kappelle, L. J., & de Haan, E. H. (2000). The Corsi block-tapping task: Standardization and normative data. *Appl Neuropsychol*, *7*, 252–258.
- Kilteni, K., Andersson, B. J., Houborg, C., & Ehrsson, H. H. (2018). Motor imagery involves predicting the sensory consequences of the imagined movement. *Nat Commun*, *9*, 1617.
- 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. *Neurosci Biobehav Rev*, *80*, 1–22.
- Kuriyama, K., Mishima, K., Suzuki, H., Aritake, S., & Uchiyama, M. (2008). Sleep accelerates the improvement in working memory performance. *J Neurosci*, *28*, 10145–10150.
- Lehrer, H. M., Yao, Z., Krafty, R. T., Evans, M. A., Buysse, D. J., Kravitz, H. M., Matthews, K. A., Gold, E. B., Harlow, S. D., Samuelsson, L. B., & Hall, M. H. (2022). Comparing polysomnography, actigraphy, and sleep diary in the home environment: The Study of Women's Health across the Nation (SWAN) Sleep Study. *Sleep Adv*, *3*, Article zpac001.
- Liu, Y., Dolan, R. J., Kurth-Nelson, Z., & Behrens, T. E. J. (2019). Human replay spontaneously reorganizes experience. *Cell*, *178*, 640–652. e614.
- Malangré, A., & Blichke, K. (2016). Sleep-related offline improvements in gross motor task performance occur under free recall requirements. *Front Hum Neurosci*, *10*, 134.
- Malangré, A., Leinen, P., & Blichke, K. (2014). Sleep-related offline learning in a complex arm movement sequence. *J Hum Kinet*, *40*, 7–20.
- Malouin, F., Richards, C. L., Jackson, P. L., Lafleur, M. F., Durand, A., & Doyon, J. (2007). The kinesthetic and visual imagery questionnaire (KVIQ) for assessing motor imagery in persons with physical disabilities: A reliability and construct validity study. *J Neurol Phys Ther*, *31*, 20–29.
- Matthews, K. A., Patel, S. R., Pantescio, E. J., Buysse, D. J., Kamarck, T. W., Lee, L., & Hall, M. H. (2018). Similarities and differences in estimates of sleep duration by polysomnography, actigraphy, diary, and self-reported habitual sleep in a community sample. *Sleep Health*, *4*, 96–103.
- Morita, Y., Ogawa, K., & Uchida, S. (2016). Napping after complex motor learning enhances juggling performance. *Sleep Sci*, *9*, 112–116.
- Mulder, T., Zijlstra, S., Zijlstra, W., & Hochstenbach, J. (2004). The role of motor imagery in learning a totally novel movement. *Exp Brain Res*, *154*, 211–217.
- O'Shea, H., & Moran, A. (2017). Does motor simulation theory explain the cognitive mechanisms underlying motor imagery? A critical review. *Front Hum Neurosci*, *11*, 72.
- Pace-Schott, E. F., & Spencer, R. M. (2013). Age-related changes in consolidation of perceptual and muscle-based learning of motor skills. *Front Aging Neurosci*, *5*, 83.
- Pilgrammi, S., de Haas, B., Helm, F., Zentgraf, K., Stark, R., Munzert, J., & Krüger, B. (2016). Motor imagery of hand actions: Decoding the content of motor imagery from brain activity in frontal and parietal motor areas. *Hum Brain Mapp*, *37*, 81–93.
- Pilz, L. K., Keller, L. K., Lenssen, D., & Roenneberg, T. (2018). Time to rethink sleep quality: PSQI scores reflect sleep quality on workdays. *Sleep*, *41*.
- Robertson, E. M. (2009). From creation to consolidation: A novel framework for memory processing. *PLoS Biol*, *7*, e19.
- Ruffino, C., Truong, C., Dupont, W., Bouguila, F., Michel, C., Lebon, F., & Papaxanthis, C. (2021). Acquisition and consolidation processes following motor imagery practice. *Sci Rep*, *11*, 2295.
- Saito, H., Yamanaka, M., Kasahara, S., & Fukushima, J. (2014). Relationship between improvements in motor performance and changes in anticipatory postural adjustments during whole-body reaching training. *Hum Mov Sci*, *37*, 69–86.
- Schmid, D., Erlacher, D., Klostermann, A., Kredel, R., & Hossner, E. J. (2020). Sleep-dependent motor memory consolidation in healthy adults: A meta-analysis. *Neurosci Biobehav Rev*, *118*, 270–281.
- Smith, C. T., Nixon, M. R., & Nader, R. S. (2004). Posttraining increases in REM sleep intensity implicate REM sleep in memory processing and provide a biological marker of learning potential. *Learn Mem*, *11*, 714–719.
- Walker, M. P., Brakefield, T., Hobson, J. A., & Stickgold, R. (2003). Dissociable stages of human memory consolidation and reconsolidation. *Nature*, *425*, 616–620.
- Willingham, D. B. (1999). Implicit motor sequence learning is not purely perceptual. *Mem Cognit*, *27*, 561–572.
- Wynns, N. F., Bastian, A. J., & Celnik, P. A. (2016). Motor skills are strengthened through reconsolidation. *Curr Biol*, *26*, 338–343.
- Zabicki, A., de Haas, B., Zentgraf, K., Stark, R., Munzert, J., & KrC. (2017). Imagined and executed actions in the human motor system: Testing neural similarity between execution and imagery of actions with a multivariate approach. *Cereb Cortex*, *27*, 4523–4536.
- Zhou, X., Ferguson, S. A., Matthews, R. W., Sargent, C., Darwent, D., Kennaway, D. J., & Roach, G. D. (2012). Mismatch between subjective alertness and objective performance under sleep restriction is greatest during the biological night. *J Sleep Res*, *21*, 40–49.

CONCLUSION.

L'ÉTUDE CONSOFEET avait pour objectif d'examiner l'effet de la PIM et de la PP sur les processus d'acquisition et de consolidation d'une tâche séquentielle de l'ensemble du corps. Pour évaluer l'acquisition de cette tâche, des participants jeunes ont été testés avant et après une session de PP, de PIM, ou sans entraînement (groupe contrôle - CTRL). Ils ont à nouveau été testés, soit après une nuit de sommeil (groupes *PPsommeil*, *PIMsommeil* et *CTRLsommeil*), soit après une période d'éveil d'environ 10 heures (groupes *PPéveil*, *PIMéveil* et *CTRLéveil*), afin d'évaluer la consolidation. Nous avons évalué le nombre d'appuis corrects et le déplacement du CoP, qui correspondent aux représentations de l'apprentissage basées sur les objectifs et les mouvements. Les résultats pertinents pour le développement ultérieur de ce travail montrent que les groupes de PIM et de PP ont présenté des gains de performances avec une augmentation du nombre d'appuis et une diminution du déplacement du CoP, pendant la phase d'acquisition. Par la suite, les performances se sont stabilisées après une période d'éveil, reflétant la consolidation. Conformément aux études antérieures utilisant la SFTT ainsi que l'étude de Freitas et al. (2020) portant sur la même tâche, il est important de noter que l'ampleur de l'amélioration dans les groupes PIM est restée inférieure par rapport aux groupes PP. De plus, il convient de souligner que tout comme les groupes PIM, une partie des groupes CTRL (*CTRLéveil*) a également progressé, mais uniquement en ce qui concerne le nombre d'appuis corrects. Pour les groupes de pratique, les deux représentations basées sur l'objectif du mouvement (nombre de pas corrects) et sur le mouvement (déplacement du CoP) ont évolué de manière conjointe. Cela diffère des observations faites lors de l'apprentissage d'une SFTT, lors de laquelle ces représentations évoluent généralement de manière distincte (Albouy et al., 2013 ; Albouy et al., 2015 ; Cohen et al., 2005). L'hypothèse avancée ici est que l'évolution conjointe de ces deux représentations est nécessaire à l'apprentissage efficace d'une tâche séquentielle impliquant les pieds (Saito et al., 2014; Johannsen et al., 2022).

POINTS CLÉS et PERSPECTIVES

- **Validation de l'utilisation de cette tâche en IM.** Une seule session de PIM et de PP de la tâche bipodale a entraîné des **gains en ligne** et une **stabilisation hors ligne**, avec une progression simultanée des représentations basée sur les objectifs et les mouvements.
- **Limite.** Parfois, le groupe CTRL montre des progrès et n'est pas statistiquement différent du groupe PIM.
- **Perspective.** Étant donné les problèmes d'équilibre chez les personnes âgées, il serait intéressant d'étudier les déplacements de CoP lors de cette tâche, qu'elle soit apprise physiquement ou mentalement.

Etude 3 STIM.

AVANT-PROPOS.

Une session unique tout comme plusieurs sessions de PIM ont montré un effet bénéfique sur l'APseq explicite chez des individus jeunes et des âgées, cependant on observe fréquemment que la PIM est moins efficace que la PP (Debarnot et al. 2009, 2015 ; Boraxbekk et al. 2016 ; Bonassi et al., 2020). Parallèlement, il a été montré qu'une ou plusieurs sessions d'une STCC anodale sur M1 en même temps que la PP ont une influence positive sur l'APseq chez les sujets jeunes et les âgés (Hummel et al., 2010; Zimerman & Hummel, 2010; Dumel et al., 2016). Indépendamment, ces deux méthodes ont déjà montré leur efficacité pour améliorer l'APseq chez des personnes jeunes et âgées. Il est avantageux de les coupler lors de l'APseq explicite d'une SFTT avec une seule session d'entraînement, chez des sujets jeunes (Saimpont et al., 2016). De plus, l'application de trois séances consécutives de STCC anodale, quelle que soit la méthode d'entraînement utilisée (PIM ou PP), a entraîné une amélioration plus importante de l'APseq implicite par rapport à une seule séance de stimulation, chez des sujets jeunes également (Debarnot et al., 2019). Malgré ces résultats prometteurs mettant en avant les avantages d'une telle combinaison, cette approche reste novatrice et n'a pas encore été testée dans beaucoup de contextes. En effet, nous ne savons pas encore si la combinaison de la PIM et de la STCC anodale pourrait être favorable lors de l'APseq explicite d'une SFTT impliquant plusieurs sessions d'entraînement. De plus, un tel protocole de multisession de PIM + STCC anodale n'a jamais été évalué dans une population âgée.

L'étude 3 avait pour objectif de tester **l'influence de plusieurs sessions de PIM combinées à la STCC anodale de M1 sur l'APseq d'une SFTT chez des personnes jeunes et âgées.**

Les manuscrits ont été soumis dans *Journal of Sports Sciences* (chez les jeunes) et publié dans *Frontiers in Aging Neurosciences* (chez les âgés). Étant donné que le même protocole expérimental a été utilisé chez les deux populations, nous ne présentons ici que l'article publié chez les âgés. L'article chez les jeunes est joint en annexe. Les résultats majeurs et les conclusions des deux articles seront résumés dans la partie conclusion.

ARTICLE 3a. Anodal tDCS does not enhance the effects of motor imagery training of sequential finger-tapping task in young adults.

Annexe 1: page 248.

ARTICLE 3b. Anodal tDCS does not enhance the learning of the sequential finger-tapping task by motor imagery practice in healthy older adults.



OPEN ACCESS

EDITED BY

Guang H. Yue,
Kessler Foundation,
United States

REVIEWED BY

Vikram Shenoy Handiru,
Kessler Foundation,
United States
Elisabeth Kaminski,
Leipzig University,
Germany

*CORRESPONDENCE

Arnaud Saimpont
arnaud.saimpont@univ-lyon1.fr

SPECIALTY SECTION

This article was submitted to
Neurocognitive Aging and Behavior,
a section of the journal
Frontiers in Aging Neuroscience

RECEIVED 03 October 2022

ACCEPTED 22 November 2022

PUBLISHED 09 December 2022

CITATION

Metais A, Muller CO, Boublay N, Breuil C,
Guillot A, Daligault S, Di Rienzo F, Collet C,
Krolak-Salmon P and Saimpont A (2022)
Anodal tDCS does not enhance the
learning of the sequential finger-tapping
task by motor imagery practice in healthy
older adults.
Front. Aging Neurosci. 14:1060791.
doi: 10.3389/fnagi.2022.1060791

COPYRIGHT

© 2022 Metais, Muller, Boublay, Breuil,
Guillot, Daligault, Di Rienzo, Collet,
Krolak-Salmon and Saimpont. This is an open-
access article distributed under the terms
of the [Creative Commons Attribution
License \(CC BY\)](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/). The use, distribution or
reproduction in other forums is permitted,
provided the original author(s) and the
copyright owner(s) are credited and that
the original publication in this journal is
cited, in accordance with accepted
academic practice. No use, distribution or
reproduction is permitted which does not
comply with these terms.

Anodal tDCS does not enhance the learning of the sequential finger-tapping task by motor imagery practice in healthy older adults

Angèle Metais¹, Camille O. Muller^{1,2}, Nawale Boublay³,
Caroline Breuil¹, Aymeric Guillot¹, Sébastien Daligault⁴, Franck
Di Rienzo¹, Christian Collet¹, Pierre Krolak-Salmon³ and
Arnaud Saimpont^{3*}

¹Univ Lyon, Université Claude Bernard Lyon 1, Laboratoire Interuniversitaire de Biologie de la Motricité, LIBM, Villeurbanne, France, ²EuroMov Digital Health in Motion, Université Montpellier, IMT Mines Alès, Montpellier, France, ³Centre de Recherche Clinique Vieillesse Cerveau - Fragilité, Hospices Civils de Lyon, Lyon, France, ⁴Centre de Recherche Multimodal et Pluridisciplinaire en Imagerie du Vivant (CERMEP), Département de MagnétoEncéphalographie, Bron, France

Background: Motor imagery practice (MIP) and anodal transcranial direct current stimulation (a-tDCS) are innovative methods with independent positive influence on motor sequence learning (MSL) in older adults.

Objective: The present study investigated the effect of MIP combined with a-tDCS over the primary motor cortex (M1) on the learning of a finger tapping sequence of the non-dominant hand in healthy older adults.

Methods: Thirty participants participated in this double-blind sham-controlled study. They performed three MIP sessions, one session per day over three consecutive days and a retention test 1week after the last training session. During training / MIP, participants had to mentally rehearse an 8-element finger tapping sequence with their left hand, concomitantly to either real (a-tDCS group) or sham stimulation (sham-tDCS group). Before and after MIP, as well as during the retention test, participants had to physically perform the same sequence as fast and accurately as possible.

Results: Our main results showed that both groups (i) improved their performance during the first two training sessions, reflecting acquisition/on-line performance gains, (ii) stabilized their performance from one training day to another, reflecting off-line consolidation; as well as after 7days without practice, reflecting retention, (iii) for all stages of MSL, there was no significant difference between the sham-tDCS and a-tDCS groups.

Conclusion: This study highlights the usefulness of MIP in motor sequence learning for older adults. However, 1.5mA a-tDCS did not enhance the beneficial effects of MIP, which adds to the inconsistency of results found in tDCS studies. Future work is needed to further explore the best conditions of use of tDCS to improve motor sequence learning with MIP.

KEYWORDS

transcranial direct current stimulation, motor sequence learning, motor imagery, multisession training, aging, sequential finger tapping task, online learning, offline learning

Introduction

Motor sequence learning (MSL) refers to movement sequence retention into procedural memory (Willingham, 1998; Doyon et al., 2018). Learning a new motor sequence can occur either implicitly (i.e., without being aware of the sequence) or explicitly (i.e., with prior knowledge of the motor sequence to be trained). Three phases are usually identified (Doyon and Benali, 2005): (i) initial acquisition, during which performance strongly increases within a single session of practice (online learning), (ii) consolidation, where the motor skill is improved or stabilized in the hours following the acquisition, without further practice (offline learning), and (iii) long-term retention, during which performance slightly increases and is stabilized after several practice sessions (days, weeks, or months of practice). This latter phase involves both online and offline learning processes. Although old people remain able to learn motor skills due to cerebral plasticity, MSL is selectively affected in adults over 65 years (for a review, see King et al., 2013). While performance gains are relatively preserved during the acquisition phase (Shea, 2006; Brown et al., 2009), performance often remains stable or even decreases during the consolidation phase (Spencer et al., 2007; Fogel et al., 2012). The third phase is overall preserved even though additional gains are generally weaker in old adults compared to young people. Age-associated changes in MSL relate to alterations in the neural circuitry, especially in the corticostriatal network (Censor et al., 2010; Rieckmann et al., 2010; Vien et al., 2016). In parallel, neuronal plasticity is weakened, most especially in the primary motor cortex (M1), thus limiting the efficiency of brain motor functions and learning (Mary et al., 2015; Sawaki et al., 2003, for review see Seidler et al., 2010).

In view of the potential fatigability of the elderly during physical practice (PP), the use of motor imagery (MI), the mental representation of an action without engaging its actual execution (Jeannerod, 1995), may be a relevant alternative or complement to actual execution. Behavioral and neuroimaging studies disclosed that MI shared temporal properties and neural networks with actual execution (Decety et al., 1989; Guillot and Collet, 2005; Collet et al., 2011; Héту et al., 2013; Grosprêtre et al., 2016). Among them, executed and imagined movements have been shown to activate M1 (Hanakawa et al., 2008; Héту et al., 2013). As during PP, M1 seems to play a role in all learning phases (Di Rienzo et al., 2016). Sensorimotor areas are also activated during MI in older adults, providing a rationale for its use as a training method in this population (for review, see Saimpont et al., 2013). The temporal similarity between MI and actual execution, as well

as MI vividness, are two important dimensions of MI ability. In fine motor skills such as sequential finger tapping tasks (SFTT), these dimensions are preserved with aging (Malouin et al., 2010; Caçola et al., 2013; Saimpont et al., 2015). Practically, a handful of experimental studies provided evidence that MI practice (MIP, i.e., the repetition of imagined movements) contributed to improve motor performance in older adults (for a review, see Marusic and Grosprêtre, 2018). Interestingly, 12 sessions of 6 min of MIP over 6 weeks showed beneficial effects on learning a SFTT (Boraxbekk et al., 2016). The number of finger movements significantly increased, and remained stable 1 week after the end of the practice, reflecting a long-term retention. Additionally, MI vividness has been shown to improve after mental training (Hamel and Lajoie, 2005; Ruffino et al., 2017), reflecting the positive impact of MIP on both physical and mental performance in older adults.

Motor learning has further been shown to be facilitated by transcranial direct current stimulation (tDCS), which consists in delivering a weak current between two surface electrodes (anode and cathode) placed on the scalp. Anodal tDCS (a-tDCS) increases cortical excitability over the stimulated area and induces long-term potentiation (Nitsche and Paulus, 2000; Stagg and Nitsche, 2011). In young adults, a single session of a-tDCS over M1 yielded faster online explicit sequence-learning relative to sham-tDCS (Stagg et al., 2011). Furthermore, several sessions of a-tDCS over M1 exhibited positive offline effects (between-days) and a long-term retention (7 days to 3 months after the last practice session) on a sequential visual isometric pinch task (Reis et al., 2009). Several studies evidenced that a single session of a-tDCS over M1 combined with PP improved upper limb motor functions in healthy older adults (Hummel et al., 2010; Parikh and Cole, 2014; for a review, see Summers et al., 2016). Also, a-tDCS associated with PP promoted learning a complex SFTT, with long lasting effects (offline gains) up to 24 h after the stimulation (Zimerman et al., 2013). Interestingly, combining PP with a-tDCS applied to M1 during five consecutive days of training showed positive online effects on implicit MSL, in the second, third and fourth days (Dumel et al., 2016).

Taken together, MIP and a-tDCS have separately shown their positive impact on MSL in elderly people. Interestingly, a few studies examined the cumulative effects of these methods on the different phases of MSL in young people. Compared to MIP alone, applying a-tDCS over M1 during a single MIP session contributed to improve acquisition of a handwriting task (Foerster et al., 2013), a SFTT (Saimpont et al., 2016), and a postural task (Sarucco et al., 2017). Furthermore, three consecutive sessions of a-tDCS, combined with either PP or MIP, improved implicit MSL (Debarnot et al., 2019). In

this latter study, MIP benefited from a-tDCS whereas PP did not, with increased online gains during the first acquisition session. There was also a consolidation of performance in the MIP groups only, albeit not enhanced by a-tDCS, reflecting the absence of offline stimulation effects. Finally, the benefits of a-tDCS after three sessions were higher compared to one session, for both practice groups.

To date, no studies investigated the effects of combining MIP and a-tDCS in MSL over multiple training sessions in the elderly. Spurred by the findings in young adults, the present study addressed the effects of three consecutive MIP sessions over 3 days on learning a SFTT in older adults, combined with a-tDCS over M1. We hypothesized that a-tDCS would outperform both online and offline gains elicited as a result of a MIP alone. We secondarily aimed to better understand the MIP processes by exploring the mental performance evolution within and between training sessions. We finally assessed MI ability, i.e., vividness and temporal accuracy, to investigate changes across experimental sessions.

Materials and methods

Participants

We included 30 healthy older participants aged from 65 to 80 (mean = 71.53 ± 4.80 years; 16 women) who were recruited *via* local associations. All were right-handed with a personal score higher than 0.5 in the Edinburgh laterality test (Oldfield, 1971). Exclusion criteria were (i) motor disabilities affecting the upper limb (pain, osteoarthritis or arthritis), (ii) performing an activity requiring high dexterity (e.g., playing a musical instrument or video games) more than 5 h a week, (iii) a score lower than 24 at the Mini-Mental State Examination (MMSE; Folstein et al., 1975; Kalafat, 2003), and (iv) a visuospatial span lower than 3 at a digital version of the Corsi block test (Kessels et al., 2000). We also respected the recommended exclusion criteria for tDCS (Thair et al., 2017), i.e., any neurological or alcohol history and/or substance abuse, psychiatric illness, metallic implants, surgical clips or pacemaker, and skin damage. Participants were stratified by gender and pseudo-randomly assigned to an a-tDCS or a sham-tDCS group, according to the type of the stimulation they received during training. We summarize participants' characteristics in Table 1.

The experimental design was approved by the Research Ethics Committee of Lyon Sud-Est IV (CPP number: 16/020). The study was carried out at the Charpenne Geriatric Hospital (Villeurbanne, France). All participants provided their written informed consent and received 120€ as financial compensation for their participation.

Task and training

Each participant took part in four sessions over a 10-day period. The experimental design consisted in three consecutive

TABLE 1 Summary of groups characteristics.

	a-tDCS	sham-tDCS	Statistics
N	15	15	
Age (years)	71.9 (5.0)	71.1 (4.5)	$p = 0.66$
Gender (M/F)	7/8	7/8	$p = 1.00$
Handedness	0.94 (0.1)	0.94 (0.1)	$p = 0.94$
MMSE	28.5 (1.4)	29.1 (0.8)	$p = 0.22$
Corsi	4.93 (0.6)	4.93 (0.8)	$p = 1.00$

Values indicate means and SD. We performed unpaired Student *t*-tests to compare age, handedness, MMSE and Corsi values and a Chi² test to compare the gender proportions between groups. None of the characteristics was statically different between groups.

training sessions, one session per day, over the course of 3 days, followed by a retention test scheduled 1 week after the last training session (Figure 1). During each session, participants performed a complex SFTT including eight finger movements. They were comfortably seated in a chair in front of a computer, with their forearms resting on the table and their left fingers on a gaming keypad (Razer Nostromo, Razer Inc., United States). The index, middle, ring and little fingers were, respectively, on keys 4, 3, 2, and 1 (Figure 1). The motor sequence required to press each key with the appropriate finger in a predetermined order. The index of the right hand rested on the "enter" key of the computer keyboard, to validate each sequence when performed. We used E-prime software (v1.1 Psychology Software Tools, Inc., United States) to run all training blocks and tests (pre-, post- and retention tests) with automated recording of key presses.

Session 1

Familiarization

Participants familiarized themselves with the device and the task by explicitly learning a simple eight-item sequence of finger tapping: 1-2-3-4-4-3-2-1. They memorized the sequence by watching a video of the correct sequence performed by a model and shown from a first perspective. They watched this video as many times as needed to physically perform three consecutive sequences without any error. Once memorized, they repeated the sequence, as fast and accurately as possible, during three blocks of 12 s, first physically, then mentally. They started with the physical then the mental tests to facilitate accurate motor representations (Schuster et al., 2011). Moreover, performing the task physically jute before MI positively influence the estimation of the temporal characteristics of the movements (Saimpont et al., 2021). Blocks were separated from each other by an 8 s-rest period. During the physical test, participants physically performed the sequence. Each key press was recorded, even if the sequence was not completed at the end of the block. During the mental test, they imagined the same sequence, while keeping their hand motionless on the keypad. They were requested to perform first-person MI, by combining visual and kinesthetic/tactile informations? After physically or mentally completing the whole sequence, participants pressed the "enter" key with their right index, then

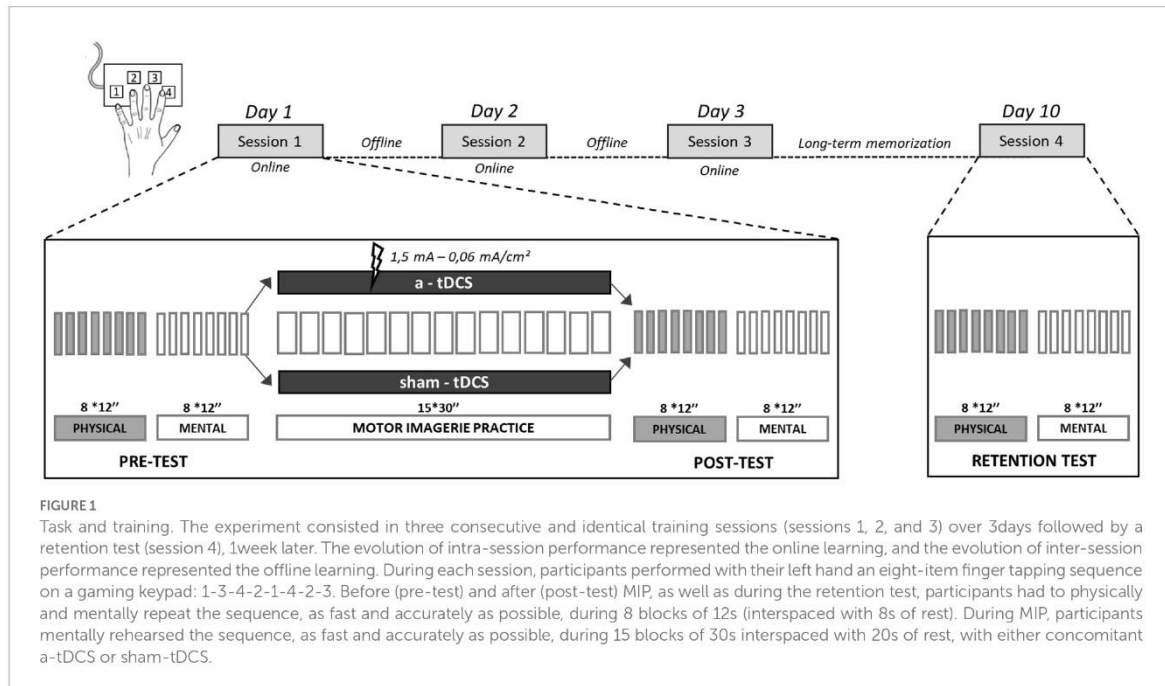


FIGURE 1

Task and training. The experiment consisted in three consecutive and identical training sessions (sessions 1, 2, and 3) over 3 days followed by a retention test (session 4), 1 week later. The evolution of intra-session performance represented the online learning, and the evolution of inter-session performance represented the offline learning. During each session, participants performed with their left hand an eight-item finger tapping sequence on a gaming keypad: 1-3-4-2-1-4-2-3. Before (pre-test) and after (post-test) MIP, as well as during the retention test, participants had to physically and mentally repeat the sequence, as fast and accurately as possible, during 8 blocks of 12s (interspaced with 8s of rest). During MIP, participants mentally rehearsed the sequence, as fast and accurately as possible, during 15 blocks of 30s interspaced with 20s of rest, with either concomitant a-tDCS or sham-tDCS.

started the next one. If they perceived an error, they pressed the “enter” key to start another sequence without completing the erroneously perceived one. At the end of each block (either physical or mental) a sound signal indicated to passively fix a cross on the computer screen. When the 8s of rest were over, the cross disappeared and a written information instructed participants to press the “enter” key to start the next block.

Memorization of the SFTT

After familiarization, participants learnt the complex eight-item sequence: 1-3-4-2-1-4-2-3. As during familiarization, they watched a video showing the correct sequence as many times as required for them to be able to correctly perform the sequence three times in a row without error.

Sessions 1, 2, and 3

Pre-test

After the memorization stage in the first session, or directly at the beginning of the second and third sessions, participants performed the pre-test which was divided into a physical part followed by a mental part. The pre-test required the participants to either physically or mentally repeat the complex sequence, as fast and accurately as possible, during 8 blocks of 12 s, interspaced by 8 s of rest.

Motor imagery practice

MIP started after the pre-test. Participants mentally repeated the sequence as fast and as accurately as possible during 15 blocks of 30s interspaced by 20s of rest. Participants in the a-tDCS group

received a real stimulation while those in the sham-tDCS group received a sham stimulation during MIP. The stimulations features are described in the Transcranial direct current stimulation section.

Post-test

Two minutes after MIP, all participants performed both the physical and mental post-tests. Post-tests conditions were comparable to those of the pre-tests.

Session 4

Retention test

The retention test was performed 1 week after the third training session. Participants started by recalling and physically performing the complex sequence three times successively, without any error, to check for long-term memorization. Then, they performed a physical and mental retention test under the same conditions as during the pre- and post-tests of the three previous sessions.

Transcranial direct current stimulation

The stimulation was a double-blinded sham-controlled design. We used the Starstim 7 system (Neuroelectronics, Barcelona, Spain) to deliver the a-tDCS. The stimulation system was connected to a computer *via* Bluetooth, and controlled by NIC2 software (Neuroelectronics Instrument Controller, NIC v2.0). To ensure proper electrodes placement, we used an

appropriate electrode cap size according to the head size of each participant.

During each MIP session, we applied a-tDCS or sham-tDCS during 13 min. Similarly to previous studies in the field, we choose to stimulate 13 min at 1.5 mA (Goodwill et al., 2013; Puri et al., 2016). The current was applied through two saline-soaked sponge electrodes. The anode (active electrode of 25cm²) was centered above the hand region of right M1 (C4 according to the international 10–20 EEG system), corresponding to the left (trained) hand (Saimpont et al., 2016). The cathode (reference electrode of 35 cm²) was placed on the supraorbital ipsilateral region (Fp1). We choose a larger cathode than the anode to reduce the negative flow under this electrode (Nitsche et al., 2007). In the a-tDCS group, the current intensity was gradually increased during 30s until 1.5 mA, kept constant during 13 min, and then gradually decreased during 30s until 0 mA (current density = 0.06 mA/cm²). Participants of the sham-tDCS group received a sham stimulation, consisting in a gradual current increase during 30s until 1.5 mA, followed by a gradual decrease during 30s until 0 mA. This ramping up/down replicated the same cutaneous sensations at the stimulation site (e.g., itching/tingling sensations) as those experienced during real simulation. This is a common sham stimulation control used in numerous studies (Nitsche et al., 2008). Both participants and the experimenter were blinded to the type of stimulation. In addition, we controlled the participants' opinion about the nature of the stimulation that they received. At the end of the last session, they were asked if they thought they received a real stimulation by answering "Yes," "No" or "I do not know." No differences in the proportion of responses were found (see Supplementary Table S1). Regardless of the stimulation group, participants were told that they could experience sensations associated with stimulation. Participants were requested to report negative adverse effects, from 0 (no effect) to 10 (worse effect), 1 min before and 45 s after the start of the stimulation, by means of a specific questionnaire (Brunoni et al., 2011). If they reported an effect higher than 5, the experimenter had to stop the stimulation. No participants reported a score higher than 5/10 at any time of the evaluation and the great majority of reported effects were closed to 0 (see Supplementary Table S2).

Motor imagery ability

Session 1

We assessed general MI ability during the first session. We used the short version of the Kinesthetic and Visual Imagery Questionnaire (KVIQ-10, Malouin et al., 2007). The KVIQ assesses MI vividness of five simple movements. For each movement and modality of MI (visual and kinesthetic), participants were requested to i) physically perform the movement, ii) imagine the movement and self-rate the vividness of MI with an analogical scale from 1 (no image associated with

no kinesthetic sensation) to 5 (image as clear as during the actual movement along with similar perceived sensations).

Sessions 1, 2, 3, and 4

During the four sessions, we assessed task-specific MI ability. They self-reported their MI vividness after each mental test (pre-test, post-test, and retention test) using the same visual and kinesthetic scales as those in the KVIQ-10. We also explored the temporal accuracy of MI by comparing the mean number of keypresses (reflecting the duration of movement) mentally and actually performed during the mental and physical tests, respectively (pre-tests, post-tests, retention test). Note that we estimated the number of imagined keypresses by multiplying by eight the number of imagined sequences, as proposed by Freitas et al. (2020) with a sequential footstep task.

Complementary measures

At the beginning and the end of each session, participants rated their own sleepiness level with the Stanford Sleepiness Scale (Maclean et al., 1992), from 1 (awake) to 8 (sleepy). They also reported the quality of their previous night on a Likert scale from 1 (very bad) to 5 (very good) and reported the number of hours of sleep.

Data and statistical analysis

We performed statistical analyses using the R free software (version 1.3). We used linear mixed-models with participants as random effect (lme function, nmle package, v3.1-159; Pinheiro and Bates, 2021). Visual inspection of the residual plots did not reveal any deviations from homoscedasticity or normality. The statistical significance threshold was $\alpha = 5\%$ and we applied the Bonferroni correction for multiple post-hoc testing. We calculated the intended sample size using G*Power (v3.1.9.4) for repeated measures and within-between interaction design. An *a priori* power calculation ($f = 0.5$, $\alpha = 5\%$, $1 - \beta = 0.85$) based on the study by Saimpont et al. (2016) which led us to expect a medium effect size resulted in a total sample size of 20 participants. To prevent for probable attrition and/or data losses (around 20%) and as there is a greater variability in performance with age, we decided to increase the number of participants to 30.

Motor performance

We assessed motor performance through the number of correct keypresses performed with the appropriate fingers, within a 12s-time window. This is an index of both speed and accuracy (Freitas et al., 2020). For each participant and physical test, we calculated the mean number of correct keypresses over the eight blocks of each test. We compared these data by including TEST (pre-test1, post-test1,

pre-test2, post-test2, pre-test3, post-test3 and retention), GROUP (a-tDCS or sham-tDCS) and their interaction as fixed effects. To better characterize online learning, we further calculated the variation of correct keypresses between the pre and post-tests for each participant and training session. The dependant variable was an increase rate (%) calculated as follows:

$$\frac{(\text{Mean Post-test value}) - (\text{Mean Pre-test value})}{(\text{Mean Pre-test value})} * 100.$$

We compared the mean increase rates by including SESSION (S1, S2, S3), GROUP (a-tDCS or sham-tDCS) and their interaction as fixed effects.

Then, to better characterize the offline effects, we calculated, the variation of correct keypresses between each training session (i.e. between sessions 1 and 2, and between sessions 2 and 3), for each participant, as follows:

$$\frac{(\text{Mean Pre-test value}) - (\text{Mean Post-test value})}{(\text{Mean Pre-test value})} * 100$$

We compared the mean increase rates by including BETWEEN-SESSION (S1-S2, S2-S3), GROUP (a-tDCS or sham-tDCS) and their interaction as fixed effects.

Motor imagery practice

To explore MIP performance, we calculated the mean number of imagined keypresses for each participant, block of practice, and training session. As for mental tests, we estimated the number of imagined keypresses by multiplying the number of imagined sequences by eight (the number of items in the sequence). To analyze the evolution of this variable, we included BLOCK (from 1 to 15), SESSION (S1, S2, and S3), GROUP (a-tDCS or sham-tDCS) and their interaction as fixed effects.

Motor imagery ability

Vividness

For the general MI ability, we calculated the KVIQ scores for each participant, in the visual and kinesthetic modalities, by summing the vividness scores of the five movements. We compared these scores between groups by means of Wilcoxon tests (normality was violated). We also performed a correlation analysis between these KVIQ scores and the averages of the three performance increases of the number of correct keypresses performed physically. For the task-specific MI ability, we calculated the mean vividness score by averaging the visual and kinesthetic scores for each participant and mental test. We then compared vividness of the imagined sequence by entering TEST (pre-test1, post-test1, pre-test2, post-test2, pre-test3, post-test3 and retention test), GROUP (a-tDCS and sham-tDCS) and their interaction as fixed effects. We also tested the correlations between specific vividness scores at post-tests and the increase rates between pre- and post-tests, for each session.

Temporal accuracy

To examine whether executed and imagined presses shared temporal similarity, we calculated, the following index:

$(\text{Number of imagined keypresses}) / (\text{Number of physical keypresses})$ for each participant and test. The closer the index to 1, the better the temporal accuracy of MI. The indices were then compared by including the effects of TEST (pre-test1, post-test1, pre-test2, post-test2, pre-test3, post-test3 and retention test), GROUP (a-tDCS and sham-tDCS) and their interaction as fixed effects. We also tested the correlations between temporal accuracy scores at post-tests and the increase rates between pre- and post-tests, for each session.

Complementary measures

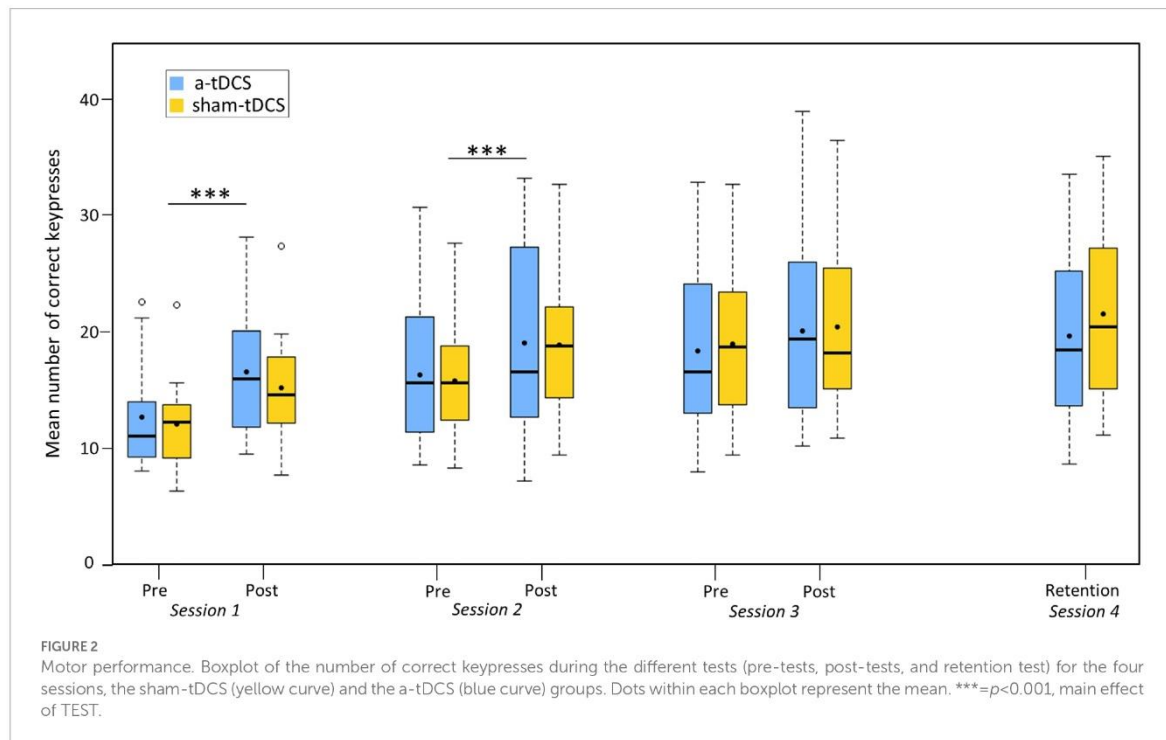
To compare the levels of sleepiness between training sessions and groups, we entered SESSION (S1, S2, and S3), MOMENT (Begin, End), GROUP (a-tDCS or sham-tDCS) and their interaction as fixed effects. Then, to compare the number of reported hours of sleep and quality of the night between training sessions and groups, we entered SESSION (S1, S2, and S3), GROUP (a-tDCS or sham-tDCS) and their interaction as fixed effects.

Results

Motor performance

The analysis of the correct keypresses revealed a TEST effect [$\chi^2(6) = 216.44, p < 0.001, \eta^2 = 0.56$], but no GROUP effect [$\chi^2(1) = 0.00, p = 0.99$], or GROUP*TEST interaction [$\chi^2(6) = 6.49, p = 0.37$]. The number of correct keypresses significantly increased between pre-test 1 and post-test 1 (from 12.35 ± 4.28 to $15.93 \pm 5.51, p < 0.001$), between pre-test 2 and post-test 2 (from 16.11 ± 5.94 to $19.04 \pm 7.42, p < 0.01$), but not between pre-test 3 and post-test 3 (from 18.73 ± 7.13 to $20.31 \pm 7.65, p = 0.54$). No significant difference emerged between post-test 1 and pre-test 2 ($p = 1.00$), and between post-test 2 and pre-test 3 ($p = 1.00$). Finally, there was no significant difference between post-test 3 and retention test (from 20.31 ± 7.65 to $20.70 \pm 7.73, p = 1.00$), as shown by [Figure 2](#).

The analysis of the increase rates of correct keypresses between pre- and post-tests (online learning) revealed a SESSION effect [$\chi^2(2) = 19.87, p < 0.001, \eta^2 = 0.26$], no GROUP effect [$\chi^2(1) = 0.14, p = 0.70$], and no GROUP*SESSION interaction [$\chi^2(2) = 0.56, p = 0.75$]. Post-hoc tests showed that the rate of increase was significantly higher in S1 compared to S2 (from 30.40 ± 21.39 to $17.80 \pm 17.20, p < 0.05$) and S3 ($9.86 \pm 13.86, p < 0.001$). There was no significant difference between S2 and S3 ($p = 0.28$). The analysis of the rates of increase of correct keypresses between post- and pre-tests (offline learning) revealed no BETWEEN-SESSION effect [$\chi^2(2) = 0.17, p = 0.68$], no GROUP effect [$\chi^2(2) = 1.56, p = 0.21$], and no GROUP*BETWEEN-SESSION interaction [$\chi^2(2) = 0.35, p = 0.55$].



Motor imagery practice

The analysis of the number of imagined keypresses during MIP revealed a SESSION effect [$\chi^2(2) = 655.95$, $p < 0.001$, $\eta^2 = 0.35$], a BLOCK effect [$\chi^2(14) = 72.38$, $p < 0.001$, $\eta^2 = 0.06$], and a GROUP*SESSION interaction [$\chi^2(2) = 46.68$, $p < 0.001$, $\eta^2 = 0.05$], but no other simple or interaction effects. Post-hoc tests on the BLOCK effect revealed that the number of imagined presses significantly increased between block 1 and 2 (from 37.18 ± 16.00 to 43.00 ± 16.69 , $p < 0.001$). No other significant changes occurred from block 3 to 15 (Figure 3). Post-hoc tests for the GROUP*SESSION interaction revealed that the number of imagined keypresses significantly increased between S1 and S2, and between S1 and S3 in both groups, but more in the sham-tDCS group (from 36.32 ± 19.01 in S1 to 48.93 ± 18.66 in S2 and to 54.32 ± 19.47 in S3) than in the a-tDCS group (from 36.04 ± 12.45 in S1 to 42.29 ± 11.21 in S2, and to 45.37 ± 14.69 $p < 0.001$ in S3).

Motor imagery ability

Vividness

The analysis of the general MI vividness revealed that the two groups were comparable in terms of KVIQ scores (see Supplementary Table S3). Furthermore, we observed no

significant correlation between the general MI vividness scores and the increase rates of motor performance ($R^2 = 0.0064$, $p = 0.66$). The analysis of the task-specific MI vividness scores revealed a TEST effect [$\chi^2(6) = 13.11$, $p < 0.05$, $\eta^2 = 0.08$] but no GROUP effect [$\chi^2(1) = 1.54$, $p = 0.21$], and no TEST*GROUP interaction [$\chi^2(6) = 8.24$, $p = 0.22$]. Post-hoc tests showed that MI vividness significantly increased between pre-test 1 and post-test 3 (from 3.19 ± 0.64 to 3.55 ± 0.66 , $p < 0.05$) and remained stable between post-test 3 and retention test (3.56 ± 0.78 and 3.33 ± 0.97 , respectively, $p = 1.00$, see Table 2). The correlation analysis revealed no significant correlations between MI vividness at post-tests and increase rates in performance for session 1 ($R^2 = 0.03$, $p = 0.37$), session 2 ($R^2 = 0.0016$, $p = 0.81$) and session 3 ($R^2 = 0.09$, $p = 0.11$).

Temporal accuracy

The analysis of temporal accuracy indices between imagined and executed keypresses revealed a TEST effect [$\chi^2(6) = 13.25$, $p < 0.05$], no GROUP effect [$\chi^2(2) = 2.87$, $p = 0.09$], and no GROUP*TEST interaction [$\chi^2(6) = 3.46$, $p = 0.75$, see Table 2]. Post-hoc tests showed that the temporal accuracy was different only between pre-test 1 (0.95 ± 0.32) and post-test 1 (1.14 ± 0.46 , $p < 0.05$). The correlation analysis revealed no significant correlations between temporal accuracy at post-tests and increase

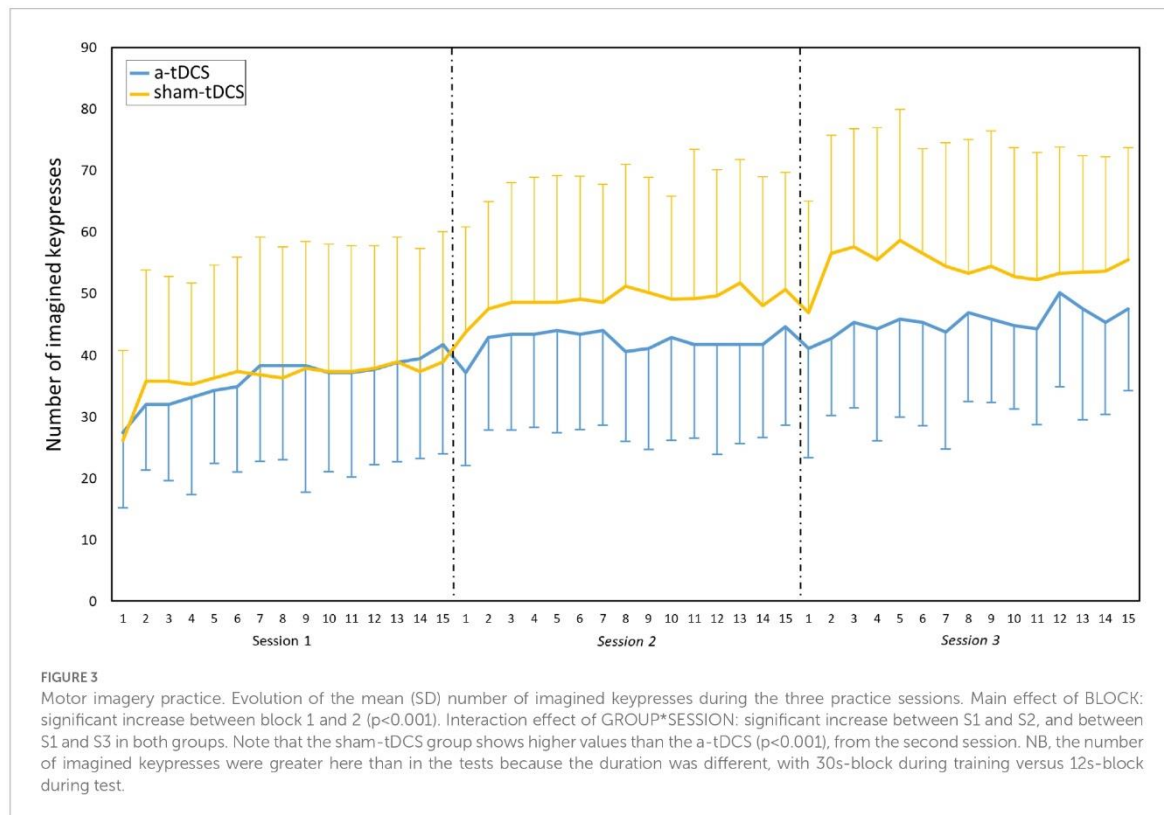


TABLE 2 Task-specific MI abilities.

		Pre 1	Post 1	Pre 2	Post 2	Pre 3	Post 3	Retention
Vividness	a-tDCS	2.93 ± 0.65	3.03 ± 0.79	3.13 ± 0.64	3.40 ± 0.66	3.17 ± 0.70	3.50 ± 0.71	3.20 ± 0.88
	sham-tDCS	3.43 ± 0.53	3.47 ± 0.58	3.30 ± 0.68	3.33 ± 0.59	3.44 ± 0.65	3.60 ± 0.63	3.47 ± 0.64
Temporal accuracy	a-tDCS	0.88 ± 0.22	1.09 ± 0.48	0.96 ± 0.28	1.00 ± 0.44	0.94 ± 0.30	0.95 ± 0.31	1.00 ± 0.30
	sham-tDCS	1.02 ± 0.38	1.19 ± 0.44	1.25 ± 0.36	1.15 ± 0.42	1.14 ± 0.30	1.15 ± 0.28	1.12 ± 0.25

Vividness: values (mean ± SD) of self-reported MI vividness scores during each mental test from 1 (no images/no kinesthetic perception) to 5 (images as clear as seeing the actual movement/perception as intense as if movement was actually performed). Temporal accuracy: values (mean ± SD) of indices of temporal accuracy (number of imagined keypresses/number of physical keypresses) during each test. The closer the index to 1, the better the temporal accuracy of MI.

rates in performance for session 1 ($R^2 = 0.11, p = 0.07$), session 2 ($R^2 = 0.06, p = 0.22$) and session 3 ($R^2 = 0.02, p = 0.40$).

Complementary measures

Stanford sleepiness scale

The analysis of the levels of sleepiness during the sessions showed no GROUP effect [$\chi^2(1) = 0.11, p = 0.73$], no SESSION effect [$\chi^2(2) = 2.78, p = 0.36$], no MOMENT effect [$\chi^2(1) = 1.66, p = 0.19$], nor any interaction (see [Supplementary Table S4](#)).

Sleep

The analysis of the reported hours of sleep revealed a SESSION effect [$\chi^2(2) = 6.73, p < 0.05, \eta^2 = 0.11$], but no GROUP effect

[$\chi^2(1) = 0.04, p = 0.83$], and no GROUP*SESSION interaction [$\chi^2(2) = 3.26, p = 0.20$]. Post-hoc tests for the SESSION effect showed that participants reported having slept more the night before the third session (7.36 ± 1.00) compared to the night before the first session ($7.12 \pm 1.07, p < 0.05$, see [Supplementary Table S5](#)). The analysis of night quality revealed no SESSION effect [$\chi^2(2) = 2.51, p = 0.29$], no GROUP effect [$\chi^2(1) = 0.28, p = 0.60$], and no SESSION*GROUP interaction [$\chi^2(2) = 2.06, p = 0.36$, see [Supplementary Table S5](#)].

Discussion

The present study investigated for the first time the cumulative effects of three consecutive daily sessions of MIP

combined with a-tDCS or sham-tDCS over right M1 on learning a complex SFTT with the left hand, in healthy older adults. This study highlighted the effects of MIP on the different phases of explicit MSL in the elderly. Both groups improved motor performance during the first two training sessions, providing evidence of online learning. In addition, performance was stabilized from one session to another, supporting offline consolidation. Performance further remained stable after 7 days without practice, indicating 1-week retention. However, there was no significant difference in motor performance gains – either online or offline – between participants who received a-tDCS or sham-tDCS. When looking inside MIP processes, both groups improved their mental performance (number of imagined keypresses) with training, and their task-specific MI vividness at the end of the training sessions.

Motor performance

Online gains

Older adults improved motor performance with accumulated online gains during the first two training sessions. The improvement during the first session is in line with previous studies showing that a unique MIP session with older adults led to significant performance gains in SFTT (Caçola et al., 2013). To our knowledge, only Boraxbekk et al. (2016) investigated the effects of several sessions of MIP in learning a SFTT. They demonstrated a positive effect of 12 MIP sessions (over 6 weeks), but without detailing the time-course of online and offline gains for each session. Here, we showed online gains in the first two MIP sessions, with greater gains during the first than the second. This time-course of gains in motor performance is similar to that observed during several PP sessions of a SFTT (Gal et al., 2019) or an implicit sequential task (Dumel et al., 2016) in older adults. In the first session, performance change would mainly be attributable to the memorization of a motor plan needed to learn the SFTT (i.e., the coordination of fingers movement), including the specification of movement parameters (speed, direction, amplitude, i.e., motor programming), allowing to progressively perform faster until speed could no more be improved (the phase of reaching an asymptotic performance). In a computational theoretical framework, internal models allow a predictive mode of motor control, that does not necessary require sensory feedback (Wolpert and Flanagan, 2001; Hardwick et al., 2018). Yet the sensory feedback is not available during MIP. Hence, motor prediction (thus the motor plan and programming as well as the estimation of the future state of the body) could be improved by means of these internal models during that kind of mental training (Gentili et al., 2010; Lebon et al., 2013; Kilteni et al., 2018). In the second session, motor prediction would still be improved with MIP, thus leading to additional gains, while during the third session the prediction could be sufficiently accurate from the start.

Offline gains

Older adults did not show off-line gains, since performance was stabilized from one training session to another. Previous studies in young adults have shown that a night of sleep enhanced the consolidation process of explicit MSL after PP, with an overnight improvement of performance (Fischer et al., 2002; Walker et al., 2002, 2003; Korman et al., 2007). Conversely, older adults failed to demonstrate delayed and spontaneous performance improvement after one night post-PP (Korman et al., 2015). This suggests that the sleep-dependent consolidation process is impaired with aging (for review, see King et al., 2013). In fact, decreasing or maintaining performance levels of a SFTT after a 24h' offline period is generally observed in older adults (Brown et al., 2009; Gudberg et al., 2015). However, age-related deficit in sleep-dependent consolidation could fade out over several sessions of PP and lead to overall slower rate of learning in older adults (Spencer et al., 2007; Wilson et al., 2012; Gal et al., 2019). Only few studies investigated offline learning processes after MIP in young adults. For a single session of MIP, delayed gains in performance in SFTTs were reported after a night of sleep, but not after a comparable awake time (Debarnot et al., 2009, 2010). However, Ruffino et al. (2021) did not evidence sleep-dependent consolidation in arm pointing task performance. Considering MIP of a motor sequence learnt implicitly over 3 days, Debarnot et al. (2019) showed performance stabilization during the two consolidation periods (between day 1 and day 2, then between day 2 and day 3). To our knowledge, our study is the first to explore offline processes of explicit MSL over several MIP sessions in older adults. We observed performance stabilization overnight between all training sessions, which means that the memory trace elicited by MIP may have been stabilized after sleep without any additional practice. Sleep-dependent performance gains during consolidation would thus depend on task demand (Debarnot et al., 2012), especially in the older population for whom gross motor tasks seem consolidated – after PP – by sleep compared to fine motor tasks (Gudberg et al., 2015). We recently showed sleep-dependent performance gains in young adults, after one session of MIP of a gross motor sequential task involving the whole body (Debarnot et al., 2022). With the age-related alterations in balance, locomotion and sleep, it would be particularly interesting to investigate whether MIP would elicit offline gains in older people in gross motor tasks.

One-week retention

We observed that motor performance remained at the same level 1 week after the last training session, without any additional practice. Despite the shorter retention time studied here (7 days), this result is consistent with performance stabilization observed 1 month after ten sessions (spaced over 3 to 4 weeks) of PP of a SFTT (Gal et al., 2019). It is also in line with results by Bonassi et al. (2020) showing that, after four sessions of either MIP or PP of sequential opposition finger movements, the number of correct sequences was maintained 10 days after the end of training. Our result fits well with Doyon's model describing a long-term

retention of motor skills with prolonged practice (Doyon and Benali, 2005; Doyon et al., 2018) and adds evidence in favor of the use of MIP for MSL in healthy older adults.

Anodal tDCS

In contrast to our hypotheses, several sessions of 1.5 mA a-tDCS associated with MIP did not improve online and offline performances. Actually, previous results on tDCS and motor learning remain divergent. In young adults, a 2 mA a-tDCS over right M1 during a single 13 min-session of MIP enhanced explicit online learning (Foerster et al., 2013; Saimpont et al., 2016). Moreover, several sessions of MIP combined with the same stimulation features (over right M1, 2 mA, 13 min) improved implicit MSL (Debarnot et al., 2019). In older adults, a 1 mA a-tDCS over left M1 during 20 min, simultaneously delivered with one session of PP of a SFTT (Zimmerman et al., 2013) or a manual dexterity task (Hummel et al., 2010), facilitated the acquisition and consolidation phases (for review see, Summers et al., 2016). Interestingly, Dumel et al. (2018) investigated the combination of a 2 mA a-tDCS over left M1 during five consecutive sessions of PP of a serial reaction time task in older adults. They found that the benefits of a-tDCS were accumulated during sessions, thus promoting the utility of multisession of a-tDCS design in combination with motor training in the elderly.

However, other studies did not show any impact of a-tDCS on MSL, either by MIP or PP, in young and older adults. For example, no impact of a-tDCS (left M1, 2 mA, 15 min) combined with one MIP session of a finger “Go / NoGo” task was observed on the acquisition and consolidation phases in young participants (Sobierajewicz et al., 2019). In young adults, a-tDCS (over left M1, 2 mA, 20 min) combined with several sessions of PP of a bimanual coordination task did not impact these learning phases (Vancleef et al., 2016). Close to our task, Raw et al. (2016) did not report any evidence of a-tDCS effect (over left M1, 1.5 mA, 30 min) on explicit MSL by PP in different groups of age. In older adults, Greeley et al. (2022) did not show any advantage of two sessions of PP of a discrete sequence production task combined with a-tDCS (over left M1, 2 mA, 20 min) on MSL, compared to sham-tDCS. Puri et al. (2021) even showed that a-tDCS applied over right M1 (1.5 mA, 25 min) during a serial reaction time task altered subsequent performance, when assessed after a 24 h consolidation phase.

Overall, this pattern of divergent results shows that a-tDCS does not elicit systematic positive effects on learning, and highlights the substantial heterogeneity of its effects. In our study, the lack of a-tDCS effect is not likely related to our parameters of stimulation as they were comparable to those of most studies, although we choose a larger cathode (35 cm²) rather than the most often used (25 cm²), to reduce the negative flow under this electrode (Nitsche et al., 2007). Nevertheless, we stimulated right M1 as we expected a great room for improvement with the non-dominant left hand in the SFTT, while most research on MSL

in older adults placed the anode over left M1 with participants performing the task with their dominant right hand (for review, see Buch et al., 2017). In fact, it has been suggested that the left hemisphere was dominant in controlling motor skills (Grafton et al., 2002; Serrien et al., 2006; Mutha et al., 2012). Moreover, the effects of a-tDCS differed according to the hemispheres, with more pronounced responsiveness in left than right M1 (Schambra et al., 2011). Hence, targeting right M1 might not necessarily be the most effective way for stimulating the aging population.

In addition to M1, motor-related areas, e.g., the premotor cortex and the supplementary motor area, are active during MI (Hanakawa et al., 2008; Guillot et al., 2014). The supplementary motor area is highly activated in the motor-network during MI and plays an important role in information integration (Wang et al., 2019). Furthermore, as aging may affect the effective connectivity between the supplementary motor area and M1, the stimulation intensity (1.5 mA) was possibly too low to promote cortical plasticity during MIP. In this line, higher t-DCS intensity (i.e., 2.3 mA) over left M1 was required in older adults to achieve the same current distribution as in young adults with 2 mA (Indahlstari et al., 2020). Also, Farnad et al. (2021) demonstrated that the cortical excitability of M1 increased by enhancing the intensity of a-tDCS protocol (1 vs. 3 mA) in a 66–80 age group, with long lasting effects 60 and 120 min after the end of the highest stimulation (i.e., 3 mA-20 min, 3 mA-30 min). In addition, individual anatomical factors (skull thickness and composition) would account for up to 50% of the spatial variation of the electric field (Miranda et al., 2006; Opitz et al., 2015) and may also partly explain the lack of a-tDCS effect in our experiment. The moment of stimulation delivery could also impact the expected effect. Several studies investigated the impact of a-tDCS during the consolidation phase of SFTT learning in elderly people (King et al., 2017; Rumpf et al., 2017). The authors showed that stimulating left M1 just after motor acquisition (thus at the beginning of the consolidation) improved the performance compared to a sham stimulation. These results are consistent with neuroimaging studies on activity-dependent plasticity occurring with physical learning of movements, which demonstrated different spatial and temporal patterns of brain activation (Halsband and Lange, 2006; Dayan and Cohen, 2011; King et al., 2013; Doyon et al., 2018). Although M1 seems to play a role in all learning phases, some studies have reported that M1 activity may not change during the acquisition phase (Jenkins et al., 1994; Karni et al., 1998) and increase during the consolidation and retention phases (Karni et al., 1998; Penhune and Doyon, 2002; Penhune and Steele, 2012). It was also shown that M1 was particularly activated a few minutes after skill acquisition, generating an early boost consolidation (Hotermans et al., 2008). Hence, with PP, stimulating at the time of consolidation seems relevant in view of the temporal activation of M1. It is generally admitted that similar brain plasticity and notably M1 pattern activation occurs during motor learning by PP and by MIP, although to a weaker level for MIP (see Di Rienzo et al., 2016 for a review). Interestingly, M1 was involved in the early boost of

performance induced after MI training (Debarnot et al., 2011). We should thus further explore whether the effects of a-tDCS depend on the timing with which it is applied relatively to MIP. Post-training stimulation seems a promising way to overcome consolidation deficits in the elderly population.

Motor imagery practice

Online gains

We explored how online gains could occur after MIP by examining the evolution of the mental performance during MIP. Interestingly, for all sessions and groups, the number of imagined keypresses significantly increased between the first two blocks of MIP, then remained relatively stable over the following 13 blocks, suggesting an intra-session mental performance ceiling. Gentili et al. (2010) found comparable learning curves for PP or MIP in learning a pointing sequential task. Briefly, they showed that after an average of 20 trials (i.e., after approximately 2 min of practice) of an 11-movements sequence, performance became asymptotic for both types of practice. In the present study, the asymptote was observed at the end of the 2nd block (out of 15) and was probably due to previous mental task practice. Indeed, our participants were already involved in mental repetitions of SFTT during the mental pre-test (i.e., eight blocks of 12 s) before MIP. These results emphasize that the state estimation during MIP is solid and accurate (Gentili et al., 2010).

Offline gains

The number of imagined keypresses increased between each session, demonstrating offline gains. In other words, although the mental performance reached an asymptote at the second block during each session, it started from a higher level when starting the next session. The motor prediction would be more accurate day after day because the motor system would refine motor commands during the previous physical blocks (i.e., the post-test of the previous day and the pretest of the actual day). Indeed, physical repetition updates the estimation of the sensory consequences of the finger movements with an actualization of visual and kinesthetic information (Di Rienzo et al., 2016). If both groups actually increased their number of imagined key-presses between sessions 1–2 and 1–3, the sham-tDCS group increased performance in a greater extent, suggesting that a-tDCS could impact MI duration. This remains a working hypothesis awaiting further experimental investigation.

Task specific MI ability

This study also explored MI ability in the elderly and its evolution through MIP. First, according to MI vividness, either the KVIQ scores or the reported vividness scores were, in average, higher than 3. In line with previous studies, this shows that older adults were able to generate and manipulate accurate

mental images associated with appropriate movement sensations (Malouin et al., 2010; Saimpont et al., 2013, 2015). However, their general MI ability was not a dependable predictor of performance improvement for this specific finger tapping task. The task specific vividness scores increased between the first and last training session, suggesting that MI vividness also improved after intensive MIP in the elderly, as already observed in young, older and athletic populations (Rodgers et al., 1991; Malouin et al., 2010; Caçola et al., 2013; Saimpont et al., 2015; Ruffino et al., 2017). However, as shown in previous studies using subjective evaluations of MI vividness (Guillot et al., 2010; Ruffino et al., 2017), we did not find any correlation between the vividness scores and the performance enhancements observed after MIP. Even if they had low self-reported scores, participants could increase their performance. This provides prospects for the integration of MI in patients with poor MI ability (Malouin et al., 2013). Secondly, the temporal accuracy changed only during the first session, suggesting that at the beginning of the mental training, participants were slower mentally, probably due to the novelty effects of the training. According to the principle of temporal equivalence, the average index between the number of executed and imagined presses keypresses was 1.06, very close to 1. Thus, participants retained the motor sequence temporal features during MI. In fact, older adults may show temporal similarity between MI and actual execution, although with large interindividual differences (Saimpont et al., 2015). Moreover, subjects with good temporal similarities did not necessarily show the best performance increases, adding to the debate of how interindividual differences in MI abilities influence motor performance improvement (Saimpont et al., 2015; Ruffino et al., 2017).

Limitations

One limit relates to performance gains after MIP which may partly be explained by the weak amount of PP performed during the physical pre- and post-tests (11% of the total practice). Nevertheless, it is unlikely that performance improvement would come from PP only as the effect size of training was large ($\eta^2 = 0.56$). The effectiveness of MIP has now been widely demonstrated in the elderly (for review, see Marusic and Grosprêtre, 2018). It would be interesting to test whether adding PP to MIP could cause larger performance gains (Saimpont et al., 2021). Knowing that many factors affect tDCS responsiveness in aging brain structures (Fujiyama et al., 2014), including groups of young participants could also have facilitated results analysis. The age-related neurophysiological changes influencing the responsiveness to tDCS and their relation with MIP need to be further studied to find the best combination of tDCS and MIP in this population. In addition, the effects of various tDCS dosage (higher than 1.5 mA) deserve to be explored to better understand the complex dose–response relationship and to control for possible confounding factors.

Finally, sleep (quality and quantity) was assessed with a participative questionnaire. Yet, aging changes the architecture of sleep which, in turn, reduces the capacity of MSL consolidation (King et al., 2013; Fogel et al., 2017). As inter-individual differences in sleep quality/quantity are decisive (for review, see Ohayon et al., 2004), controlling these parameters more objectively would be of great interest, given the impact of sleep on memory consolidation after MIP (Debarnot et al., 2009; Bonassi et al., 2020).

Conclusion

Three consecutive daily sessions of MIP improved performance of a SFTT, mainly through online-effects during the first two training sessions. We also showed a stabilization of performance among MIP sessions (off-line consolidation) and a long-term retention of performance 1 week after practice. However, a-tDCS did not enhance the beneficial effects of MIP. Understanding the interaction between a-tDCS and MSL may have important implications for developing rehabilitation research and clinical applications. Future work is needed to further explore the optimal conditions of combining a-tDCS (where/how/when) with MIP in the elderly. Finally, the SFTT-specific MI ability increased with training, emphasizing that the elderly may benefit from MIP to improve personal MI ability.

Data availability statement

The raw data supporting the conclusions of this article will be made available by the authors, without undue reservation.

Ethics statement

The studies involving human participants were reviewed and approved by Research Ethics Committee of Lyon Sud-Est IV (CPP number: 16/020). The patients/participants provided their written informed consent to participate in this study.

References

- Bonassi, G., Lagravinese, G., Bisio, A., Ruggeri, P., Pelosin, E., Bove, M., et al. (2020). Consolidation and retention of motor skill after motor imagery training. *Neuropsychologia* 143:107472. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2020.107472
- Boraxbekk, C., Hagkvist, F., and Lindner, P. (2016). Motor and mental training in older people: transfer, interference, and associated functional neural responses. *Neuropsychologia* 89, 371–377. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2016.07.019
- Brown, R. M., Robertson, E. M., and Press, D. Z. (2009). Sequence skill acquisition and off-line learning in normal aging. *PLoS One* 4:e6683. doi: 10.1371/journal.pone.0006683
- Brunoni, A. R., Amadera, J., Berbel, B., Volz, M. S., Rizzerio, B. G., and Fregni, F. (2011). A systematic review on reporting and assessment of adverse effects associated with transcranial direct current stimulation. *Int. J. Neuropsychopharmacol.* 14, 1133–1145. doi: 10.1017/S1461145710001690
- Buch, E. R., Santarnecchi, E., Antal, A., Born, J., Celnik, P. A., Classen, J., et al. (2017). Effects of tDCS on motor learning and memory formation: a consensus and critical position paper. *Clin. Neurophysiol.* 128, 589–603. doi: 10.1016/j.clinph.2017.01.004

Author contributions

NB, AG, CC, PK-S, and AS have made substantial contributions to the conception of the study. CM and CB to the data acquisition. AM, CM, SD, FR, and AS to the data analysis. AM, CC, and AS to the interpretation of data and have drafted the work. All authors contributed to the article and approved the submitted version.

Funding

This study was supported by the Hospices Civils de Lyon (HCL).

Conflict of interest

The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

Publisher's note

All claims expressed in this article are solely those of the authors and do not necessarily represent those of their affiliated organizations, or those of the publisher, the editors and the reviewers. Any product that may be evaluated in this article, or claim that may be made by its manufacturer, is not guaranteed or endorsed by the publisher.

Supplementary material

The Supplementary material for this article can be found online at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnagi.2022.1060791/full#supplementary-material>

Caçola, P., Roberson, J., and Gabbard, C. (2013). Aging in movement representations for sequential finger movements: a comparison between young-, middle-aged, and older adults. *Brain Cogn.* 82, 1–5. doi: 10.1016/j.bandc.2013.02.003

Censor, N., Dimyan, M. A., and Cohen, L. G. (2010). Modification of existing human motor memories is enabled by primary cortical processing during memory reactivation. *Curr. Biol.* 20, 1545–1549. doi: 10.1016/j.cub.2010.07.047

Collet, C., Guillot, A., Lebon, F., Mac Intyre, T., and Moran, A. (2011). Measuring motor imagery using psychometric, behavioral, and psychophysiological tools. *Exerc. Sport Sci. Rev.* 39, 85–92. doi: 10.1097/JES.0b013e31820ac5e0

Dayan, E., and Cohen, L. G. (2011). Neuroplasticity subserving motor skill learning. *Neuron* 72, 443–454. doi: 10.1016/j.neuron.2011.10.008

Debarnot, U., Castellani, E., and Guillot, A. (2012). Selective delayed gains following motor imagery of complex movements. *Arch. Ital. Biol.* 150, 238–250. doi: 10.4449/aib.v150i4.1394

- Debarnot, U., Clerget, E., and Olivier, E. (2011). Role of the Primary Motor Cortex in the Early Boost in Performance Following Mental Imagery Training. *PLoS ONE* 6:e26717. doi: 10.1371/journal.pone.0026717
- Debarnot, U., Creveaux, T., Collet, C., Doyon, J., and Guillot, A. (2009). Sleep contribution to motor memory consolidation: a motor imagery study. *Sleep* 32, 1559–1565. doi: 10.1093/sleep/32.12.1559
- Debarnot, U., Maley, L., Rossi, D. D., and Guillot, A. (2010). Motor interference does not impair the memory consolidation of imagined movements. *Brain Cogn.* 74, 52–57. doi: 10.1016/j.bandc.2010.06.004
- Debarnot, U., Metais, A., Digonet, G., Freitas, E., Blache, Y., and Saimpont, A. (2022). Sleep dependent consolidation of gross motor sequence learning with motor imagery. *Psychol. Sport Exerc.* 61:102216. doi: 10.1016/j.psychsport.2022.102216
- Debarnot, U., Neveu, R., Samaha, Y., Saruco, E., Macintyre, T., and Guillot, A. (2019). Acquisition and consolidation of implicit motor learning with physical and mental practice across multiple days of anodal tDCS. *Neurobiol. Learn. Mem.* 164:107062. doi: 10.1016/j.nlm.2019.107062
- Decety, J., Jeannerod, M., and Prablanc, C. (1989). The timing of mentally represented actions. *Behav. Brain Res.* 34, 35–42. doi: 10.1016/S0166-4328(89)80088-9
- Di Rienzo, F., Debarnot, U., Daligault, S., Saruco, E., Delpuech, C., Doyon, J., et al. (2016). Online and offline performance gains following motor imagery practice: a comprehensive review of behavioral and neuroimaging studies. *Front. Hum. Neurosci.* 10:315. doi: 10.3389/fnhum.2016.00315
- Doyon, J., and Benali, H. (2005). Reorganization and plasticity in the adult brain during learning of motor skills. *Curr. Opin. Neurobiol.* 15, 161–167. doi: 10.1016/j.conb.2005.03.004
- Doyon, J., Gabbitov, E., Vahdat, S., Lungu, O., and Boutin, A. (2018). Current issues related to motor sequence learning in humans. *Curr. Opin. Behav. Sci.* 20, 89–97. doi: 10.1016/j.cobeha.2017.11.012
- Dumel, G., Bourassa, M.-É., Charlebois-Plante, C., Desjardins, M., Doyon, J., Saint-Amour, D., et al. (2018). Multisession anodal transcranial direct current stimulation induces motor cortex plasticity enhancement and motor learning generalization in an aging population. *Clin. Neurophysiol.* 129, 494–502. doi: 10.1016/j.clinph.2017.10.041
- Dumel, G., Bourassa, M.-É., Desjardins, M., Voarino, N., Charlebois-Plante, C., Doyon, J., et al. (2016). Multisession anodal tDCS protocol improves motor system function in an aging population. *Neural Plast.* 2016, 1–8. doi: 10.1155/2016/5961362
- Farnad, L., Ghasemian-Shirvan, E., Mosayebi-Samani, M., Kuo, M.-F., and Nitsche, M. A. (2021). Exploring and optimizing the neuroplastic effects of anodal transcranial direct current stimulation over the primary motor cortex of older humans. *Brain Stimul.* 14, 622–634. doi: 10.1016/j.brs.2021.03.013
- Fischer, S., Hallschmid, M., Elsner, A. L., and Born, J. (2002). Sleep forms memory for finger skills. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99, 11987–11991. doi: 10.1073/pnas.182178199
- Foerster, Á., Rocha, S., Wiesiolek, C., Chagas, A. P., Machado, G., Silva, E., et al. (2013). Site-specific effects of mental practice combined with transcranial direct current stimulation on motor learning. *Eur. J. Neurosci.* 37, 786–794. doi: 10.1111/ejn.12079
- Fogel, S. M., Albouy, G., Vien, C., King, B. R., Hoge, R. D., Jbabdi, S., et al. (2012). Age-related differences in cerebral activation for motor sequence learning are correlated with sleep spindles. *J. Sleep Res.* 21:5
- Fogel, S., Vien, C., Karni, A., Benali, H., Carrier, J., and Doyon, J. (2017). Sleep spindles: a physiological marker of age-related changes in gray matter in brain regions supporting motor skill memory consolidation. *Neurobiol. Aging* 49, 154–164. doi: 10.1016/j.neurobiolaging.2016.10.009
- Folstein, M. F., Folstein, S. E., and McHugh, P. R. (1975). Mini-mental state. *J. Psychiatr. Res.* 12, 189–198. doi: 10.1016/0022-3956(75)90026-6
- Freitas, E., Saimpont, A., Blache, Y., and Debarnot, U. (2020). Acquisition and consolidation of sequential footstep movements with physical and motor imagery practice. *Scand. J. Med. Sci. Sports* 30, 2477–2484. doi: 10.1111/sms.13799
- Fujiyama, H., Hyde, J., Hinder, M. R., Kim, S.-J., McCormack, G. H., Vickers, J. C., et al. (2014). Delayed plastic responses to anodal tDCS in older adults. *Front. Aging Neurosci.* 6:115. doi: 10.3389/fnagi.2014.00115
- Gal, C., Gabbitov, E., Maaravi-Hesseg, R., Karni, A., and Korman, M. (2019). A delayed advantage: multi-session training at evening hours leads to better long-term retention of motor skill in the elderly. *Front. Aging Neurosci.* 11:321. doi: 10.3389/fnagi.2019.00321
- Gentili, R., Han, C. E., Schweighofer, N., and Papaxanthis, C. (2010). Motor learning without doing: trial-by-trial improvement in motor performance during mental training. *J. Neurophysiol.* 104, 774–783. doi: 10.1152/jn.00257.2010
- Goodwill, A. M., Reynolds, J., Daly, R. M., and Kidgell, D. J. (2013). Formation of cortical plasticity in older adults following tDCS and motor training. *Front. Aging Neurosci.* 5:87. doi: 10.3389/fnagi.2013.00087
- Grafton, S. T., Hazeltine, E., and Ivry, R. B. (2002). Motor sequence learning with the nondominant left hand: a PET functional imaging study. *Exp. Brain Res.* 146, 369–378. doi: 10.1007/s00221-002-1181-y
- Greeley, B., Barnhoorn, J. S., Verwey, W. B., and Seidler, R. D. (2022). Anodal transcranial direct current stimulation over prefrontal cortex slows sequence learning in older adults. *Front. Hum. Neurosci.* 16:814204. doi: 10.3389/fnhum.2022.814204
- Grosprêtre, S., Lebon, F., Papaxanthis, C., and Martin, A. (2016). New evidence of corticospinal network modulation induced by motor imagery. *J. Neurophysiol.* 115, 1279–1288. doi: 10.1152/jn.00952.2015
- Gudberg, C., Wulff, K., and Johansen-Berg, H. (2015). Sleep-dependent motor memory consolidation in older adults depends on task demands. *Neurobiol. Aging* 36, 1409–1416. doi: 10.1016/j.neurobiolaging.2014.12.014
- Guillot, A., and Collet, C. (2005). Duration of mentally simulated movement: a review. *J. Mot. Behav.* 37, 10–20. doi: 10.3200/JMBR.37.1.10-20
- Guillot, A., Di Rienzo, F., and Collet, C. (2014). “The Neurofunctional Architecture of Motor Imagery” in *Advanced Brain Neuroimaging Topics in Health and Disease: Methods and Applications*. eds. T. D. Papageorgiou, G. I. Christopoulos and S. M. Smirnakis (London: IntechOpen.). doi: 10.5772/58270
- Guillot, A., Tolleron, C., and Collet, C. (2010). Does motor imagery enhance stretching and flexibility? *J. Sports Sci.* 28, 291–298. doi: 10.1080/02640410903473828
- Halsband, U., and Lange, R. K. (2006). Motor learning in man: a review of functional and clinical studies. *J. Physiol.* 99, 414–424. doi: 10.1016/j.jphysparis.2006.03.007
- Hamel, M. F., and Lajoie, Y. (2005). Mental imagery. Effects on static balance and attentional demands of the elderly. *Aging Clin. Exp. Res.* 17, 223–228. doi: 10.1007/BF03324601
- Hanakawa, T., Dimyan, M. A., and Hallett, M. (2008). Motor planning, imagery, and execution in the distributed motor network: a time-course study with functional MRI. *Cereb. Cortex* 18, 2775–2788. doi: 10.1093/cercor/bhn036
- Hardwick, R. M., Caspers, S., Eickhoff, S. B., and Swinnen, S. P. (2018). Neural correlates of action: comparing meta-analyses of imagery, observation, and execution. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 94, 31–44. doi: 10.1016/j.neubiorev.2018.08.003
- Héту, S., Grégoire, M., Saimpont, A., Coll, M.-P., Eugène, F., Michon, P.-E., et al. (2013). The neural network of motor imagery: an ALE meta-analysis. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 37, 930–949. doi: 10.1016/j.neubiorev.2013.03.017
- Hotermans, C., Peigneux, P., Noordhout, A. M. De, Moonen, G., and 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. *Eur. J. Neurosci.* 28, 1216, 1221. doi: 10.1111/j.1460-9568.2008.06421.x
- Hummel, F. C., Heise, K., Celnik, P., Floel, A., Gerloff, C., and Cohen, L. G. (2010). Facilitating skilled right hand motor function in older subjects by anodal polarization over the left primary motor cortex. *Neurobiol. Aging* 31, 2160–2168. doi: 10.1016/j.neurobiolaging.2008.12.008
- Indahlstari, A., Albizu, A., O’Shea, A., Forbes, M. A., Nissim, N. R., Kraft, J. N., et al. (2020). Modeling transcranial electrical stimulation in the aging brain. *Brain Stimul.* 13, 664–674. doi: 10.1016/j.brs.2020.02.007
- Jeannerod, M. (1995). Mental imagery in the motor context. *Neuropsychologia* 33, 1419–1432. doi: 10.1016/0028-3932(95)00073-C
- Jenkins, I., Brooks, D., Nixon, P., Frackowiak, R., and Passingham, R. (1994). Motor sequence learning: a study with positron emission tomography. *J. Neurosci.* 14, 3775–3790. doi: 10.1523/JNEUROSCI.14-06-03775.1994
- Kalafat, M., Hugonot-Diener, L., and Poitrenaud, J. (2003). The Mini Mental State (MMS): French standardization and normative data [Standardisation et étalonnage français du “Mini Mental State” (MMS) version GRÉCO]. *Rev Neuropsychol.* 13, 209–236.
- Karni, A., Meyer, G., Rey-Hipolito, C., Jezzard, P., Adams, M. M., Turner, R., et al. (1998). The acquisition of skilled motor performance: fast and slow experience-driven changes in primary motor cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 95, 861–868. doi: 10.1073/pnas.95.3.861
- Kessels, R. P., van Zandvoort, M. J., Postma, A., Kappelle, L. J., and de Haan, E. H. (2000). The Corsi block-tapping task: standardization and normative data. *Appl. Neuropsychol.* 7, 252–258. doi: 10.1207/S15324826AN0704_8
- Kilteni, K., Andersson, B. J., Houborg, C., and Ehrsson, H. H. (2018). Motor imagery involves predicting the sensory consequences of the imagined movement. *Nat. Commun.* 9:1617. doi: 10.1038/s41467-018-03989-0
- King, B. R., Fogel, S. M., Albouy, G., and Doyon, J. (2013). Neural correlates of the age-related changes in motor sequence learning and motor adaptation in older adults. *Front. Hum. Neurosci.* 7:142. doi: 10.3389/fnhum.2013.00142

- King, B. R., Hoedmoser, K., Hirschauer, F., Dolfen, N., and Albouy, G. (2017). Sleeping on the motor engram: the multifaceted nature of sleep-related motor memory consolidation. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 80, 1–22. doi: 10.1016/j.neubiorev.2017.04.026
- Korman, M., Dagan, Y., and Karni, A. (2015). Nap it or leave it in the elderly: a nap after practice relaxes age-related limitations in procedural memory consolidation. *Neurosci. Lett.* 606, 173–176. doi: 10.1016/j.neulet.2015.08.051
- Korman, M., Doyon, J., Doljansky, J., Carrier, J., Dagan, Y., and Karni, A. (2007). Daytime sleep condenses the time course of motor memory consolidation. *Nat. Neurosci.* 10, 1206–1213. doi: 10.1038/nn1959
- Lebon, F., Gueugneau, N., and Papaxanthis, C. (2013). Internal models and motor imagery. *Move. Sport Sci.-Sci. Motricité* 82, 51–61. doi: 10.1051/sm/20103092
- Maclean, A. W., Fekken, G. C., Saskin, P., and Knowles, J. B. (1992). Psychometric evaluation of the Stanford sleepiness scale. *J. Sleep Res.* 1, 35–39. doi: 10.1111/j.1365-2869.1992.tb00066.x
- Malouin, F., Jackson, P. L., and Richards, C. L. (2013). Towards the integration of mental practice in rehabilitation programs. A critical review. *Front Hum Neurosci* 7:576. doi: 10.3389/fnhum.2013.00576
- Malouin, F., Richards, C. L., and Durand, A. (2010). Normal aging and motor imagery vividness: implications for mental practice training in rehabilitation. *Arch. Phys. Med. Rehabil.* 91, 1122–1127. doi: 10.1016/j.apmr.2010.03.007
- Malouin, F., Richards, C. L., Jackson, P. L., Lafleur, M. F., Durand, A., and Doyon, J. (2007). The kinesthetic and visual imagery questionnaire (KVIQ) for assessing motor imagery in persons with physical disabilities: a reliability and construct validity study. *J. Neurol. Phys. Ther.* 31, 20–29. doi: 10.1097/01.NPT.0000260567.24122.64
- Marusic, U., and Grosprêtre, S. (2018). Non-physical approaches to counteract age-related functional deterioration: applications for rehabilitation and neural mechanisms. *Eur. J. Sport Sci.* 18, 639–649. doi: 10.1080/17461391.2018.1447018
- Mary, A., Bourguignon, M., Wens, V., Op de Beek, M., Leproult, R., De Tiège, X., et al. (2015). Aging reduces experience-induced sensorimotor plasticity. A magnetoencephalographic study. *Neuro Image* 104, 59–68. doi: 10.1016/j.neuroimage.2014.10.010
- Miranda, P. C., Lomarev, M., and Hallett, M. (2006). Modeling the current distribution during transcranial direct current stimulation. *Clin. Neurophysiol.* 117, 1623–1629. doi: 10.1016/j.clinph.2006.04.009
- Mutha, P. K., Haaland, K. Y., and Sainburg, R. L. (2012). The effects of brain lateralization on motor control and adaptation. *J. Mot. Behav.* 44, 455–469. doi: 10.1080/00222895.2012.747482
- Nitsche, M. A., Cohen, L. G., Wassermann, E. M., Priori, A., Lang, N., Antal, A., et al. (2008). Transcranial direct current stimulation: state of the art 2008. *Brain Stimul.* 1, 206–223. doi: 10.1016/j.brs.2008.06.004
- Nitsche, M. A., Doemkes, S., Karaköse, T., Antal, A., Liebetanz, D., Lang, N., et al. (2007). Shaping the effects of transcranial direct current stimulation of the human motor cortex. *J. Neurophysiol.* 97, 3109–3117. doi: 10.1152/jn.01312.2006
- Nitsche, M. A., and Paulus, W. (2000). Excitability changes induced in the human motor cortex by weak transcranial direct current stimulation. *J. Physiol.* 527, 633–639. doi: 10.1111/j.1469-7793.2000.t01-1-00633.x
- Ohayon, M. M., Carskadon, M. A., Guilleminault, C., and Vitiello, M. V. (2004). Meta-analysis of quantitative sleep parameters from childhood to old age in healthy individuals: developing normative sleep values across the human lifespan. *Sleep* 27, 1255–1273. doi: 10.1093/sleep/27.7.1255
- Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia* 9, 97–113. doi: 10.1016/0028-3932(71)90067-4
- Opitz, A., Paulus, W., Will, S., Antunes, A., and Thielscher, A. (2015). Determinants of the electric field during transcranial direct current stimulation. *Neuro Image* 109, 140–150. doi: 10.1016/j.neuroimage.2015.01.033
- Parikh, P. J., and Cole, K. J. (2014). Effects of transcranial direct current stimulation in combination with motor practice on dexterous grasping and manipulation in healthy older adults. *Phys. Rep.* 2:e00255. doi: 10.1002/phy2.255
- Penhune, V. B., and Steele, C. J. (2012). Parallel contributions of cerebellar, striatal and M1 mechanisms to motor sequence learning. *Behav. Brain Res.* 226, 579–591. doi: 10.1016/j.bbr.2011.09.044
- Penhune, V. B., and Doyon, J. (2002). Dynamic cortical and subcortical networks in learning and delayed recall of timed motor sequences. *J. Neurosci.* 22, 1397–1406. doi: 10.1523/JNEUROSCI.22-04-01397.2002
- Pinheiro, J., and Bates, D. (2021). nlme: Linear and nonlinear mixed effects models (R package version 3.1–159). Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=nlme> (Accessed June 7, 2022).
- Puri, R., Hinder, M. R., Cauty, A. J., and Summers, J. J. (2016). Facilitatory non-invasive brain stimulation in older adults: the effect of stimulation type and duration on the induction of motor cortex plasticity. *Exp. Brain Res.* 234, 3411–3423. doi: 10.1007/s00221-016-4740-3
- Puri, R., Hinder, M. R., Krüger, M., and Summers, J. J. (2021). Timing-specific effects of single-session M1 anodal tDCS on motor sequence retention in healthy older adults. *Neuroimage: Rep.* 1:100009. doi: 10.1016/j.ynirp.2021.100009
- Raw, R., Allen, R., Mon-Williams, M., and Wilkie, R. (2016). Motor sequence learning in healthy older adults is not necessarily facilitated by transcranial direct current stimulation (tDCS). *Geriatrics* 1:32. doi: 10.3390/geriatrics1040032
- Reis, J., Schambra, H. M., Cohen, L. G., Buch, E. R., Fritsch, B., Zarahn, E., et al. (2009). Noninvasive cortical stimulation enhances motor skill acquisition over multiple days through an effect on consolidation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 1590–1595. doi: 10.1073/pnas.0805413106
- Rieckmann, A., Fischer, H., and Bäckman, L. (2010). Activation in striatum and medial temporal lobe during sequence learning in younger and older adults: relations to performance. *Neuro Image* 50, 1303–1312. doi: 10.1016/j.neuroimage.2010.01.015
- Rodgers, W., Hall, C., and Buckolz, E. (1991). The effect of an imagery training program on imagery ability, imagery use, and figure skating performance. *J. Appl. Sport Psychol.* 3, 109–125. doi: 10.1080/10413209108406438
- Ruffino, C., Papaxanthis, C., and Lebon, F. (2017). The influence of imagery capacity in motor performance improvement. *Exp. Brain Res.* 235, 3049–3057. doi: 10.1007/s00221-017-5039-8
- Ruffino, C., Truong, C., Dupont, W., Bouguila, F., Michel, C., Lebon, F., et al. (2021). Acquisition and consolidation processes following motor imagery practice. *Sci. Rep.* 11:2295. doi: 10.1038/s41598-021-81994-y
- Rumpf, J.-J., Wegscheider, M., Hinselmann, K., Fricke, C., King, B. R., Weise, D., et al. (2017). Enhancement of motor consolidation by post-training transcranial direct current stimulation in older people. *Neurobiol. Aging* 49, 1–8. doi: 10.1016/j.neurobiolaging.2016.09.003
- Saimpont, A., Malouin, F., Durand, A., Mercier, C., di Rienzo, F., Saruco, E., et al. (2021). The effects of body position and actual execution on motor imagery of locomotor tasks in people with a lower-limb amputation. *Sci. Rep.* 11:13788. doi: 10.1038/s41598-021-93240-6
- Saimpont, A., Malouin, F., Tousignant, B., and Jackson, P. L. (2013). Motor imagery and aging. *J. Mot. Behav.* 45, 21–28. doi: 10.1080/00222895.2012.740098
- Saimpont, A., Malouin, F., Tousignant, B., and Jackson, P. L. (2015). Assessing motor imagery ability in younger and older adults by combining measures of vividness, controllability and timing of motor imagery. *Brain Res.* 1597, 196–209. doi: 10.1016/j.brainres.2014.11.050
- Saimpont, A., Mercier, C., Malouin, F., Guillot, A., Collet, C., Doyon, J., et al. (2016). Anodal transcranial direct current stimulation enhances the effects of motor imagery training in a finger tapping task. *Eur. J. Neurosci.* 43, 113–119. doi: 10.1111/ejn.13122
- Saruco, E., Di Rienzo, F., Nunez-Nagy, S., Rubio-Gonzalez, M. A., Jackson, P. L., Collet, C., et al. (2017). Anodal tDCS over the primary motor cortex improves motor imagery benefits on postural control: a pilot study. *Sci. Rep.* 7:480. doi: 10.1038/s41598-017-00509-w
- Sawaki, L., Yaseen, Z., Kopylev, L., and Cohen, L. G. (2003). Age-dependent changes in the ability to encode a novel elementary motor memory. *Ann. Neurol.* 53, 521–524. doi: 10.1002/ana.10529
- Schambra, H. M., Abe, M., Luckenbaugh, D. A., Reis, J., Krakauer, J. W., and Cohen, L. G. (2011). Probing for hemispheric specialization for motor skill learning: a transcranial direct current stimulation study. *J. Neurophysiol.* 106, 652–661. doi: 10.1152/jn.00210.2011
- Schuster, C., Hilfiker, R., Amft, O., Scheidhauer, A., Andrews, B., Butler, J., et al. (2011). Best practice for motor imagery: a systematic literature review on motor imagery training elements in five different disciplines. *BMC Med.* 9:75. doi: 10.1186/1741-7015-9-75
- Seidler, R. D., Bernard, J. A., Burutolu, T. B., Fling, B. W., Gordon, M. T., Gwin, J. T., et al. (2010). Motor control and aging: links to age-related brain structural, functional, and biochemical effects. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 34, 721–733. doi: 10.1016/j.neubiorev.2009.10.005
- Serrien, D. J., Ivry, R. B., and Swinnen, S. P. (2006). Dynamics of hemispheric specialization and integration in the context of motor control. *Nat. Rev. Neurosci.* 7, 160–166. doi: 10.1038/nrn1849
- Shea, C. (2006). Age-related effects in sequential motor learning. *Phys. Ther.* 86, 478–488. doi: 10.1093/ptj/86.4.478
- Sobierajewicz, J., Jaśkowski, W., and Van der Lubbe, R. H. J. (2019). Does transcranial direct current stimulation affect the learning of a fine sequential hand motor skill with motor imagery? *J. Mot. Behav.* 51, 451–465. doi: 10.1080/00222895.2018.1513395
- Spencer, R. M. C., Gouw, A. M., and Ivry, R. B. (2007). Age-related decline of sleep-dependent consolidation. *Learn. Mem.* 14, 480–484. doi: 10.1101/lm.569407

- Stagg, C. J., Jayaram, G., Pastor, D., Kincses, Z. T., Matthews, P. M., and Johansen-Berg, H. (2011). Polarity and timing-dependent effects of transcranial direct current stimulation in explicit motor learning. *Neuropsychologia* 49, 800–804. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2011.02.009
- Stagg, C. J., and Nitsche, M. A. (2011). Physiological basis of transcranial direct current stimulation. *Neuroscientist* 17, 37–53. doi: 10.1177/1073858410386614. PMID: 21343407
- Summers, J. J., Kang, N., and Cauraugh, J. H. (2016). Does transcranial direct current stimulation enhance cognitive and motor functions in the ageing brain? A systematic review and meta-analysis. *Ageing Res. Rev.* 25, 42–54. doi: 10.1016/j.arr.2015.11.004
- Thair, H., Holloway, A. L., Newport, R., and Smith, A. D. (2017). Transcranial direct current stimulation (tDCS): a Beginner's guide for design and implementation. *Front. Neurosci.* 11:641. doi: 10.3389/fnins.2017.00641
- Vanclief, K., Meesen, R., Swinnen, S. P., and Fujiyama, H. (2016). TDCS over left M1 or DLPFC does not improve learning of a bimanual coordination task. *Sci. Rep.* 6:35739. doi: 10.1038/srep35739
- Vien, C., Boré, A., Lungu, O., Benali, H., Carrier, J., Fogel, S., et al. (2016). Age-related white-matter correlates of motor sequence learning and consolidation. *Neurobiol. Aging* 48, 13–22. doi: 10.1016/j.neurobiolaging.2016.08.006
- Walker, M. P., Brakefield, T., Allan Hobson, J., and Stickgold, R. (2003). Dissociable stages of human memory consolidation and reconsolidation. *Nature* 425, 616–620. doi: 10.1038/nature01930
- Walker, M. P., Brakefield, T., Morgan, A., Hobson, J. A., and Stickgold, R. (2002). Practice with sleep makes perfect. *Neuron* 35, 205–211. doi: 10.1016/S0896-6273(02)00746-8
- Wang, L., Zhang, Y., Zhang, J., Sang, L., Li, P., Yan, R., et al. (2019). Aging changes effective connectivity of motor networks during motor execution and motor imagery. *Front. Aging Neurosci.* 11:312. doi: 10.3389/fnagi.2019.00312
- Willingham, D. B. (1998). A neuropsychological theory of motor skill learning. *Psychol. Rev.* 105, 558–584. doi: 10.1037/0033-295X.105.3.558
- Wilson, J. K., Baran, B., Pace-Schott, E. F., Ivry, R. B., and Spencer, R. M. C. (2012). Sleep modulates word-pair learning but not motor sequence learning in healthy older adults. *Neurobiol. Aging* 33, 991–1000. doi: 10.1016/j.neurobiolaging.2011.06.029
- Wolpert, D. M., and Flanagan, J. R. (2001). Motor prediction. *Curr. Biol.* 11, R729–R732. doi: 10.1016/S0960-9822(01)00432-8
- Zimmerman, M., Nitsch, M., Giraux, P., Gerloff, C., Cohen, L. G., and Hummel, F. C. (2013). Neuroenhancement of the aging brain: restoring skill acquisition in old subjects. *Ann. Neurol.* 73, 10–15. doi: 10.1002/ana.23761

CONCLUSION.

L'ÉTUDE STIM avait pour objectif d'évaluer les effets combinés de la PIM et de la STCC anodale de 1,5 mA appliquée sur M1 lors de l'apprentissage d'une SFTT au cours de trois sessions consécutives, suivies d'un test de rétention une semaine plus tard. Pour cela, 32 participants jeunes ($21,1 \pm 1,9$ ans) et 30 participants âgées ($71,5 \pm 4,8$ ans) ont été recrutés.

Qu'il s'agisse des participants jeunes ou âgés, les résultats indiquent que les groupes ayant reçu la STCC anodale et ceux ayant reçu une STCC placebo ont tous significativement amélioré leurs performances au cours des deux premières sessions d'entraînement (gains en ligne) et ont maintenu leurs performances au même niveau entre les sessions d'entraînement (consolidation hors ligne), ainsi qu'après une phase de rétention d'une semaine. Cependant, il n'y avait pas de différences significatives dans l'évolution des performances entre les groupes STCC anodale et STCC placebo.

Performances motrices. Gains en ligne, stabilisation hors ligne et rétention à long terme.

A la suite d'une PIM, les résultats indiquent que les gains de performance étaient plus élevés le premier jour (40 % pour les jeunes et 30 % pour les âgés) par rapport au deuxième jour (18 % pour les jeunes et 17 % pour les âgés), et qu'il n'y a pas eu d'amélioration significative de la performance le troisième jour d'entraînement (9,8 % pour les jeunes et 8,2 % pour les âgés). Ces résultats confirment et élargissent des conclusions précédentes (Boraxbekk et al., 2016; Debarnot et al., 2019; Bonassi et al., 2020) en fournissant une analyse détaillée de l'évolution des performances au sein des sessions d'entraînement. Ainsi, deux ou trois sessions d'entraînement consécutives sont suffisantes pour atteindre un plateau de performance, du moins pour une tâche de SFTT. En examinant la première session, les participants âgés ont montré des performances initiales plus lentes que les jeunes, tant sur le plan physique que mental. Cependant, ils ont tout de même été capables d'apprendre par le biais de la PIM (Fig.54A). Ces résultats confirment les effets positifs de la PIM chez les participants âgés (Marusic & Grosprêtre, 2018 pour une revue; Ruffino et al., 2019; Hilt et al., 2023). Entre chaque session séparée par 24 heures, tant chez les sujets jeunes que chez les âgés, nous avons constaté une stabilisation des performances. Ces résultats renforcent l'idée que, suite à une PIM, une amélioration systématique des performances après une période de sommeil n'est pas nécessairement observée chez les jeunes (Debarnot et al., 2015, 2019; Freitas et al., 2020). De plus, ils révèlent pour la première fois une stabilisation hors ligne des performances après une PIM chez les personnes âgées. Il est donc nécessaire de poursuivre les recherches pour examiner spécifiquement l'influence du sommeil afin de mieux comprendre comment des gains différés peuvent se produire après une PIM. Par ailleurs, une semaine plus tard, les performances sont

demeurées constantes, à la fois chez les sujets jeunes et âgés, ce qui confirme l'intérêt à long terme de la PIM lors de l'apprentissage d'une nouvelle tâche séquentielle (Debarnot et al., 2019 ; Bonassi et al., 2020).

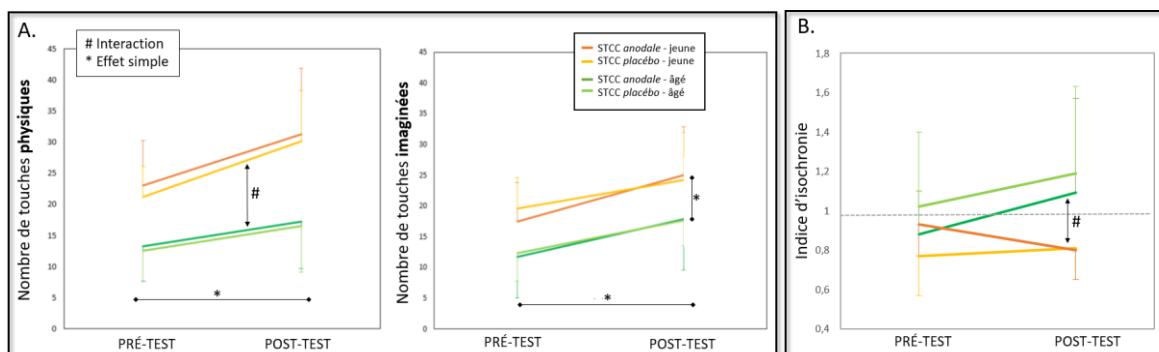


Figure 53 | Performances physiques et imaginées chez les jeunes et les âgés lors de la session.

A. Pendant la première session, les deux groupes d'âge ont amélioré leurs performances physiques (*graphique de gauche*) et mentales (*graphique de droite*). Les jeunes se sont davantage améliorés physiquement que les âgés. **B.** L'indice d'isochronie (i.e. le nombre de touches imaginées divisé par le nombre de touches physiques) était proche de 1 pour les deux groupes d'âge, témoignant d'une bonne temporalité. Cependant, au cours de cette session, cet indice a augmenté chez les âgés, tandis qu'il a diminué chez les jeunes. Les personnes âgées étaient plus rapides mentalement que physiquement à la fin de l'entraînement, et inversement pour les personnes jeunes. Notons qu'aucun effet de la STCC n'a été observé sur aucune variable. Figures issues de la communication au congrès de l'ACAPS 2021.

Performances imaginées et capacités d'imagerie motrice au cours de la tâche.

Un autre résultat essentiel concerne l'évolution du nombre de touches imaginées²⁰ sur les 15 blocs de PIM. Chez les participants âgés, nous avons observé, pour toutes les sessions, une augmentation significative du nombre de touches imaginées entre les deux premiers blocs de PIM, suivie d'une stabilisation au cours des 13 blocs suivants. En revanche, chez les jeunes, la performance mentale a atteint un plateau aux alentours du 10^{ème} bloc. Ces résultats laissent supposer l'existence d'un plafond de performance mentale intra-session, qui diffère entre les participants jeunes et âgés. Pour évaluer les performances mentales au cours de la tâche, nous avons mesuré les capacités d'IM pendant la tâche. En ce qui concerne les scores auto-rapportés (scores combinant les sensations et les images mentales), nous avons constaté en moyenne une bonne qualité d'IM, avec des scores supérieurs à 3,5 sur 5 pour les participants jeunes et 3 sur 5 pour les participants âgés, confirmant la préservation des capacités d'IM chez les personnes âgées (Saimpont et al., 2013). De plus, les scores auto déclarés s'amélioraient au fil des sessions, ce qui indique que les capacités d'IM peuvent s'améliorer avec la pratique (Ruffino et al., 2019). En ce qui concerne l'indice d'isochronie (Fig. 54B), il est intéressant de noter que, tandis que les

²⁰ Sur les blocs de 30 secondes de PIM, les participants devaient appuyer sur la barre espace du clavier avec leur main gauche après avoir imaginé une séquence. Ainsi, en multipliant par 8 le nombre de séquences imaginées (car il y avait 8 éléments dans la séquence), nous pouvons calculer le nombre de touches imaginées.

jeunes étaient plus lents mentalement que physiquement à l'issue de l'entraînement mental, les participants âgés étaient plus rapides mentalement que physiquement. De plus, ces profils d'isochronie s'accroissaient au cours des sessions.

Absence d'effet de la STCC anodale.

Malgré les preuves existantes sur l'efficacité de la stimulation en ligne pour favoriser l'AP_{seq} de SFTT par PP (Cuypers et al., 2013 ; Zimerman et al., 2010) ou par PIM (Saimpont et al., 2016, Debarnot et al., 2019), la STCC anodale n'a pas renforcée les effets bénéfiques de la PIM, que cela soit chez les sujets jeunes ou âgés. Ces résultats contredisent les conclusions des études qui montrent les avantages d'une telle combinaison (Foerster et al., 2013; Saimpont et al., 2016; Debarnot et al., 2019) et contribuent à l'inconsistance des résultats obtenus (Sobierajewicz et al., 2019). Nous formulons plusieurs hypothèses concernant l'absence d'effet, notamment le fait que la densité de stimulation pourrait ne pas avoir été suffisamment élevée, en particulier chez les participants plus âgés. Il se pourrait également que le choix de la zone du cerveau stimulée ou le moment de la stimulation de M1 n'aient pas été optimaux. Des recherches futures sont nécessaires pour explorer de manière plus approfondie les meilleures conditions pour l'application de la STCC (où, comment, et quand), dans le but d'améliorer l'AP_{seq} par PIM. Parmi ces options, la stimulation post-entraînement (i.e. au moment de la consolidation) semble être une méthode prometteuse pour surmonter les déficits de consolidation dans la population âgée.

POINTS CLÉS et PERSPECTIVES

- **Effet positif de la PIM en multisession chez des personnes jeunes et âgées.**
- **Amélioration de la vivacité de l'IM** au cours des sessions d'entraînements.
- **Limites.** Pas de groupe témoin sans entraînement. Par conséquent, les améliorations de performances observées au cours des sessions pourraient être attribuées exclusivement à la PP réalisée lors des pré-tests et des post-tests. Toutefois, cette hypothèse semble peu probable étant donné que nous avons utilisé une proportion élevée (77%) de PIM par rapport à la PP.
- **Perspective 1.** Tester différents ratios de PIM et de PP afin d'identifier ceux qui conduiraient à des gains plus importants.
- **Perspective 2.** Intégrer des mesures objectives de la qualité de l'imagerie motrice en plus des évaluations subjectives.
- **Aucun effet de la STCC anodale à 1,5mA appliquée sur M1 pendant la PIM d'une SFTT.**
- **Perspective 3.** Évaluer l'effet de l'application de la STCC après l'entraînement mental.

Etude 4 DESYNCH

INTRODUCTION.

Une des principales préoccupations des protocoles utilisant la PIM réside dans l'évaluation des capacités d'IM des participants. Elle peut être réalisée avant le début de l'entraînement, pour estimer leurs compétences générales en matière d'IM, et pendant l'entraînement, pour déterminer les capacités d'IM spécifiques à la tâche et ainsi s'assurer de la qualité du travail mental effectué (Guillot & Collet, 2008, 2010).

Généralement, ces capacités d'IM, qu'elles soient générales ou spécifiques à la tâche, sont contrôlées au moyen de mesures auto-rapportées avec des questionnaires tels que le KVIQ. Dans ce questionnaire, en utilisant une échelle analogique à cinq points, les participants notent la vivacité de l'IM, c'est-à-dire la clarté de leurs images (imagerie visuelle) et l'intensité des sensations/perceptions (imagerie kinesthésique) formées pendant l'imagination de mouvements. Un score de 1 indique la qualité d'IM la plus faible, caractérisée par l'absence d'images ou de sensations mentales. À l'inverse, un score de 5 indique le niveau d'IM le plus élevé, avec des images aussi claires que si elles étaient réellement observées et des sensations aussi intenses que lors de l'exécution physique de l'action (Malouin et al., 2007). En plus de ces évaluations psychométriques, des tests chronométriques sont utilisés pour analyser l'isochronie, c'est-à-dire savoir si les mouvements mentaux concordent temporellement avec les mouvements physiques (Guillot et Collet, 2005). Une similarité temporelle entre les mouvements imaginés et exécutés indique que les participants simulent mentalement la séquence avec une précision temporelle appropriée. Ceci peut être quantifié à travers le calcul d'indices d'isochronie (e.g. durée du mouvement imaginé / durée du mouvement exécuté), pour lequel une proximité avec 1 indique une qualité élevée de l'IM. Cependant, ces mesures ne fournissent qu'une information indirecte (et subjective, pour les questionnaires) sur ce qu'effectue réellement le participant lorsqu'il est amené à imaginer des mouvements.

Une approche complémentaire pour étudier l'efficacité de l'IM consiste à examiner sa signature neuronale. Des études d'IRM_f ont révélé l'activation de plusieurs régions cérébrales communes lors de l'IM et de l'exécution physique (Hanakawa et al., 2008; Héту et al., 2013). Ces chevauchements des activations au sein des réseaux moteurs sont interprétés comme une équivalence fonctionnelle, suggérant que les processus neurophysiologiques sous-jacents sont similaires. Aux côtés de l'IRM_f, l'EEG peut être utilisée pour suivre les changements temporels de l'activité corticale au cours d'une tâche. Il est bien documenté que l'EEG enregistre des variations distinctes entre l'état de repos et l'état d'exécution d'un mouvement. Le passage du repos à l'action se manifeste par une diminution de la puissance de l'EEG au niveau du cortex

sensorimoteur controlatéral à la tâche, dans les plages de fréquence *alpha* (8-13 Hz) et *bêta* (15-35 Hz), indiquant une désynchronisation des neurones corticaux sous-jacents (Pfurtscheller & Aranibar, 1979; Pfurtscheller & Berghold, 1989; Pfurtscheller & Lopes Da Silva, 1999; Nunez & Srinivasan, 2006). Ce phénomène est appelé « désynchronisation liée à un événement » (DLE). Plusieurs études ont montré que la DLE reflète une excitabilité neuronale accrue dans le système corticospinal, en combinant des enregistrements EEG avec une stimulation transcrânienne magnétique (Hummel et al., 2002; Takemi et al., 2013, 2015) et l'IRMf (Formaggio et al., 2008, 2013; Yuan et al., 2010). Ainsi, la DLE est considérée comme un indice de l'activation corticale. Elle se manifeste également lors de tâches d'IM, qu'elles soient simples ou complexes, comme la SFTT, et peut être interprétée comme une mesure objective de la qualité de l'IM (Pineda, 2005; Zabielska-Mendyk et al., 2018). Le rythme alpha présent au niveau des électrodes centrales est connue sous le nom de rythme *mu* (Cannon et al., 2014). Duann et Chiou, (2016) ont observé que la DLE était plus prononcée dans cette bande de fréquence que dans la bande de fréquence *bêta* lors de l'exécution ou de l'imagination d'une action. Et, même si la DLE est principalement observée au niveau du cortex controlatéral à la tâche, il est important de noter qu'elle est également présente, dans une moindre mesure, au niveau du cortex ipsilatéral (Pfurtscheller et al., 2006; Zich et al., 2017).

Pour s'assurer que le nombre de mouvements effectués mentalement est proche de celui effectué physiquement, et ainsi contrôler l'isochronie entre l'IM et l'exécution réelle, certains protocoles (*comme dans les études 3 STIM et 5 VIASTIM*) demandent aux participants d'appuyer physiquement sur une touche avec la main opposée à celle qui effectue mentalement la SFTT. Cependant, une question qui se pose dans ce type de protocoles est de savoir dans quelle mesure ce simple mouvement d'appui peut induire une DLE dans le cortex controlatéral à la main effectuant la tâche, et, par conséquent, interférer avec la DLE induite par la PP et la PIM.

Objectif principal. Examiner l'influence d'un simple appui avec la main gauche (tâche contrôle), de la PIM ou de la PP d'une SFTT réalisée avec la main droite (tâche principale), sur la désynchronisation du rythme *mu* enregistrée au niveau du cortex sensorimoteur controlatéral à la main réalisant la SFTT.

MATÉRIEL ET MÉTHODE.

2.1. Participants.

Vingt-quatre participants en bonne santé, âgés de 18 à 35 ans (14 hommes, 10 femmes, $23,6 \pm 3,0$ ans), ont été recrutés pour cette étude. Tous les participants étaient droitiers, confirmés par un score minimal de 0,5 sur l'échelle de latéralité d'Édimbourg (Oldfield, 1971). De plus, ils

devaient ne pas avoir de blessure à la main droite et ne pas pratiquer une activité exigeant une grande dextérité manuelle (p.ex. du piano) pendant plus de 3 heures par semaine, pour être inclus dans l'étude.

Avant de débiter le protocole expérimental, les participants ont été soumis à plusieurs tests et questionnaires. Tout d'abord, leur capacité de mémoire de travail a été évaluée à l'aide d'un test de Corsi informatisé²¹ (score : $6,42 \pm 1,25$) pour s'assurer de leur aptitude à apprendre la SFTT. Ensuite, leurs capacités d'IM ont été évaluées avec le KVIQ (Malouin et al., 2007). Les participants ont imaginé cinq mouvements différents, d'abord en utilisant la modalité visuelle à la première personne, puis en utilisant la modalité kinesthésique. Ils ont évalué la qualité de leurs images mentales et de leurs sensations kinesthésiques pour chaque mouvement sur une échelle de cinq points (IM visuelle $18,7 \pm 2,2$; IM kinesthésique $17,8 \pm 3,7$). Enfin, les participants ont effectué une tâche de chronométrie mentale au cours de laquelle ils ont répété deux séries de mouvements séquentiels, une fois de manière physique et deux fois mentalement (Saimpont et al., 2015). La durée de chaque mouvement, qu'il soit réalisé physiquement ou mentalement, a été mesurée entre le début et la fin de chaque séquence. L'isochronie a été évaluée en calculant le rapport temporel entre les mouvements exécutés mentalement et physiquement ($1,0 \pm 0,9s$).

2.2. Session expérimentale.

2.2.1. Equipement et dispositifs.

Les participants ont été équipés d'un bonnet EEG comportant huit électrodes positionnées autour des cortex prémoteurs et sensorimoteurs : C1, C3, C4, FC1, FC3, FC5, CP1 et CP5, conformément au système international 10-20. Les données EEG ont été recueillies à l'aide du logiciel Neuroelectrics (*Neuroelectrics Instrument Controller, NIC v2.0*) à une fréquence d'échantillonnage de 1000Hz. Les enregistrements ont été effectués lors des conditions de repos, de contrôle, de PIM et de PP. Pendant toute l'expérimentation, les participants étaient installés devant un ordinateur. Pour réaliser la SFTT, ils positionnaient leur main droite sur une manette de jeu composée de quatre touches. La séquence de mouvements était constituée de 8 éléments : 1-3-4-2-1-4-2-3 (Metais et al., 2022), lors de laquelle 1 correspond à l'index, 2 au majeur, 3 à l'annulaire et 4 à l'auriculaire. Cette manette était connectée à l'ordinateur, sur lequel le logiciel E-prime (3.0 v3.0.3.82 *Psychology Software Tools*) enregistrerait le nombre de touches effectuées. Les participants plaçaient également leur index gauche au-dessus d'un autre clavier composé de trois touches. En fonction de la condition à réaliser (contrôle [CTRL], PP ou PIM), ils appuyaient sur l'une des touches (verte, bleue et jaune). Ce deuxième clavier était connecté à l'ordinateur

²¹ PsyToolkit Web, Backward Corsi task, https://www.psychtoolkit.org/experiment-library/backward_corsi.html Kessels et al., 2008.

enregistrant les données EEG (Fig1A). Chaque fois que les participants appuyaient sur une touche, un marqueur était ajouté à l'enregistrement EEG correspondant. L'appui sur les touches et, par conséquent, les marqueurs reçus, correspondaient à chaque séquence physique et mentale réalisée, ou aux touches contrôle (simple appui) effectuées.

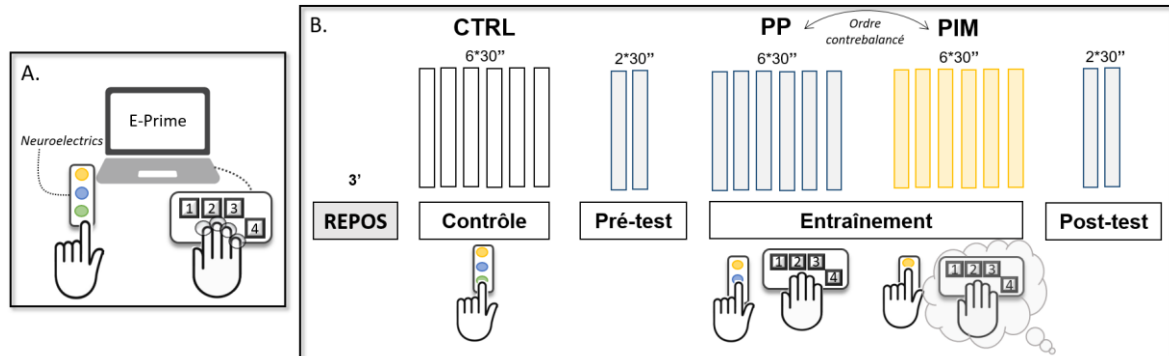


Figure 1 | Protocole expérimental.

A. Pendant l'expérimentation, les participants étaient installés avec 1) leur main droite sur une manette de jeu composée de quatre touches, connectée à un ordinateur équipé du logiciel E-prime, et 2) leur index gauche posé au-dessus de l'une des trois touches (verte, bleue ou jaune) d'un clavier relié au logiciel Neuroelectrics, qui servait à l'acquisition des données EEG. La séquence de mouvements à apprendre était composée de 8 éléments : 1-3-4-2-1-4-2-3. **B.** L'activité EEG a été enregistrée au repos puis pendant les conditions CTRL, PP et PIM. Durant la tâche contrôle, les participants devaient appuyer avec leur index gauche sur la touche verte à leur propre rythme durant 6 blocs de 30s. Ensuite, pendant les 2 blocs de 30s du pré-test et du post-test, ainsi que pendant les 6 blocs de 30s de PP, les participants devaient répéter la séquence physiquement avec leur main droite le plus de fois possible sans commettre d'erreurs. A la fin de chaque séquence physique, ils appuyaient avec leur index gauche sur la touche bleue. Durant la PIM, ils devaient répéter mentalement la séquence en combinant les images et les sensations, le plus de fois possible sans erreurs, pendant 6 blocs de 30s. A la fin de chaque séquence mentale, ils appuyaient avec leur index gauche sur la touche jaune. L'ordre des conditions PP et PIM était contrebalancé entre les participants.

2.2.2. Protocole expérimental.

Condition repos. Pour évaluer l'activité cérébrale au repos, les participants restaient sans bouger, devaient fixer une croix au milieu de l'écran et cligner des yeux à intervalles réguliers pendant une période de trois minutes.

Condition contrôle. Durant cette condition, les participants devaient appuyer sur la touche verte du clavier avec leur index gauche, à leur propre rythme, pendant 6 blocs de 30s. L'objectif était de vérifier que de petits mouvements effectués avec la main gauche ne provoquaient pas une DLE plus importante au niveau de l'électrode C3 (c'est-à-dire du côté ipsilatéral à l'appui simple de la tâche CTRL, donc du côté controlatéral à la SFTT) par rapport à la DLE normalement observée au niveau du côté controlatéral pendant la SFTT.

Pré-test. Après avoir mémorisé la séquence en la répétant cinq fois de suite sans commettre d'erreurs, les participants réalisaient le pré-test, au cours duquel ils devaient répéter la séquence

physiquement autant de fois que possible sans erreur, lors de deux blocs de 30s séparés par une pause de 15s.

Entraînement. Les participants étaient ensuite répartis aléatoirement en deux groupes d'entraînement différents : la moitié des participants a commencé par la PIM (PIM+PP) et l'autre moitié par la PP (PP+PIM).

Condition PIM. La PIM consistait à répéter mentalement - en combinant l'imagerie visuelle à la première personne et kinesthésique - la séquence correcte de mouvements, aussi rapidement que possible, pendant 6 blocs de 30s.

Condition PP. Pendant la PP, la séquence correcte de mouvement était répétée physiquement, aussi rapidement que possible, pendant 6 blocs de 30s.

Post-test. Les participants effectuaient 2 blocs de 30s de répétition physique de la séquence pour le post-test, dans les mêmes conditions que lors du pré-test.

2.4. Analyses préliminaires des données.

2.4.1. EEG.

Le pré-traitement des données EEG a été effectué avec EEGLAB²² (Matlab). Les données EEG ont été référencées au mastoïde droit puis re-référencées hors ligne à la moyenne des électrodes. Ensuite, elles ont premièrement été filtrées à l'aide d'un filtre passe-bande de 1 à 45 Hz. Les canaux défectueux et les artéfacts ont été identifiés visuellement et supprimés. Puis, les données ont été segmentées. L'enregistrement de repos a été segmenté en 45 fenêtres de 1,2 secondes. Pour les enregistrements CTRL, PIM et PP, nous avons segmenté les données autour de chaque marqueur qui correspondait à l'appui simple, à la séquence imaginée ou physique. Nous avons sélectionné des intervalles de 0 à 1,2 secondes, en considérant que zéro était le marqueur. Nous avons veillé à avoir au minimum 30 segments par condition. Nous avons ensuite effectué une transformation de Fourier rapide sur ces segments (longueur de la fenêtre, 0,4 seconde, chevauchement 0) afin de calculer les densités spectrales de puissance (en μV^2) dans l'intervalle de fréquence du rythme mu (8-13 Hz) du signal EEG.

Dans cette expérience, nous avons calculé les DLE pour les trois conditions (CTRL, PIM, PP) en utilisant comme référence une période de base définie durant l'enregistrement au repos. Ainsi, elle a été calculée en utilisant l'équation suivante : $[(A - R) / R] * 100$, où A correspond à la densité spectrale de puissance pendant les conditions (CTRL, PP, PIM), et R correspond à la

²² EEGLAB: A MATLAB toolbox for electrophysiological research. Delorme, A. & Makeig, S. (2004) *Biomedical Psychology & Human Neuroscience*, 1:11.

densité spectrale de puissance au repos. Un pourcentage inférieur à zéro indique une DLE et un pourcentage supérieur à zéro indique une SLE.

2.4.2 Statistiques.

Les données ont été analysées à l'aide de modèles linéaires mixtes sur RStudio (version 1.3) avec le sujet en tant qu'effet aléatoire. L'inspection visuelle des graphiques des résidus n'a révélé aucune déviation de l'homoscédasticité et de la normalité. Le seuil de significativité statistique a été fixé à 5 %. Des corrections de Bonferroni ont été appliquées aux tests post-hoc.

Analyse comportementale. La performance motrice a été évaluée en moyennant le nombre de touches correctes effectuées lors du pré-test et du post-test. Afin d'étudier l'évolution du nombre de pressions de touches correctes après l'entraînement, TEST (pré-test et post-test), GROUPE (PIM+PP et PP+PIM) et leur interaction ont été introduits en tant qu'effets fixes.

Analyse de le DLE durant les tâches.

Analyse 1 : DLE dans le cortex controlatéral à la SFTT. Afin d'étudier le pourcentage de DLE, la CONDITION (CTRL, PIM et PP) et l'ÉLECTRODE (C1, C3, FC1, FC3, FC5, CP1, CP5) ont été introduits en tant que facteurs fixes avec des effets d'interactions.

Analyse 2 : Cortex controlatéral vs ipsilatéral. Pour l'analyse C3 vs C4 (respectivement controlatéral et ipsilatéral à la SFTT, mais ipsilatéral et controlatéral à la tâche contrôle), le pourcentage de DLE a été étudié en fonction de la CONDITION (CTRL, PIM et PP) et de l'ÉLECTRODE (C3, C4) qui ont été introduits en tant que facteurs fixes avec des effets d'interactions.

RÉSULTATS.

3.1. Résultats comportementaux.

L'analyse statistique du nombre de touches correctes a révélé un effet du TEST ($F_{1,22}=50,09$, $p<0,001$, $\eta^2=0,69$), mais aucun effet du GROUPE ($F_{1,22}=0,63$, $p=0,43$) et aucune interaction TEST * GROUPE ($F_{1,22}=0,46$, $p=0,50$). Les deux groupes ont augmenté leur nombre de touches correctes entre le pré-test ($47,1 \pm 18,5$) et le post-test ($70,3 \pm 30,8$; $p<0,001$; Fig.2A).

3.2. Résultats de la DLE.

Analyse 1 : DLE dans le cortex controlatéral à la SFTT.

L'analyse statistique a révélé un effet de la CONDITION ($F_{2,901}=17,2$, $p<0,001$, $\eta^2=0,04$) et de l'ÉLECTRODE ($F_{6,901}=9,0$, $p<0,001$, $\eta^2=0,06$). Aucune interaction entre les facteurs n'a été trouvée. Les tests *post hoc* pour l'effet CONDITION ont révélé des différences entre CTRL et PIM ($-20,9 \pm 29\%$ vs. $-32,1 \pm 30\%$, $p<0,001$), CTRL et PP ($-20,9 \pm 29\%$ vs. $-28,4 \pm 36,5\%$, $p<0,001$), mais pas entre PIM et PP ($p=0,07$). Les tests post hoc pour l'effet ÉLECTRODE ont

révéler des différences significatives entre l'électrode C3 et toutes les autres électrodes ($p < 0,001$ pour toutes les comparaisons), l'électrode C3 ($-42,3 \pm 33,8 \%$) présentant la plus grande désynchronisation.

Analyse 2 : Cortex controlatéral vs ipsilatéral.

L'analyse statistique a montré un effet de la CONDITION ($F_{2,80}=6,9$, $p < 0,01$, $\eta^2=0,15$) et un effet de l'ÉLECTRODE ($F_{1,80}=7,00$, $p < 0,01$, $\eta^2=0,08$), mais aucune interaction CONDITION * ÉLECTRODE ($F_{2,80}=1,1$, $p=0,34$). Des différences significatives ont été trouvées entre CTRL ($-32,6 \pm 30,6 \%$) et PIM ($-44,1 \pm 32,5 \%$) ainsi que PP ($-46,2 \pm 34,5 \%$) ($p < 0,01$ pour les deux comparaisons), mais pas entre PIM et PP ($p=1,00$). La désynchronisation au niveau de l'électrode C3 ($-43 \pm 35,6 \%$) était significativement plus grande qu'au niveau de l'électrode C4 ($-34,8 \pm 31,8 \%$, Fig.2B).

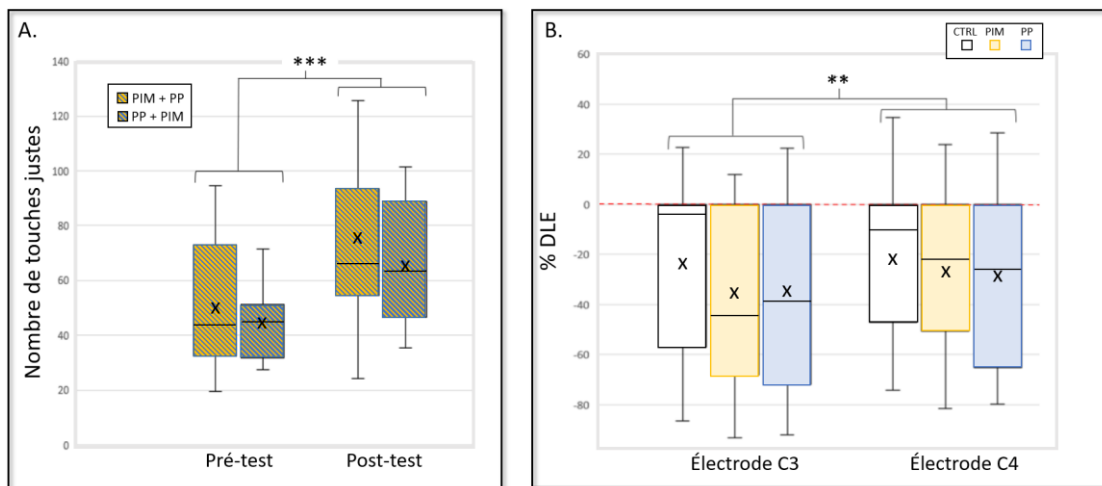


Figure 2 | Résultats comportementaux et neurophysiologiques.

A. Le nombre de touches correctes augmente entre le pré-test et le post-test, après un entraînement en PIM et en PP, peu importe l'ordre de pratique. *** pour $p < 0,001$. **B.** Quelle que soit la tâche, le pourcentage de DLE est plus important pour l'électrode C3 (*en bleue*) par rapport à l'électrode C4 (*en verte*) ** pour $p < 0,01$. De plus, peu importe l'électrode, le pourcentage de DLE est plus important pour la condition PP (*en foncé*) et PIM (*en clair*) par rapport à la condition CTRL (*en très clair*).

CONCLUSION.

L'ÉTUDE DESYNCH avait pour objectif d'évaluer la désynchronisation du rythme *mu*, qui se produit au niveau du cortex sensorimoteur, en réponse à la PIM et à la PP de la tâche principale (SFTT) effectuée avec la main droite, ainsi qu'en réponse à une tâche de contrôle effectuée avec la main gauche.

Premièrement, au niveau comportemental, les résultats préliminaires montrent une amélioration des performances motrices après l'apprentissage, et cette amélioration était similaire quel que soit l'ordre dans lequel la PIM et la PP étaient effectuées. Contrairement à d'autres études

(Allami et al., 2008; Sobierajewicz et al., 2016), nos résultats n'ont pas montré d'avantage à réaliser la PIM avant la PP ou inversement. Pour ce type de tâche et chez des sujets jeunes, il n'y aurait donc pas d'ordre préférentiel dans lequel la PIM devrait être utilisée pour améliorer les performances.

Deuxièmement, lorsque nous avons examiné les électrodes du cortex sensorimoteur controlatéral à la SFTT (C1, C3, FC1, FC3, FC5, CP1, CP5), nous avons constaté que la désynchronisation du rythme *mu* était similaire entre la PIM et la PP, et significativement plus prononcée que lors de la condition de contrôle. Cela indique que la désynchronisation du cortex sensorimoteur, observée du côté controlatéral à la SFTT, n'était pas due simplement à l'appui sur une touche avec la main gauche entre chaque séquence réalisée. Il semblerait alors qu'elle soit principalement associée à l'exécution ou l'imagination de la SFTT avec la main droite. Ces résultats valident l'utilisation de ce simple mouvement d'appui pour contrôler la chronologie de l'IM sans perturber les signatures de désynchronisation associées à celle-ci. Cette désynchronisation était également plus marquée au niveau de l'électrode C3 qu'en C4 dans toutes les conditions expérimentales, ce qui est en cohérence avec la prédominance controlatérale de la DLE du rythme *mu* (Stancák & Pfurtscheller, 1996; Pfurtscheller et al., 2006).

POINTS CLÉS et PERSPECTIVES

- **Effet positif de la combinaison PIM et PP** chez des sujets jeunes sur la SFTT, indépendamment de l'ordre dans lequel ces pratiques sont utilisées.
- **Limites.** La quantité élevée de PP (62,5%) pourrait être la principale explication de l'amélioration de performances.
- **Perspective 1.** Contrôler les ratios de PP et de PIM en incluant des groupes avec 100% PP, 100% PIM, un groupe avec 50% PIM et 50% PP ainsi qu'un groupe contrôle sans entraînement, afin de mieux comprendre l'impact de chaque méthode.
- **Signature neuronale commune** entre la **PIM et la PP**. La désynchronisation du rythme *mu* est identique, notamment sur l'électrode C3 entre la PIM et la PP.
- **Perspective 2.** Examiner la DLE sur l'ensemble du spectre du rythme sensorimoteur (*alpha* et *bêta*), ainsi que dans les sous-bandes *alpha*, notamment les fréquences basses (8-10 Hz) et élevées (11-13 Hz). Cette analyse plus détaillée permettrait de mieux comprendre les caractéristiques spécifiques de la désynchronisation induite par la PIM et la PP.
- **Perspective 3.** Évaluer la signature de désynchronisation chez des sujets âgés, en utilisant d'autres tâches, afin de déterminer si les effets observés chez les sujets jeunes se généralisent à d'autres populations.

Etude 5 VASTIM

INTRODUCTION.

Le vieillissement altère nos capacités à acquérir et mémoriser de nouveaux mouvements (Seidler et al., 2010), ce qui peut réduire la qualité de vie des personnes âgées. Parmi les processus potentiels à l'origine de ce déclin, une perte de plasticité neuronale (Burke & Barnes, 2006) et une altération des circuits neuronaux (McDonough et al., 2022) accompagnent l'avancée en âge. Plus spécifiquement, le vieillissement affecte la fonction du système cortico-striatal et la capacité de M1 à se réorganiser en réponse à l'entraînement (Sawaki et al., 2003; Todd et al., 2010). L'*APseq* opère en trois phases : l'acquisition, la consolidation et la rétention à long terme. Lors de l'acquisition, les niveaux de performance initiaux et finaux sont généralement inférieurs chez les personnes âgées de plus de 65 ans par rapport aux personnes jeunes. Par contre, les gains en ligne obtenus peuvent être similaires à ceux des adultes plus jeunes. De plus, la capacité à retenir les apprentissages à long terme est préservée avec l'âge. En revanche, la phase de consolidation semble altérée, en particulier pour les mouvements fins (King et al., 2013). Ces constatations soulignent l'importance de mieux comprendre les mécanismes sous-jacents à l'*APseq* chez les personnes âgées, en mettant l'accent sur la phase de consolidation et les facteurs qui influencent cette étape critique de l'apprentissage.

La PIM et la STCC émergent comme deux méthodes prometteuses pour faciliter l'*APseq*. Premièrement, les recherches antérieures et nos études 2, 3 et 4, ont démontré que la PIM pouvait être intégrée de différentes manières dans les protocoles d'apprentissage. Elle peut compléter ou même avantageusement remplacer l'exercice physique (Tamir et al., 2007; Allami et al., 2008; Malouin et al., 2013). Toutefois, l'association PIM/PP chez des sujets âgés en bonne santé pour des tâches séquentielles de motricité fine et globale ont été peu explorées. Deuxièmement, d'autres études ont montré qu'une STCC anodale sur M1 appliquée pendant la PIM n'a pas potentialisé les effets positifs de celle-ci sur l'*APseq* de mouvements des doigts chez des personnes jeunes et âgées (Sobierajewicz et al., 2019; Metais et al., 2022, Muller et al., 2023 *soumis*). En plus de son rôle dans l'acquisition, M1 est engagé dans le processus de consolidation, avec des preuves directes de son implication immédiatement après l'entraînement (Muellbacher et al., 2002; Robertson et al., 2005; Hotermans et al., 2008; Tunovic et al., 2014). Ainsi le moment de la stimulation semble être un facteur critique pour potentialiser les effets de la STCC sur l'*APseq*. Plus récemment, chez des personnes âgées, les travaux de Rumpf et al. (2017, 2018) ainsi que ceux de King et al. (2020), ont montré qu'une STCC anodale de M1 appliquée immédiatement après l'acquisition d'une SFTT réalisée physiquement améliorerait la consolidation. Cependant, ces effets n'ont jamais été évalués pour des tâches de motricité fine

appries par PIM, ni pour des tâches séquentielles plus écologiques impliquant l'ensemble du corps, appries soit par PP ou soit par PIM.

Dans l'ensemble, ces considérations fournissent une base solide pour explorer chez les personnes âgées 1) l'effet de la PIM combinée à la PP, et 2) l'effet de la STCC anodale sur M1 appliquée juste après l'acquisition, sur l'APseq de tâches de motricité fine et globale.

Objectif 1. Déterminer si la combinaison PIM + PP favorise l'acquisition d'une séquence motrice complexe des doigts et du corps entier, par rapport à une PP seule, une PIM seule et aucun entraînement.

Objectif 2. Tester si une STCC anodale de M1 favorise la consolidation d'une séquence motrice complexe des doigts, ou mobilisant le corps entier, par rapport à une stimulation placebo.

MATÉRIEL ET MÉTHODE.

2.1. Schéma général de la recherche

Cette étude a été examinée et approuvée par le comité de protection des personnes Ouest 6 (*n° CPP 1301*). Les participants ont fourni leur consentement éclairé écrit pour participer à celle-ci. Chaque participant était engagé dans l'étude sur une période allant de 15 à 21 jours, comprenant une visite d'inclusion à J0 (*V0*), deux visites entre J1 et J7 (*V1 et V1 bis*) pour l'une des deux tâches, puis au minimum une semaine après ces deux visites, deux autres visites entre J15 et J21 (*V2 et V2 bis*) pour l'autre tâche²³ (Fig.1).

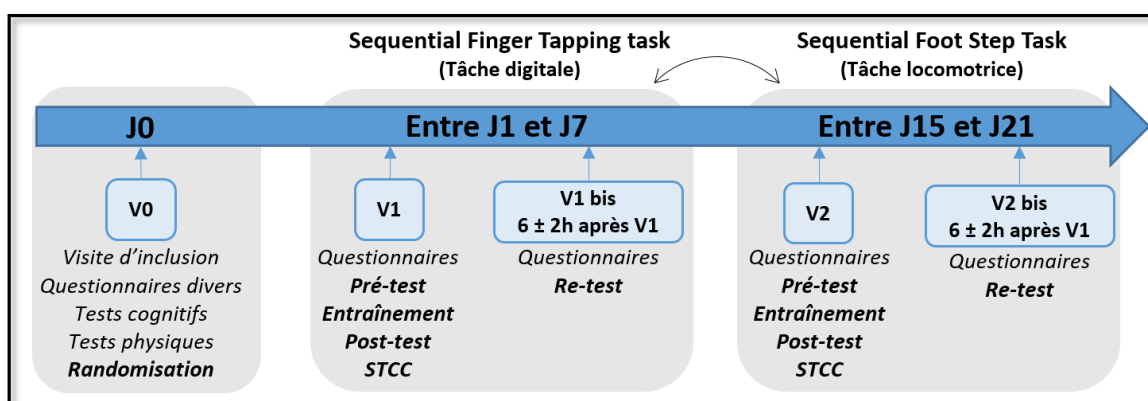


Figure 1 | Schéma générale de la recherche.

Chaque participant a participé à cinq visites sur une période de 15 à 21 jours. La visite V0 correspondait à la visite d'inclusion. Pour les visites V1, V1bis et V2, V2bis, l'ordre dans lequel les participants ont effectué les tâches a été équilibré : la moitié a commencé par la tâche digitale puis a effectué la tâche bipodale, tandis que l'autre moitié a suivi l'ordre inverse. Une semaine au minimum sépare la V1 et V1bis de la V2 et V2bis.

²³ Voir le paragraphe 2.1.2. Les tâches séquentielles pour la description des tâches.

2.1.1. Visite d'inclusion.

Les participants ont réalisé une première visite au cours de laquelle les critères d'inclusion ont été vérifiés à l'aide de questionnaires d'informations générales, d'examen cognitifs et physiques. Durant cette visite, tous les participants ont également été familiarisés avec l'IM en réalisant le KVIQ et un test de chronométrie mentale (Tableau 1 pour tous les détails). Au total, 108 participants âgés ont été randomisés aléatoirement parmi l'un des sept groupes suivants : (1) groupe contrôle sans pratique pendant l'acquisition ni de STCC durant la consolidation ; (2) groupe 100% PIM pendant l'acquisition et recevant une STCC anodale durant la consolidation ; (3) groupe 100% PIM pendant l'acquisition et recevant une STCC placebo pendant la consolidation ; (4) groupe 50% PIM + 50% PP pendant l'acquisition avec STCC anodale pendant la consolidation ; (5) groupe 50% PIM + 50% PP pendant l'acquisition avec STCC placebo lors de la consolidation ; (6) groupe 100% PP pendant l'acquisition avec STCC anodale pendant la consolidation ; (7) groupe 100% PP pendant l'acquisition avec STCC placebo pendant la consolidation (Fig.2).

Tableau 1 | Caractéristiques des participants

<i>N</i>	108
<i>Sexe (F/H)</i>	70/38
<i>Âge (ans)</i>	72,3 ± 4,0
<i>IMC (kg/m²)</i>	24,0 ± 3,4
Cognitif	
<i>MMSE</i>	29,5 ± 0,8
<i>Corsi</i>	4,5 ± 0,8
<i>Education</i>	14,5 ± 2,8
Dépression/Anxiété	
<i>GDS</i>	4,2 ± 3,5
<i>BAI</i>	4,6 ± 3,4
Latéralité	
<i>Main (Test d'Edimbourg)</i>	0,9 ± 0,2
<i>Pied (Test de Waterloo)</i>	12,3 ± 6,1
Capacités physiques	
<i>MAQ (MET/h/sem.)</i>	50,2 ± 32,15
<i>TUG (s)</i>	8,6 ± 1,4
Capacités d'IM	
<i>KVIQ_V</i>	17,6 ± 4,6
<i>KVIQ_K</i>	15,5 ± 4,0
<i>Ratio (IM/Exécution)</i>	1,06 ± 0,2

Les participants inclus étaient âgés entre 65 et 80 ans et étaient droitiers, comme évalué par les questionnaires de latéralité d'Edimbourg (score > 0,5 ; Oldfield, 1971) et de Waterloo (score ≥ -6 ; Elias et al., 1998).

Ils étaient également préservés cognitivement, avec un score au Mini Mental State Examination (MMSE) ≥ 25 (Folstein et al., 1975) et un score d'empan visuospatial ≥ 3 dans la version numérique du test des blocs de Corsi (Kessels et al., 2008).

Aucun n'a reporté de maladies chroniques, de troubles neurologiques ou psychiatriques graves, ni de contre-indications à la STCC. Aucun ne présentait de signes de dépression ou d'anxiété, avec un score de dépression < 9 sur l'échelle de dépression gériatrique de Yesavage (GDS, Yesavage et al., 1982) et un score d'anxiété < 17 au Beck Anxiety Inventory (BAI ; Beck et al., 1998).

Ils ne souffraient pas de douleurs invalidantes, d'arthrose invalidante ou des blessures aux membres supérieurs et inférieurs et avaient un indice de masse corporelle (IMC) < à 35. Ils n'utilisaient pas d'aide à la marche et ne présentaient aucun trouble de la locomotion et de l'équilibre, avec un score de < 14s au *Timed Up and Go* (TUG ; Podsiadlo & Richardson, 1991). De plus, ils ont indiqué avoir un niveau d'activité physique régulière mesuré avec le *Modified Activity Questionnaire* (MAQ ; Kriska et al., 1997), mais aucun d'entre eux ne pratiquait une activité manuelle nécessitant une grande dextérité (p.ex. le piano ou la guitare) ni une activité impliquant une coordination des membres inférieurs (p.ex. la danse ou la gymnastique) pendant plus de 3 heures par semaine. Le KVIQ et un test de chronométrie ont évalué leurs capacités d'IM.

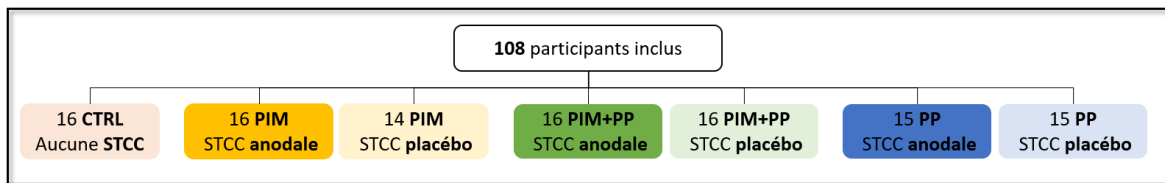


Figure 2 | Randomisation et nombre de participants dans les 7 groupes.

La randomisation a été stratifiée par le sexe et la tranche d'âge (65-72 ans et 73-80 ans) et équilibrée selon le groupe et l'ordre des tâches (tâche digitale en premier ou tâche locomotrice en premier).

2.1.2. Les tâches séquentielles.

Tâche digitale. Il s'agissait d'une SFTT classique, que nous désignerons sous le nom de "tâche digitale" pour mettre en évidence l'évaluation de la motricité fine et la distinguant ainsi de la tâche locomotrice qui sollicite l'ensemble du corps. Durant cette tâche, les participants étaient assis confortablement sur une chaise face à un écran d'ordinateur, les avant-bras en appui sur la table. Ils plaçaient leur main droite sur une manette de jeu, avec leur index, majeur, annulaire et auriculaire sur les touches 1, 2, 3 et 4 respectivement. La séquence à accomplir était composée de 6 éléments : 134231. Leur index gauche reposait sur la touche « espace » du clavier de l'ordinateur et était utilisé pour valider chaque séquence après l'avoir accomplie avec la main droite (Fig.3). La manette était connectée à l'ordinateur équipé du logiciel E-prime (v3.03.80 *Psychology Software Tools, Inc., USA*). Ce logiciel permettait de donner les instructions, de lancer les tests (pré-tests, post-tests et tests de rétention) ainsi que les blocs d'entraînement, tout en enregistrant les réponses des participants, notamment les appuis sur les touches de la manette et sur la touche « espace ».

Tâche locomotrice. Cette tâche est identique à la tâche bipodale utilisée dans les études précédentes²⁴. Dans cette étude, sera désignée sous le nom de tâche locomotrice afin de l'identifier clairement en comparaison à la tâche digitale évaluant la motricité fine. Cette tâche impliquait l'utilisation d'un tapis de sol instrumentalisé divisé en neuf carrés égaux, avec un capteur de pression (\varnothing 5 cm², modèle *FSR402 court, Interlink*) au centre de chaque carré (Freitas et al., 2020; Debarnot et al., 2022). Ces capteurs étaient matérialisés par un cercle/cible rouge sur le tapis, afin que les participants sachent précisément où pointer avec leurs pieds (Fig.3). Le tapis était connecté à une boîte d'acquisition (*Powerlab 16/35, ADInstruments, Australie*) via le logiciel Labchart, pour enregistrer chaque pression exercée sur les capteurs. En prenant en considération la taille moyenne de la population ($168 \pm 7,4$ cm), nous avons créé deux tapis : un de 1m² (carrés de 33cm) et un de 0,80m² (carrés de 30cm) pour s'adapter aux différentes tailles.

²⁴ Nommée la *Sequential Foot Step task* (SFST ; Freitas et al., 2020 ; Debarnot et al., 2022) ; et la tâche bipodale dans l'étude 1 METTA.

Les personnes mesurant entre 150 et 170cm utilisaient le tapis plus petit, tandis que celles mesurant plus de 170cm utilisaient le tapis de 1m².

Au départ, les participants se tenaient debout sur le carré central, pieds nus. Ils réalisaient la séquence motrice par des mouvements alternés avec leur pied droit et gauche, en commençant par le pied droit. La séquence à effectuer était composée de 6 éléments : 216834. Elle se terminait de manière à ce que les participants puissent enchaîner directement avec une autre séquence sans avoir besoin de revenir sur la case centrale. Pendant cette tâche, les participants étaient également équipés de 4 marqueurs placés au niveau des épines iliaques antérieures et postérieures. La trajectoire du bassin était enregistrée avec dix caméras infrarouges (MiquisX, Qualisys, Suède). Les données étaient transmises à un logiciel d'analyse vidéo (*QTM, Qualisys, Suède*).

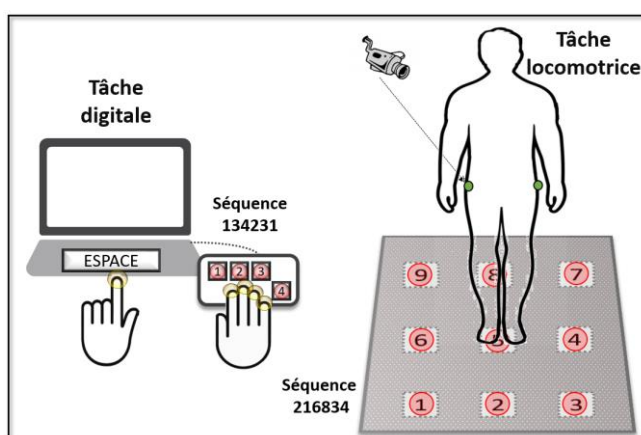


Figure 3 | Dispositifs des tâches digitale et locomotrice.

Les cercles rouges représentent les cibles à presser lors des deux tâches. Les numéros étaient invisibles par les participants. Pour les deux tâches, les séquences étaient composées de 6 éléments : 134231 (tâche digitale) et 216834 (tâche locomotrice). Dans la tâche digitale (*à gauche*), les quatre doigts de la main droite étaient positionnés sur une manette de jeu, tandis que l'index gauche était placé au-dessus de la barre « espace » du clavier de l'ordinateur. Pour la tâche locomotrice (*à droite*), les participants se tenaient debout pieds nus sur la case centrale du tapis instrumentalisé et exécutaient la séquence en alternant les appuis du pied droit et du pied gauche.

2.1.3. Visites 1 et 2.

Pour chaque tâche, en plus de la visite d'inclusion, tous les participants ont été soumis à deux visites distinctes. La première visite (visite 1 ou 2) consistait en une séance d'entraînement d'une durée d'environ 1h30 dans la matinée. La deuxième visite (visites 1 bis et 2 bis) était une séance d'évaluation de 20 minutes au minimum 6 heures après la fin de l'entraînement (Fig.1). Le protocole expérimental était similaire pour les deux tâches.

Mesures préliminaires. À leur arrivée, les participants indiquaient leur nombre d'heures de sommeil et ont évalué la qualité de leur sommeil, de 1 (très mauvaise) à 5 (très bonne), de la nuit précédant la visite. Au début de chaque session, les participants évaluaient leur niveau de

vigilance et d'éveil en se notant de 1 (éveillé) à 8 (somnolent) sur l'échelle de somnolence de Stanford (Maclean et al., 1992). Les participants des groupes PIM ont également effectué deux items du KVIQ pour se remémorer cette méthode apprise lors de la visite d'inclusion (Malouin et al., 2007).

Équipement. Les participants des groupes PP, PIM et PIM+PP étaient équipés d'un dispositif capable de délivrer une STCC et d'enregistrer l'activité EEG pour les groupes avec de l'IM (Fig.4. ; *Système Starstim Neuroelectrics, Barcelone, Espagne*). Pour assurer un positionnement plus précis des électrodes, nous avons utilisé des trois bonnets de tailles différentes en fonction de la morphologie des crânes des participants. Le groupe contrôle portait simplement le bonnet sur la tête. Les deux électrodes, à savoir l'anode et l'électrode de retour, ont été placées dans des éponges imprégnées de solution saline. L'anode (électrode active de 25 cm²) a été positionnée en regard de la région de M1 gauche qui contrôle la main droite (repère C3 dans le système 10-20) pour la tâche digitale. Pour la tâche locomotrice, elle était centrée sur le cortex correspondant aux parties de M1 droite et gauche qui contrôlent les membres inférieurs (repère Cz). Quant à l'électrode de retour de 35 cm², elle était placée respectivement dans la région supra-orbitale gauche (Fp2) ou médiane (Fpz) pour les tâches digitale et locomotrice (Reis et al., 2009; Rumpf et al., 2017; Saruco et al., 2017). Les électrodes EEG étaient situées au niveau des régions sensorimotrices (C1, Cz, FC1, FC5, CP1, CP5 pour la tâche digitale, et C1, Cz, FC1, FC2, CP1, CP2 pour la tâche locomotrice ; Marchesotti et al., 2016; Zabielska-Mendyk et al., 2018).

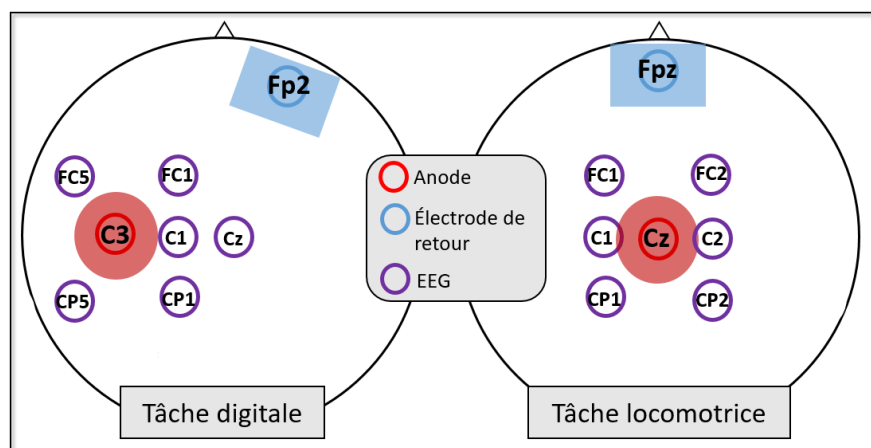


Figure 4 | Placement des électrodes pour la STCC et l'EEG pour les deux tâches.

L'anode (en rouge, éponge 25cm²) était placée sur C3 ou Cz et l'électrode de retour (en bleue, éponge 35cm²) sur Fp2 ou Fpz. Les électrodes d'EEG (en violet) étaient placées sur C1, Cz, FC1, FC5, CP1, CP5 pour la tâche digitale et C1, Cz, FC1, FC2, CP1, CP2 pour la tâche locomotrice.

Enregistrement EEG. Les participants des groupes PIM ont été soumis à un enregistrement de leur activité cérébrale au repos d'une durée de 3 minutes. L'activité EEG était aussi enregistrée tout au long des blocs de PIM (voir paragraphe *Entraînement*).

Échauffement et Familiarisation. Tous les participants ont été initiés au dispositif en apprenant de manière explicite une séquence simple de huit éléments : 12344321 pour la tâche digitale et 13467946 pour la tâche locomotrice. Ils ont mémorisé cette séquence en visionnant une vidéo montrant une personne l'effectuant correctement sur le même dispositif. Ils ont eu la possibilité de regarder cette vidéo autant de fois que nécessaire jusqu'à ce qu'ils puissent exécuter physiquement cinq séquences consécutives, à leur rythme, sans aucune erreur. Ensuite, tous les participants ont répété physiquement cette séquence lors de 2 blocs de 30 secondes, séparés par une pause de 15 secondes. Les consignes étaient de répéter cette séquence autant de fois que possible sans faire d'erreur. Les participants des groupes PIM ont répété mentalement cette séquence en associant les images et les sensations kinesthésiques avec les mêmes consignes. Entre chaque séquence mentale, les participants devaient appuyer sur la touche « espace » avec l'index gauche pour la tâche digitale ou appuyer sur un trigger qu'ils tenaient dans la main droite pour la tâche locomotrice, afin de permettre l'évaluation du nombre de séquences mentales réalisées.

Mémorisation. Les participants ont ensuite appris une séquence complexe (134231 pour la tâche digitale et 216834 pour la tâche locomotrice), en suivant la même procédure que celle décrite pour la familiarisation avec la séquence simple. Ils devaient réussir à exécuter cette séquence cinq fois de suite à leur rythme sans commettre d'erreurs.

Pré-test. Tous les participants ont répété la séquence physiquement, autant de fois que possible sans erreur, durant 2 blocs de 30 secondes, avec une pause de 15 secondes entre les deux.

Entraînement. L'entraînement consistait à répéter la séquence de mouvements autant de fois que possible sans erreur durant 12 blocs de 30 secondes, avec des pauses de 15 secondes entre chaque bloc. Le groupe PP a réalisé ces 12 blocs physiquement, le groupe PIM les a effectués mentalement, et le groupe PIM+PP a effectué les 6 premiers blocs mentalement et les 6 blocs suivants physiquement. Pendant la PIM, les participants devaient imaginer le mouvement à la première personne en combinant les modalités d'imagerie visuelle interne et kinesthésique. Après le 3^{ème}, le 6^{ème}, le 9^{ème} et le 12^{ème} bloc, les participants bénéficiaient d'une pause d'une minute pour éviter la fatigue. Pendant ces pauses, ils indiquaient tous leur niveau de fatigue physique et mentale sur une échelle allant de 0 (absence de fatigue) à 5 (fatigue extrême). De plus, les participants des groupes PIM et PIM+PP devaient évaluer la clarté des images mentales et l'intensité des sensations des mouvements imaginés en utilisant la même échelle que celle du KVIQ. Le groupe CTRL a lu un magazine pendant une période de temps équivalente à celle consacrée par les autres groupes à l'entraînement physique et mental, soit 13 minutes.

Post-test. Après une pause deux minutes à la fin de l'entraînement, les participants ont répété la séquence physiquement, autant de fois que possible sans erreur, lors de 2 blocs de 30 secondes, avec une pause de 15 secondes entre les deux.

Stimulation. Immédiatement après le post-test, une STCC anodale ou placebo a été appliquée pendant 15 minutes (Rumpf et al., 2017 ; King et al., 2020). Dans les groupes STCC anodale, l'intensité du courant augmentait progressivement pendant 30 secondes jusqu'à atteindre 1mA (densité de courant = 0,04 mA/cm²), restait constante pendant 15 minutes, puis diminuait progressivement pendant 30 secondes jusqu'à atteindre 0 mA. Les participants des groupes STCC placebo recevaient une stimulation factice, consistant en une augmentation progressive du courant pendant 30 secondes jusqu'à 1mA, immédiatement suivie d'une diminution progressive pendant 30 secondes jusqu'à 0 mA. Cette augmentation/diminution progressive permettait de reproduire les mêmes sensations cutanées au site de stimulation (par exemple, des sensations de démangeaisons/de picotements) que celles ressenties lors de la stimulation réelle. Il s'agit d'un contrôle de stimulation placebo utilisé dans de nombreuses études (Nitsche et al., 2008). Les participants et l'expérimentateur étaient aveugles quant au type de stimulation reçu. Quel que soit le groupe de stimulation, les participants étaient informés qu'ils pouvaient ressentir des sensations associées à celle-ci. Ils étaient invités à signaler les effets indésirables négatifs, de 0 (pas d'effet) à 10 (pire effet possible), une minute avant, pendant et une minute après la stimulation, au moyen d'un questionnaire spécifique (Brunoni et al., 2012). Si un participant signalait un effet supérieur à 5, l'expérimentateur arrêta la stimulation, ce qui n'est pas arrivé. Pendant la stimulation, les participants ont regardé une vidéo²⁵ sans valence affective (Schlatter et al., 2021).

2.1.3. Visites 1bis et 2bis.

Ces visites se sont déroulées 6 ± 2 heures après les visites 1 et 2. Les participants ont confirmé verbalement qu'ils n'avaient pas fait de sieste. Ils ont également évalué leur niveau de somnolence de 1 (éveillé) à 8 (complètement endormi) sur l'échelle de Stanford. Les participants des groupes PIM ont été équipés du dispositif EEG.

Echauffement et rappel. Les participants ont effectué la séquence cinq fois consécutivement sans commettre d'erreurs pour s'échauffer et se remémorer la tâche.

²⁵ Vidéo diffusée lors de l'expérience
https://www.youtube.com/watch?v=BiN11IoshyA&list=LL_JdZWI6BojbAz04wiPGM1g.

Test de rétention. Dans des conditions identiques aux pré-tests et post-tests, les participants ont répété la séquence physiquement autant de fois que possible sans erreur, lors de 2 blocs de 30 secondes, séparés par une pause de 15 secondes.

Enregistrement EEG : Pour les participants des groupes PIM un enregistrement EEG au repos de 3 minutes a été réalisé. Ensuite, ces participants ont répété mentalement la séquence complexe au cours de 6 blocs de 30 secondes, avec des pauses de 15 secondes entre chaque bloc, tout en étant soumis à des enregistrements EEG. Cet enregistrement supplémentaire avait pour objectif d'évaluer l'évolution de la signature de DLE entre avant et après l'apprentissage.

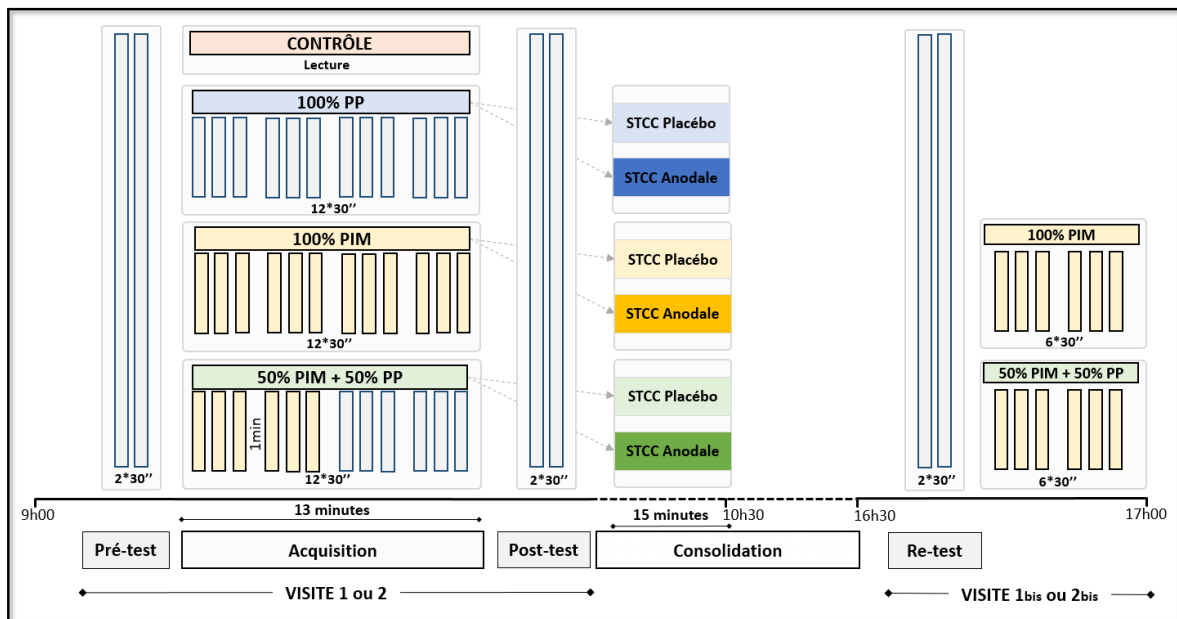


Figure 5 | Protocole expérimental.

Les visites 1 et 2 englobaient les phases de pré-test, d'acquisition, de post-test, ainsi que l'application de la STCC anodale ou placébo pendant les 15 premières minutes de la consolidation. Les visites 1 bis et 2 bis, programmées au minimum 6 heures après la fin de l'entraînement, incluaient la phase de re-test, ainsi que, pour les groupes PIM et PIM+PP, la réalisation de blocs d'IM supplémentaires.

2.2. Analyse des données et statistiques.

Nous avons utilisé le logiciel libre R Studio (version 4.2.1). Nous avons réalisé des modèles linéaires mixtes avec les participants en tant qu'effet aléatoire (fonction lme, package nml, v3.1-162 ; Pinheiro, J. & Bates, D., 2021). L'inspection visuelle des graphiques des résidus n'a révélé aucune déviation par rapport à l'homoscédasticité ou à la normalité. Le seuil de significativité a été fixé à $\alpha = 5\%$ avec des corrections de Bonferroni pour les tests post-hoc multiples.

Variables d'intérêts. Nous avons calculé la moyenne des performances de chaque participant en termes de 1) nombre de touches/pas corrects et, 2) distance parcourue en mètre par le centre du pelvis (CoP) pour la tâche locomotrice. Ces moyennes ont été établies à partir des résultats obtenus lors des deux blocs de chaque test.

2.2.1. Acquisition.

Analyse 1. Equivalence des groupes. Pour vérifier que les groupes étaient équilibrés et équivalents, des analyses de variance (ANOVA) ont été réalisées sur les différentes variables des données initiales d'inclusion et des données des visites 1 et 2 en entrant le facteur GROUPE (PIM, PIM+PP, PP, CTRL) comme effet fixe.

Analyse 2. Variables d'intérêt. Pour répondre au premier objectif d'évaluer l'influence de la méthode d'apprentissage sur l'acquisition, nous avons étudié l'évolution du nombre de touches/pas correctes et la distance parcourue par le CoP en entrant les facteurs TEST (pré-test et post-test) et GROUPE (PIM+PP, PIM, PP, CTRL) comme effets fixes avec des termes d'interaction.

2.1.2. Consolidation.

Analyse 1. Equivalence des groupes. Pour vérifier que les groupes étaient équilibrés et équivalents, des ANOVAs ont été réalisées sur les différentes variables des données initiales d'inclusion et des données de la visite 1 bis ou 2 bis en entrant le facteur GROUPE (PIM *anodale*, PIM *placébo*, PP *anodale*, PP *placébo*, PIM+PP *anodale* et PIM+PP *placébo*) comme effet fixe.

Analyse 2. Variables d'intérêt. Selon nos hypothèses initiales, étant donné que le groupe contrôle n'est pas supposé montrer de progrès et n'a pas reçu de STCC anodale ou placébo, ce groupe n'a pas fait l'objet d'une analyse sur la consolidation. Pour répondre au deuxième objectif d'évaluer l'impact de la STCC sur la consolidation, nous avons étudié l'évolution du nombre de touches/d'appuis corrects et la distance parcourue par le CoP en fonction de la méthode d'apprentissage en entrant les facteurs TEST (Post-test et Re-test), GROUPE (PIM+PP, PIM, PP) et STCC (anodale ou placébo) comme effets fixes avec des termes d'interaction.

RÉSULTATS.

3.1. Acquisition.

3.1.1. Analyse 1. Equivalence des groupes.

Les analyses n'ont révélé aucune différence significative en fonction du GROUPE (CTRL, PIM, PIM+PP) sur les différentes données d'inclusion et les données des visites des tâches digitales et locomotrices (Annexe 2 Tableaux 2 à 4).

3.1.2. Analyse 2. Variables d'intérêt.

Tâche digitale.

L'analyse statistique sur le nombre de touches correctes a révélé un effet TEST ($F_{1,98}=211.25$ $p<0.001$, $\eta^2=0.68$) ainsi qu'un effet d'interaction GROUPE*TEST ($F_{3,98}=13.07$, $p<0.001$,

$\eta^2=0.28$). Aucune différence n'est observée entre les quatre groupes lors du pré-test. Les participants de tous les groupes ont augmenté le nombre de touches justes entre le pré-test et le post-test : de 34.5 ± 8.4 à 44.8 ± 12.3 pour CTRL ($p<0.01$), de 38.5 ± 11.6 à 44.9 ± 15.3 pour PIM ($p<0.05$), de 36.2 ± 11.4 à 55.8 ± 20.1 pour PIM+PP ($p<0.001$) et de 35.8 ± 13.7 à 57.4 ± 20.0 pour PP ($p<0.001$). L'interaction montre que les participants des groupes PIM+PP et PP ont davantage amélioré leur performance que les participants des groupes CTRL ($p<0.01$ et $p<0.001$) et PIM ($p<0.001$ pour les deux comparaisons). Aucune différence au post-test n'a été observée entre le groupe CTRL et les groupes PIM ($p=1.00$), PIM+PP ($p=0.32$), PP ($p=0.18$). Aucune différence n'est observée entre les groupes PIM et PIM+PP ($p=0.11$), ni entre les groupes PIM+PP et PP ($p=0.99$). A l'inverse, les performances au post-test du groupe PIM sont inférieures à celle du groupe PP ($p=0.05$).

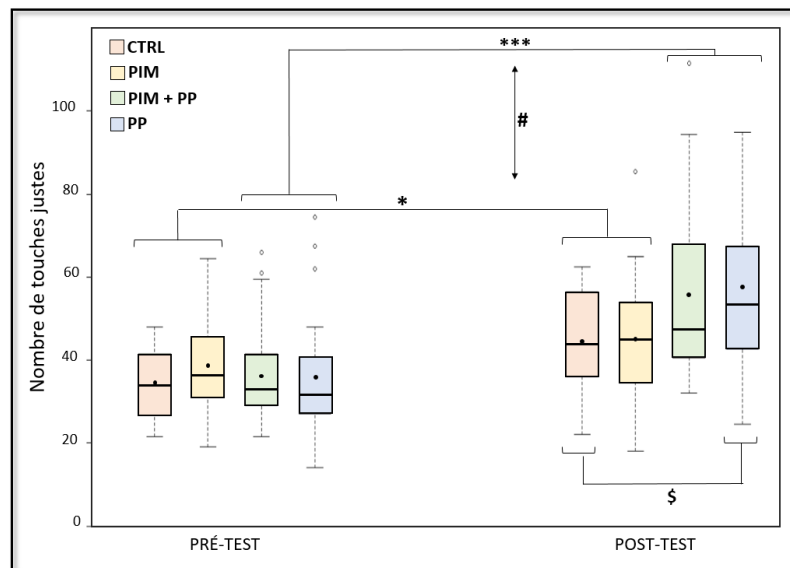


Figure 6 | Évolution du nombre de touches justes durant l'acquisition.

Le nombre de touches augmente entre le pré-test et le post-test pour les groupes CTRL (*en orange*) et PIM (*en jaune*, * $p<0.05$), ainsi que pour les groupes PIM+PP (*en vert*) et PP (*en bleu*, *** $p<0.001$). Cette augmentation est plus importante pour les participants des groupes PIM+PP et PP par rapport à celle des groupes CTRL et PIM (# *interaction*). De plus, au post-test les performances du groupe PIM sont inférieures à celle du groupe PP (\$, $p=0.05$).

Tâche locomotrice.

L'analyse statistique sur le nombre d'appuis pas corrects a révélé un effet TEST ($F_{1,97}=133.55$, $p<0.001$, $\eta^2=0.58$) ainsi qu'un effet d'interaction GROUPE*TEST ($F_{3,97}=11.52$, $p<0.001$, $\eta^2=0.26$). Aucune différence n'est observée entre les quatre groupes lors du pré-test. Le nombre d'appuis corrects a augmenté significativement entre le pré-test et le post-test de 34.1 ± 11.2 à 41.2 ± 16.8 pour PIM ($p<0.01$), de 33.8 ± 12.1 à 51.8 ± 17.2 pour PIM+PP ($p<0.001$) et de 35.9 ± 12.9 à 54.2 ± 18.8 pour PP ($p<0.001$). Cependant, les participants du groupe CTRL n'ont pas significativement progressé, passant de 36.1 ± 13.2 à 38.7 ± 15.2 appuis corrects ($p=0.98$,

Fig.6A). L'interaction montre que les participants des groupes PIM+PP et PP ont davantage progressé par rapport à ceux des groupes CTRL et PIM ($p < 0.001$ pour les comparaisons). Aucune différence de pente n'a été observée entre les groupes CTRL et PIM ($p = 0.26$), ni entre les groupes PIM+PP et PP ($p = 0.92$). Aucune différence au post-test n'a été observée entre le groupe CTRL et les groupes PIM ($p = 0.99$) et PIM+PP ($p = 0.11$). Aucune différence n'est observée non plus entre les groupes PIM et PIM+PP ($p = 0.17$), ni entre les groupes PIM+PP et PP ($p = 0.99$). A l'inverse, les performances au post-test des groupes CTRL et PIM sont inférieures à celle du groupe PP ($p = 0.03$ et $p = 0.05$ respectivement).

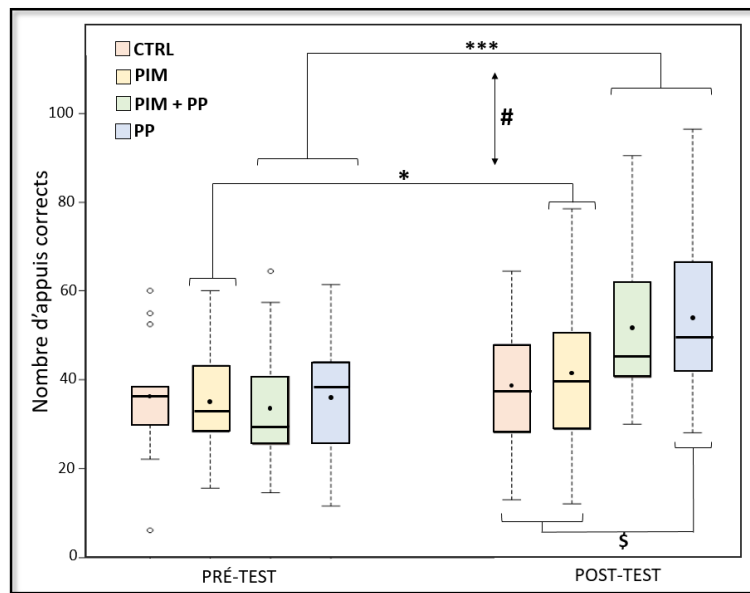


Figure 7 | Évolution du nombre d'appuis corrects durant l'acquisition.

Le nombre d'appuis corrects augmente entre le pré-test et le post-test pour les groupes PIM (*en jaune*, * $p < 0.05$), ainsi que pour les groupes PIM+PP (*en vert*) et PP (*en bleu*, *** $p < 0.001$). Cette augmentation est plus importante pour les participants des groupes PIM+PP et PP par rapport à celle du groupe PIM (# *interaction*). De plus, au post-test les performances des groupes CTRL et PIM sont inférieures à celle du groupe PP (*, $p < 0.05$).

L'analyse statistique sur la distance parcourue par le CoP a révélé un effet TEST ($F_{1,83} = 72.01$, $p < 0.001$, $\eta^2 = 0.46$) ainsi qu'un effet d'interaction GROUPE*TEST ($F_{3,83} = 5.04$, $p < 0.01$, $\eta^2 = 0.15$). Aucune différence n'est observée entre les quatre groupes lors du pré-test. La distance parcourue par le CoP a significativement diminué entre le pré-test et le post-test de 0.98 ± 0.30 à 0.75 ± 0.30 pour PIM+PP ($p < 0.001$) et de 0.95 ± 0.27 à 0.76 ± 0.30 pour PP ($p < 0.001$). Cette distance est restée stable chez les participants du groupe CTRL (0.96 ± 0.29 à 0.87 ± 0.24 ; $p = 0.93$) et du groupe PIM (0.97 ± 0.32 à 0.81 ± 0.28 ; $p = 0.33$).

3.2. Consolidation

3.2.2. Analyse 1. Equivalence des groupes.

Les analyses ont révélé une seule différence significative (sur le temps au TUG) en fonction du type GROUPE (PIM *anodale*, PIM *placébo*, PP *anodale*, PP *placébo*, PIM+PP *anodale* et PIM+PP *placébo*) sur les différentes données d'inclusion et les données des visites des tâches digitales et locomotrices (Annexe 2 Tableau 4).

3.2.3. Analyse 2. Variables d'intérêt.

Tâche digitale.

L'analyse statistique sur le nombre de touches correctes a révélé un effet TEST ($F_{1,75}=29.88$, $p<0.001$, $\eta^2=0.28$) ainsi qu'un effet d'interaction PRATIQUE*TEST ($F_{2,75}=9.85$, $p<0.001$, $\eta^2=0.21$). Aucun effet de la STCC ($F_{1,82}=0.25$, $p=0.61$) ni aucune interaction impliquant la STCC n'ont été observées. Lors du post-test, aucune différence entre les groupes n'est observée. Le nombre de touches a diminué entre le post-test et le re-test pour les participants des groupes PIM+PP (55.76 ± 20.05 à 45.08 ± 16.01 , conditions *placébo* et *anodale* moyennées, $p<0.001$) et ceux des groupes PP (57.41 ± 20.01 à 46.54 ± 19.14 , conditions *placébo* et *anodale* moyennée, $p<0.001$), alors qu'il est resté stable pour les groupes PIM (44.93 ± 15.32 à 45.45 ± 14.70 , conditions *placébo* et *anodale* moyennées, $p=0.99$). Au re-test, l'ensemble de participants ont le même niveau de performances.

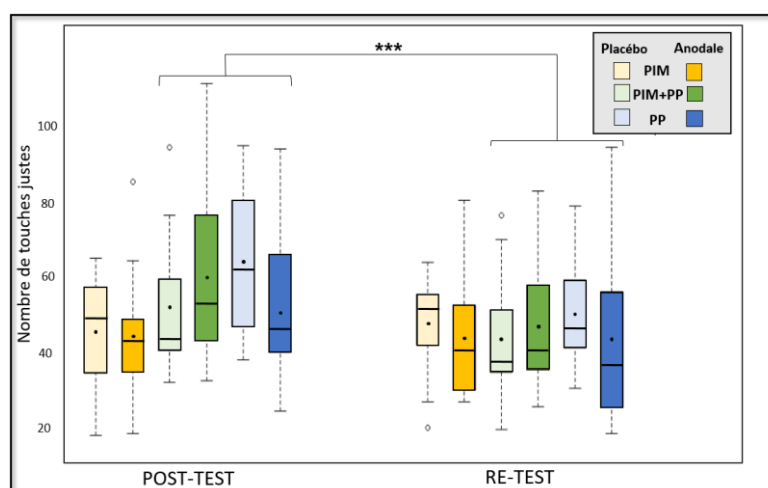


Figure 8 | Évolution du nombre de touches justes durant la consolidation.

Le nombre de touches diminue pour les groupes PIM+PP (*vert clair et foncé*) et PP (*bleu clair et foncé*) entre le post-test et le re-test. Aucun effet de la STCC anodale (*couleurs foncées*) vs STCC placébo (*couleurs claires*) n'est observé.

Tâche locomotrice.

L'analyse statistique sur le nombre d'appuis corrects a révélé un effet TEST ($F_{1,76}=30.02$, $p<0.001$, $\eta^2=0.28$) ainsi qu'un effet d'interaction PRATIQUE*TEST ($F_{2,76}=5.16$, $p<0.001$,

$\eta^2=0.12$). Aucun effet de la STCC seule ($F_{1,80} = 0.14$; $p=0.71$) ni aucune interaction avec la STCC n'ont été observées. Lors du post-test, aucune différence entre les groupes n'est observée. Le nombre d'appuis a diminué entre le post-test et le re-test pour les participants des groupes PP (57.41 ± 20.01 à 46.54 ± 19.14 , conditions *placébo* et *anodale* moyennées, $p<0.001$), a tendance à diminuer pour ceux des groupes PIM+PP (55.76 ± 20.05 à 45.08 ± 16.01 , conditions *placébo* et *anodale* moyennées, $p=0.06$) et alors qu'il est resté stable pour les groupes PIM (44.93 ± 15.32 à 45.45 ± 14.70 , conditions *placébo* et *anodale* moyennées, $p=0.93$). Lors du re-test, l'ensemble des participants présentent le même niveau de performances (PIM+PP vs PP $p=0.94$; PIM+PP vs PIM $p=0.68$ et PP vs PIM $p=0.99$).

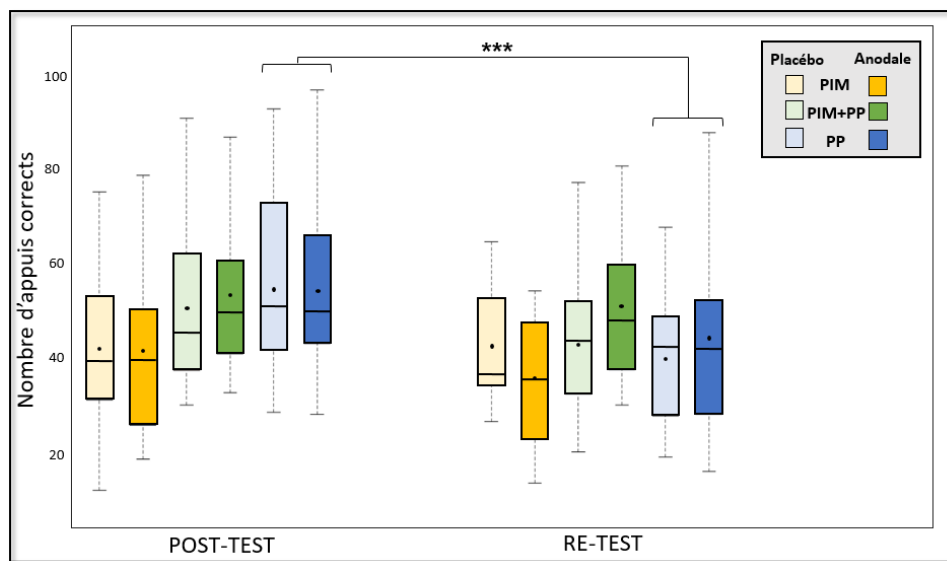


Figure 9 | Évolution du nombre d'appuis corrects durant la consolidation.

Le nombre de pas corrects pour les participants des groupes (*bleu clair et foncé*) diminue entre le post-test et le re-test. Il a tendance à diminuer pour les participants des groupes PIM+PP (*vert clair et foncé*) et reste stable pour les participants des groupes PIM (*jaune clair et foncé*).

L'analyse statistique sur la distance parcourue par le CoP a seulement montré un effet TEST ($F_{1,67}=10.63$, $p<0.001$, $\eta^2=0.14$). Peu importe les types de pratique et de stimulation reçues, l'ensemble des groupes a augmenté la distance parcourue par le CoP entre le post-test (0.80 ± 0.28) et le re-test (0.87 ± 0.28).

CONCLUSION.

L'ÉTUDE VIASTIM avait pour premier objectif d'évaluer la combinaison 50%PIM + 50%PP sur l'acquisition de tâches séquentielles de motricité fine et globale. Les résultats ont montré que cette combinaison a eu un effet positif sur l'APseq. Avec cette méthode, les performances digitales et locomotrices (nombre de touches/d'appuis corrects) ont été améliorées de 55% et 59%, respectivement. Associer la PIM et la PP est aussi efficace que la PP seule, puisqu'aucune différence n'a été observée entre ces deux méthodes, et ce, à quantité de pratique égale. En effet,

les performances avec la méthode 100% PP ont été améliorées de 63% et 59% pour la tâche digitale et locomotrice, respectivement.

La PIM seule n'était pas plus efficace qu'aucun entraînement pour la tâche digitale (+18% et +29%, respectivement). En revanche, pour la tâche locomotrice, la PIM s'est révélée plus efficace, entraînant des améliorations de 23% par rapport à l'absence d'entraînement (+14%).

Concernant la tâche locomotrice, les résultats ont également révélé que la représentation basée sur le mouvement, évaluée par la distance parcourue par le CoP, évoluait de manière différente à la représentation basée sur les objectifs (nombre de touches/d'appuis corrects) en fonction du type de pratique. En effet, ces représentations évoluent parallèlement avec une amélioration (i.e. une diminution de la distance) pour la combinaison PIM+PP et la PP seule (+29% et +25%, respectivement), et une amélioration non significative pour le CTRL (+10%). En revanche, nous constatons une dissociation dans l'évolution de deux représentations lors de la PIM seule, avec une amélioration non significative de la distance parcourue par le CoP (+20%), tandis que le nombre d'appuis corrects augmentait. Ce résultat soulève deux interrogations : soit 1) il remet en question la taille de l'échantillon, qui pourrait être trop réduite pour mettre en évidence l'effet sur le mouvement, soit 2) il met en évidence une influence plus marquée de la PIM sur la représentation basée sur l'objectif, qui est explicite, par rapport à la représentation basée sur le mouvement, qui est implicite. Dans l'ensemble, ces résultats suggèrent que l'utilisation de la PIM seule pour l'acquisition de tâches séquentielles est bénéfique chez les personnes âgées pour l'APseq d'une tâche de motricité globale. *A contrario*, pour l'APseq de tâches de motricité fine, elle est bénéfique seulement lorsqu'elle est associée à de la PP. Cette combinaison permet d'obtenir des résultats comparables à ceux de la PP seule, tout en réduisant la sollicitation du système musculaire, ce qui peut être très utile lorsque celui-ci est altéré ou source de fatigue/douleurs. Les similitudes dans les profils d'acquisition des deux tâches lorsqu'on utilise la PIM et la PP ensemble encouragent l'utilisation de cette combinaison dans les protocoles cliniques visant la réhabilitation des fonctions manuelles et locomotrices.

Le deuxième objectif était de tester si la STCC anodale appliquée sur M1 juste après l'acquisition pouvait améliorer la phase de consolidation. Aucun effet de la STCC, pour aucun des groupes de pratique, n'a été trouvé. Cette stimulation anodale n'a pas permis de compenser les déficits de consolidation chez les personnes âgées. Ces résultats s'opposent aux effets positifs de la STCC sur la phase de consolidation d'une SFTT apprise physiquement chez les personnes âgées reportées par Rumpf et al. (2017). Les participants des groupes PP et PIM+PP ont montré une diminution de leurs performances après une période d'éveil d'environ 6 heures, que ce soit pour la tâche digitale ou la tâche locomotrice. Les participants du groupe PIM ont maintenu leurs

performances pour les deux tâches. Enfin, lors du test de rétention, les niveaux de performance étaient similaires pour tous les types de pratique. Ces résultats confirment que la phase de consolidation est altérée chez les personnes âgées lorsqu'elles apprennent les tâches par répétitions physiques, entraînant une baisse significative des performances (Gudberg et al. 2015). La consolidation est aussi affectée lorsque les tâches sont apprises par PIM+PP. Mais, la consolidation est effective lorsque les tâches sont apprises par PIM, et pourrait donc limiter la perte de mémoire motrice. Néanmoins, il est à noter qu'une analyse supplémentaire a montré que le groupe CTRL a également stabilisé aussi ses performances, ce qui apporte une confusion dans notre compréhension des mécanismes de consolidation à la suite d'un entraînement.

POINTS CLÉS et PERSPECTIVES

- **Effet positif de la combinaison PIM et PP** chez des sujets âgés sur l'acquisition d'une tâche de motricité fine et globale.
- **Effet positif de la PIM seule sur l'APseq d'une tâche de motricité globale, mais aucun effet sur l'APseq d'une tâche de motricité fine.**
- **Perspective 1.** Examiner l'évolution temporelle des performances durant les blocs d'entraînement, ainsi que l'évolution de la fatigue et des compétences d'IM spécifiques à la tâche chez les participants des groupes PIM, pour fournir d'autres indicateurs comportementaux de la performance.
- **Perspective 2.** Étudier les signatures neuronales pendant la PIM pour déterminer les processus neurophysiologiques en cours et faire le lien avec les améliorations comportementales.
- **La phase de consolidation est altérée après une PP et PIM,** avec une nette réduction des performances après une période d'éveil d'environ 6 heures. Avec une PP seule et une PIM+PP réalisées durant l'acquisition, les performances de la tâche digitale et locomotrices diminuent.
- **La phase de consolidation est préservée après une PIM,** avec une stabilisation des performances après une période d'éveil d'environ 6 heures. **Mais les performances du groupe CTRL restent stables aussi.**
- **Aucun effet bénéfique de la STCC anodale appliquée sur M1 après l'acquisition n'a été observé sur la phase de consolidation** de l'apprentissage des tâches digitale et locomotrice.

DISCUSSION GÉNÉRALE

L'objectif principal de cette thèse était d'étudier les effets de la pratique d'imagerie motrice (PIM) et de la stimulation transcrânienne à courant continu (STCC) sur l'apprentissage moteur séquentiel (APseq) explicite chez des individus jeunes et âgés.

Premièrement, nous avons cherché à étendre la portée du modèle d'APseq explicite. Cette démarche visait à mettre en évidence les particularités du contrôle et de l'apprentissage d'habiletés motrices (HM) fines comparées à des HM globales. L'objectif était d'évaluer l'application du modèle d'apprentissage de Doyon au contexte de l'APseq d'une tâche sollicitant l'ensemble du corps, apprise soit par pratique physique (PP ; *étude 1*), soit par PIM (*étude 2*), chez des individus jeunes (*études 1 et 2*) et âgés (*étude 5*). Dans la première partie de la discussion, nous synthétisons les résultats de ces études afin d'identifier les principaux indicateurs comportementaux des processus d'acquisition et de consolidation.

Deuxièmement, nous avons évalué l'efficacité de la PIM sur l'APseq explicite de tâches séquentielles de motricité fine et globale. Pour ce faire, nous avons testé son effet lors d'une session d'apprentissage (*études 2,4,5*) ou plusieurs (*étude 3*), dans une population jeune (*études 2, 3 et 4*) et âgée (*études 3 et 5*), en comparaison ou en combinaison avec la PP (*études 4 et 5*). Dans une seconde partie, nous résumons les conclusions de ces études en les mettant en perspective afin d'identifier les facteurs qui pourraient expliquer comment l'IM peut contribuer à l'amélioration des performances.

Enfin, nous avons testé l'application d'une STCC anodale sur M1, pendant (*étude 3*) ou après (*étude 5*) ces entraînements physiques ou mentaux dans une population jeune ou âgée. Dans la troisième partie de la discussion, nous examinons les facteurs qui peuvent expliquer l'inefficacité de la STCC dans nos protocoles.

1. De l'APseq de tâches de motricité fine à l'APseq de tâches de motricité globale.

Ce travail de thèse apporte une avancée significative dans le domaine de la motricité globale chez l'adulte. Il répond au besoin de mener des études approfondies sur cette motricité afin de généraliser les résultats actuels concernant la motricité fine (Wulf et Shea, 2002). Peu d'études ont jusqu'à présent appliqué ou comparé le modèle d'APseq explicite à des activités impliquant l'ensemble du corps, et en particulier locomotrices, rendant notre travail original et novateur.

1.1. Un cadre méthodologique commun.

En nous basant sur le modèle de l'APseq de mouvements des doigts (Karni et al., 1995; Doyon & Benali, 2005; Doyon et al., 2018), nous avons élargi méthodiquement la portée de celui-ci à des tâches de motricité globale. Dans la littérature, la multiplication des protocoles engendre une variabilité des résultats en raison des conditions d'apprentissage différentes telles que le nombre

de répétitions, la durée des sessions, les instructions fournies aux participants, la spécificité des tâches ou encore les critères d'évaluation de la performance. Notre travail s'est démarqué en adoptant des protocoles expérimentaux présentant des conditions d'apprentissage et d'évaluation uniformisées (Fig.54). Ainsi, nous estimons que les effets d'apprentissage que nous observons découlent principalement des caractéristiques des HM engagées dans les tâches séquentielles étudiées.

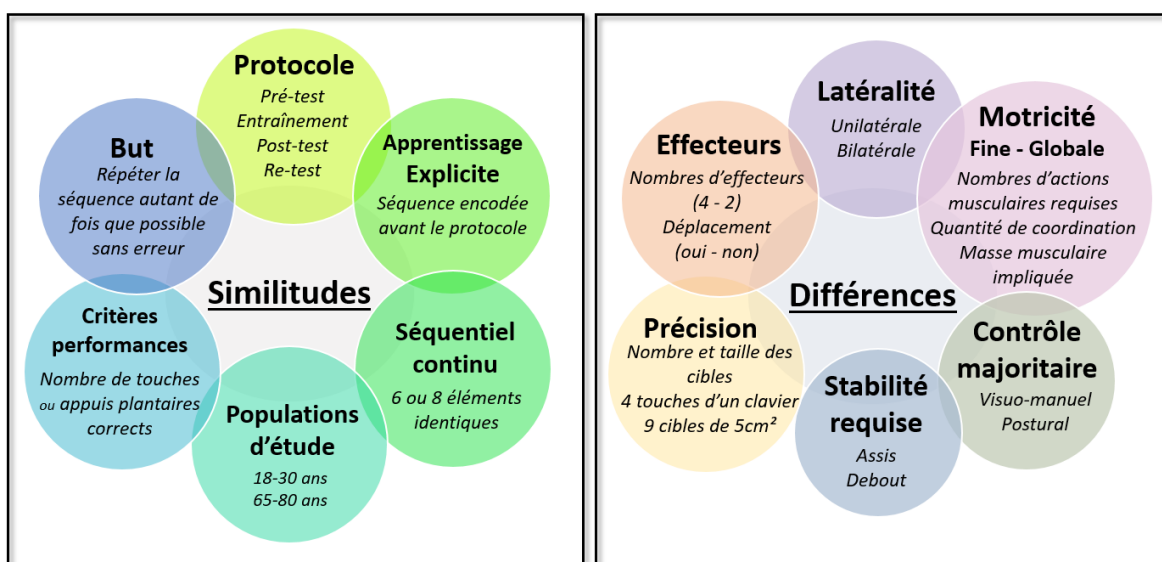


Figure 54 | Similitudes et différences dans les tâches séquentielles utilisées.

Les tâches utilisées partagent des caractéristiques communes à l'intérieur du paradigme d'AP_{seq} explicite. Elles consistent toutes en la répétition d'une séquence préalablement connue et encodée, visant à atteindre un but d'exécution précise (objectif spatial) et rapide (objectif temporel). Les séquences sont constituées de 6 à 8 éléments, et sont les mêmes dans l'ensemble des études. Le protocole expérimental suit une structure similaire, comprenant un pré-test, une phase d'entraînement, un post-test et un test de rétention. Deux groupes d'âge de participants ont été recrutés selon des critères d'inclusion identiques. Au sein de chaque tranche d'âge, les groupes étaient comparables en termes de caractéristiques (âge, score de mémoire de travail, etc.). L'évaluation de la performance était effectuée de la même manière dans toutes les études. Ainsi, les distinctions entre les tâches reposent principalement sur les caractéristiques intrinsèques des habiletés elles-mêmes : motricité fine vs motricité globale, exigences en termes de stabilité et type de contrôle moteur prédominant. Il existe également des différences en ce qui concerne la latéralité, le nombre d'effecteurs, ainsi que les déplacements de ces effecteurs vers des cibles, absents dans la tâche de mouvements des doigts classique (SFTT) et présents dans les autres.

Dans les différents articles/études, nous avons attribué différents noms à la tâche séquentielle mobilisant l'ensemble du corps en fonction des aspects que nous souhaitons mettre en avant. Bien que ce soit la même tâche, elle a été désignée sous les noms :

- 1) « **Tâche bipodale** » pour mettre en évidence la latéralité et les effecteurs finaux impliqués,
- 2) « **Sequential FootSteps Task** » (SFST) pour la distinguer de *Sequential Finger Tapping Task* (SFTT),
- 3) « **Tâche locomotrice** » lorsque l'accent était mis sur la fonction de déplacement.

Ces multiples désignations reflètent la nature globale et polyvalente de cette tâche. Nous sommes conscients que la diversité des noms attribués peut être source de confusion dans la recherche sur la motricité globale. C'est pourquoi dans chacune de nos études, nous avons systématiquement inclus la référence initiale de la tâche (Freitas et al., 2020) et fourni sa description complète. Ici, nous utiliserons le terme de tâche locomotrice pour la confronter à la SFTT, et nous centrerons la discussion générale sur ces deux tâches.

1.2. Les caractéristiques de l'APseq de la tâche locomotrice répétée physiquement.

Pour l'apprentissage de la tâche locomotrice séquentielle, nous avons examiné à la fois les performances liées aux représentations spatiales (c'est-à-dire l'objectif spatial du mouvement) et aux représentations motrices (c'est-à-dire l'exécution du mouvement en lui-même).

1.2.1. Représentations spatiales des séquences.

Nous avons observé une amélioration significative des performances après un entraînement de 12 blocs de 30 secondes, mesurées par le nombre d'appuis plantaires corrects (évaluant l'objectif spatial du mouvement), illustrant clairement la phase d'acquisition rapide au cours de la première session d'entraînement. Les améliorations étaient égales ou supérieures à 50% au sein de trois échantillons distincts de populations jeunes, avec des gains de 50% (Freitas et al., 2020), 69% (*étude 1*) et 58% (*étude 2*, Debarnot et al., 2022). Elles sont aussi cohérentes avec celles observées lors de versions adaptées de SRTT aux membres inférieurs (Du et al., 2017; Du & Clark, 2018). Bien que l'effet des répétitions physiques sur l'acquisition soit clair et attendu, les profils de consolidation de cette tâche étaient encore largement méconnus. Dans nos études, nous avons démontré qu'après une période d'éveil diurne, les performances se sont stabilisées, que ce soit 6 heures (-6% ; *étude 1*) ou 10 heures (-4% ; Debarnot et al., 2022) après l'acquisition, chez des sujets jeunes. Ces profils de consolidation étaient eux aussi similaires à celui observé dans la première étude utilisant cette tâche (+7% ; Freitas et al., 2020). Ainsi, chez les jeunes, lorsqu'une tâche locomotrice séquentielle est apprise explicitement, on observe un profil constant et reproductible avec une amélioration en ligne et des stabilisations hors ligne pendant la journée (Fig.55). Mais est-ce que ce profil est similaire à celui observé lors d'une SFTT ?

Comparaison du profil d'apprentissage de la tâche locomotrice avec celui de la SFTT.

Dans l'*étude 1 METTA* réalisée chez des participants jeunes, nous avons démontré que la progression était plus importante pour la SFTT (+102%) par rapport à la tâche locomotrice (+69%²⁶) durant l'acquisition, mais que les stabilisations hors lignes étaient identiques (-11% ;

²⁶ Cette étude portait sur la comparaison de quatre tâches séquentielles, mais nous avons choisi ici de présenter dans cette discussion uniquement les données relatives à ces deux tâches.

-6% respectivement, Fig.55). L'introduction de la composante posturale et de la précision de pointage ont rendu l'acquisition plus difficile. Les contraintes biomécaniques associées aux mouvements globaux, tels que le maintien de l'équilibre pendant les séquences de pas, interagiraient avec le processus d'*APseq*. Nous avons montré que l'apprentissage de la tâche locomotrice était associé à l'émergence de *chunks moteurs*, processus qui se retrouve aussi lors de SFTT (Kuriyama, 2004; Bo & Seidler, 2009). Par contre, il semblerait que dans notre tâche locomotrice, leurs schémas reflètent en réalité les contraintes biomécaniques. Ils seraient gouvernés par la mise en place de stratégies pour améliorer et contrôler les transferts de poids corporel (Du & Clark, 2017, 2018; Johannsen et al., 2022).

Dans l'étude 5 *VIASTIM*, nous avons examiné les courbes d'apprentissage de la SFTT et de la tâche locomotrice chez des personnes âgées. Pour ces deux tâches, leurs performances initiales et finales étaient inférieures à celles des jeunes (Fig.55). Ceci rejoint les conclusions de la méta-analyse menée par Zapparoli et al., (2022) qui révèle que les performances à diverses tâches motrices sont généralement altérées chez les sujets âgés par rapport aux jeunes. Cette altération est notamment attribuable aux changements structuraux et fonctionnels des SNC et SNP, ainsi que du système musculo-squelettique, comme l'ont souligné des revues antérieures (Seidler et al., 2010; Hunter et al., 2016; Blinkouskaya et al., 2021; Poirier et al., 2021). En revanche, les gains en ligne de la tâche locomotrice (+63%) étaient similaires à ceux reportés chez les jeunes (Freitas et al., 2020; Debarnot et al., 2022), indiquant une capacité d'apprentissage préservée chez les personnes âgées pour cette tâche spécifique. Ces résultats sont conformes à ceux obtenus par Johannsen et al. (2022) dans une version de SRTT adaptée à des mouvements locomoteurs. Pour la SFTT, les gains étaient moins importants chez les âgés (+59%) par rapport aux jeunes (+102%), ce qui conforte les résultats de Gudberg et al. (2015) avec la même tâche. Nous pouvons ici avancer que l'acquisition de mouvements des doigts est plus sensible à l'influence de l'âge que celle de mouvements globaux, en accord avec un certain nombre d'études montrant que la dextérité manuelle et la motricité fine sont davantage affectées par le vieillissement que la motricité globale (Seidler et al., 2010; Dayanidhi & Valero-Cuevas, 2014; Gudberg et al., 2015).

Chez les individus âgés, la phase de consolidation était largement altérée, avec une diminution des performances 6 heures après l'acquisition (-32 % pour la SFTT et -35 % pour la tâche locomotrice). Pour la SFTT, la consolidation serait sous-tendue par la réactivation de l'hippocampe et du striatum. Cette hypothèse s'appuie sur des observations récentes indiquant que ces structures se réactivent juste après l'*APseq* explicite d'une SFTT de 5 éléments, répétée sur 12 blocs de 30 secondes (King et al., 2022). D'après ces auteurs, la réactivation de l'hippocampe reflèterait la représentation spatiale de la séquence apprise, laissant penser qu'il

jouerait un rôle essentiel dans la consolidation dépendante de l'éveil et pas seulement dans celle dépendante du sommeil (Albouy et al., 2015; Albouy et al., 2013b; King et al., 2017).

L'hippocampe et le striatum subissent des altérations avec l'âge (Raz et al., 2003; Allen et al., 2005), et il a été montré que, malgré leur activation accrue, des déficits de consolidation des séquences motrices étaient observés (Rieckmann et al., 2010). Nous pouvons faire l'hypothèse que les déficits de consolidation dépendante de l'éveil chez nos participants âgés soient en partie expliqués par une altération de ces structures. Il serait intéressant à l'avenir d'étudier ces schémas de réactivation après l'acquisition de séquences explicites chez des individus âgés.

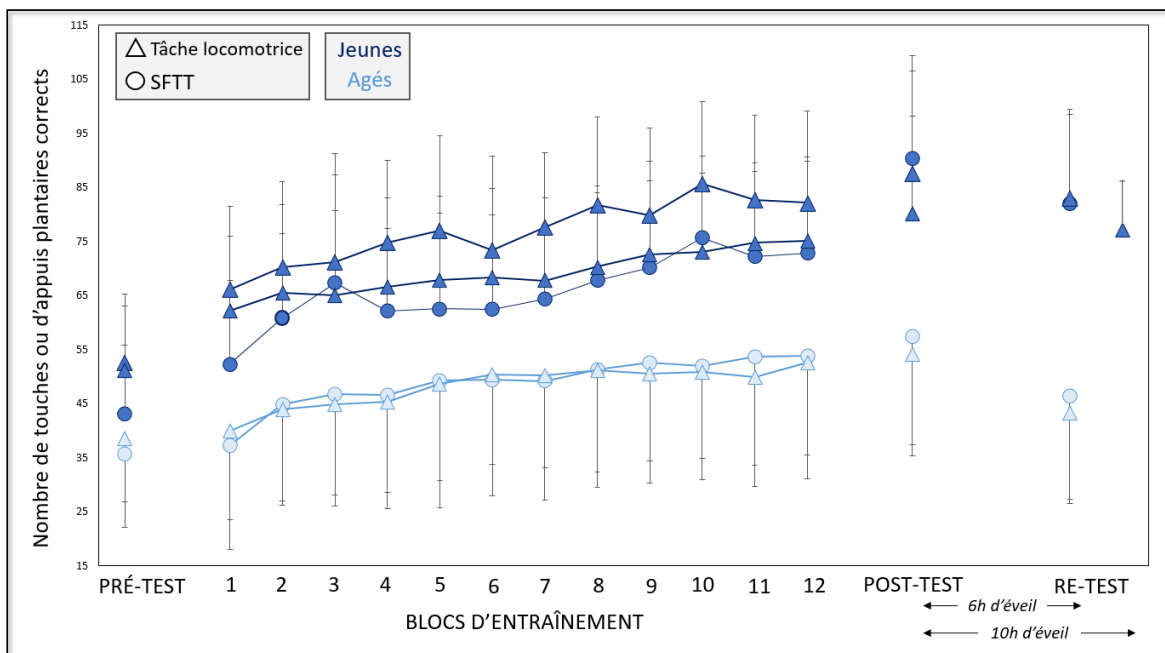


Figure 55 | Synthèse des courbes d'apprentissage chez les participants jeunes et âgés lors de la SFTT et de la tâche locomotrice.

Pour les deux tâches (○ SFTT ; ▲ tâche locomotrice), les performances ont augmenté significativement entre le pré et post-entraînement chez les participants jeunes (*bleu foncé*) et âgés (*bleu clair*), reflétant l'acquisition. Chez les jeunes, les performances lors du re-test 6 ou 10 heures après le post-test se sont stabilisées, démontrant la consolidation dépendante de l'éveil, pour les deux tâches. En revanche, cette consolidation était altérée chez les participants âgés, avec une diminution des performances lors du re-test 6 heures après.

1.2.2. Représentations motrices des séquences.

Contrairement à la SFTT, réalisée en position assise, la tâche locomotrice demande aux participants d'enchaîner des pas avec une alternance d'appuis droits et gauches, tout en maintenant une posture debout. Nous disposons de peu d'informations sur la manière dont le contrôle postural interagit avec l'APseq. Pour approfondir cette question, nous avons utilisé un système de capture du mouvement pour enregistrer les mouvements du bassin, modélisé ensuite par un point, le centre du pelvis (CoP ; *études 2 et 5*). Cette variable cinématique représente une mesure de l'apprentissage basé sur le mouvement lui-même. L'étude simultanée de ce paramètre

avec les réponses spatiales mesurées par le nombre d'appuis plantaires aide à élucider la relation entre le contrôle postural et les processus impliqués dans l'APseq.

Chez les participants jeunes et âgés, les deux représentations ont évolué de manière conjointe lors de leur acquisition par PP puis lors de leur consolidation. Plus précisément, la distance parcourue par le CoP a diminué entre la période pré et post-entraînement (29% et 20% chez les jeunes et les âgés, respectivement), en parallèle d'une augmentation du nombre d'appuis plantaires. De plus, ces deux variables sont restées stables chez les jeunes (+1% pour la distance du CoP) et ont diminué chez les âgés (-10% pour la distance du CoP) après une période d'éveil de 6 heures (Fig.56).

L'évolution parallèle de ces variables pendant les phases de l'APseq de cette tâche diffère des observations faites lors de l'apprentissage d'une SFTT, durant lequel elles évoluent de manière distincte (Albouy, Fogel, et al., 2013a; Albouy et al., 2015; Cohen et al., 2005). L'hypothèse que nous avançons est que la progression simultanée de ces deux représentations est nécessaire à l'apprentissage d'une tâche séquentielle impliquant l'équilibre, indépendamment de l'âge. Elle est étayée par des études montrant que l'amélioration du contrôle postural (la représentation basée sur le mouvement lui-même) grâce à la répétition physique conduit à l'amélioration des performances basées sur les objectifs de la tâche chez des individus jeunes (Saito et al., 2014) et âgés (Johannsen et al., 2022). Cette tâche locomotrice nécessite des actions corporelles complexes qui imposent des défis posturaux, l'amélioration conjointe des mesures cinématiques et comportementales est donc associée à un meilleur contrôle postural global.

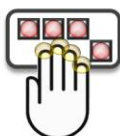
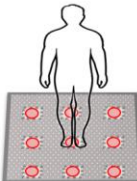
	 Représentation spatiale <i>Nombre de touches justes</i>			 Représentation spatiale <i>Nombre d'appuis plantaires corrects</i>			Représentation motrice <i>Distance parcourue par le CoP</i>		
	Acquisition	Consolidation		Acquisition	Consolidation		Acquisition	Consolidation	
		Éveil	Sommeil		Éveil	Sommeil		Éveil	Sommeil
Jeunes	↗ (+102%)	≈ (0%)	∅	↗ (+69% ; +58%)	≈ (-6% ; -4%)	≈ (-5%)	↗ (+29%)	≈ (+1%)	≈ (+1%)
Agés	↗ (+63%)	↘ (-32%)	∅	↗ (+59%)	↘ (-35%)	?	↗ (+20%)	↘ (-10%)	?

Figure 56 | Synthèse des évolutions des performances en ligne et hors ligne chez les participants jeunes et âgés lors de l'apprentissage de la SFTT et de la tâche locomotrice

Le tableau présente les changements de performance pour la phase d'acquisition et de consolidation des deux tâches, chez les participants jeunes et âgés. ↗, amélioration ; ≈, stabilisation, maintien ; ↘ diminution, dégradation ; ∅, non évaluée dans nos études mais avec des résultats disponibles dans la littérature ; ? jamais étudié.

2. La pratique de l'imagerie motrice, comment et pour quels bénéfices ?

L'efficacité de la PIM en vue d'améliorer les performances a été rapportée dans de nombreuses revues de littérature (p.ex. Schuster et al., 2011; Marusic & Grosprêtre, 2018; Ladda et al., 2021). Si nos propres recherches montrent aussi des effets positifs sur l'APseq explicite, ils ne sont pas systématiques et présentent une grande variabilité. Cela peut être dû à plusieurs facteurs, tels que la nature de la tâche et des HM engagées dans celle-ci, l'âge des participants, ou encore les méthodologies de nos études. Il est donc essentiel de tenir compte de ces caractéristiques lors de l'interprétation de nos résultats.

2.1. Effet d'une seule session de PIM.

Une seule session de PIM a généré des améliorations chez les individus jeunes et âgés, dans les deux tâches, et pour les représentations spatiales et motrices (Fig.57). Chez les individus jeunes, pour la SFTT, l'évaluation 24 heures après (incluant une période de sommeil) montre une stabilisation des performances. Pour la tâche locomotrice, l'évaluation après 10 heures d'éveil montre une stabilisation des performances, tandis qu'une période de sommeil les améliore. Chez les personnes âgées, les profils de consolidation sont similaires pour les deux tâches, avec une stabilisation des performances après une période d'éveil de 6 heures après l'acquisition.

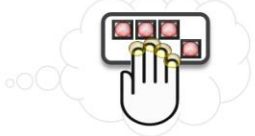
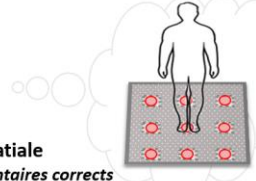

	 Représentation spatiale Nombre de touches justes			 Représentation spatiale Nombre d'appuis plantaires corrects			 Représentation motrice Distance parcourue par le CoP		
	Acquisition	Consolidation		Acquisition	Consolidation		Acquisition	Consolidation	
		Éveil	Sommeil		Éveil	Sommeil		Éveil	Sommeil
Jeunes	↗ (+40%)	∅	≈ (+8%)	↗ (+26%)	≈ (+7%)	↗ (+13%)	↗ (+16%)	≈ (+1%)	↗ (+18%)
Agés	↗ (+30% et +18%)	≈ (0%)	≈ (-2%)	↗ (+24%)	≈ (-12%)	? (-12%)	≈ (+16%)	↘ (-1%)	? (-1%)

Figure 57 | Synthèse des effets de la PIM en ligne et hors ligne chez les participants jeunes et âgés lors de l'apprentissage des deux tâches séquentielles étudiées.

Le tableau présente les changements de performance pour la phase d'acquisition et de consolidation des deux tâches, chez les participants jeunes et âgés ↗ amélioration ; ≈ stabilisation ; ↘ dégradation ; ∅ non évaluée dans nos études mais avec des résultats disponibles dans la littérature ; ? jamais étudié.

2.1.1. De légères améliorations à l'absence de différence avec le groupe contrôle.

Tâche de motricité fine : la SFTT.

Chez les participants jeunes, une seule session de PIM a entraîné une amélioration de 40% des performances à la SFTT (étude 3). Ces gains concordent avec ceux obtenus après une session de PIM de tâches similaires et renforcent les preuves de l'effet bénéfique de la PIM pour l'APseq

explicite (Avanzino et al., 2009; Debarnot et al., 2009; Saimpont et al., 2016; Bonassi et al., 2020). Chez les participants âgés, cette session unique a amélioré les performances, avec un gain de 30%. Dans *l'étude 5 VIASTIM*, ils ont amélioré significativement leurs performances, mais avec un gain de 18%, qui n'était pas différent de celui du groupe non-entraîné. Cette différence ne peut à priori pas être expliquée par les caractéristiques des populations étudiées. Elles étaient similaires entre les 30 participants âgés de chaque étude, qui ont aussi tous été familiarisés à l'IM de la même manière. Cependant, la dispersion des performances sur les trois échantillons, avec des écart-types élevés ($40 \pm 22\%$ et $30 \pm 21\%$ pour *l'étude 3, jeunes et âgés, respectivement*) voire supérieurs à la moyenne ($18 \pm 24\%$ pour *l'étude 5 âgé*) peut expliquer en partie pourquoi les résultats varient autant d'une étude à l'autre. Il est aussi possible que des facteurs propres à chaque étude comme la complexité de la séquence, ou le temps de pratique, aient joué un rôle dans la disparité de nos résultats. Dans la *section 2.2*, nous examinerons en détails ces autres hypothèses.

Tâche de motricité globale : la tâche locomotrice.

Une seule session de PIM a amélioré les représentations spatiales et motrices des séquences locomotrices, chez les participants jeunes et âgés (*études 2 et 5*). Cela s'est traduit par une augmentation du nombre d'appuis plantaires (+26% pour les participants jeunes et +24% pour les âgés), associée à une diminution de la distance parcourue par le CoP (16% pour les participants jeunes et une diminution non significative mais comparable de 16% chez les âgés). Chez les jeunes, le groupe CTRL a également progressé, mais uniquement sur le nombre d'appuis plantaires (+22%), tandis que le groupe âgé n'a pas progressé significativement (+13%). En plus des bénéfices démontrés de la PIM pour des tâches de locomotion simples, des tests fonctionnels (tel que le lever de chaise et le *Timed Up and Go*) et des tâches séquentielles des membres inférieurs réalisées en position assise au sein d'une population âgée (Saimpont et al., 2012; Hilt et al., 2023; voir Nicholson et al., 2019 pour une revue), nous montrons pour la première fois l'efficacité de la PIM pour l'*APseq* d'une tâche locomotrice complexe qui requiert une précision de pointage et une forte demande de contrôle postural chez des personnes âgées. Ces résultats confirment également les observations chez les jeunes (Saruco et al., 2019; Freitas et al., 2020; Debarnot et al., 2022).

Le deuxième point important est que les capacités d'apprentissage par PIM sont similaires entre les personnes jeunes et âgées (+26% vs +24%). Il est donc possible que les personnes âgées aient développé des stratégies de compensation, comme une suractivation de régions cérébrales et/ou une recalibration de leur modèle interne (Poirier et al., 2021). Cette tâche locomotrice complexe réalisée en IM pourrait engager le cortex préfrontal (CPFDl), le cortex prémoteur (APM et AMS)

et le cortex pariétal, comme ce qui est observé lors des conditions d'IM de la marche avec des obstacles et des exigences de précision (Malouin et al., 2003). Bien que cela reste spéculatif et nécessiterait des investigations en neuroimagerie, il est envisageable que la réalisation de cette tâche en IM par les personnes âgées ait suractivé ces régions cérébrales, comme cela a été observé lors de l'IM de tâches de locomotion chez cette même population (Zwergal et al., 2012; Allali et al., 2014; Sacheli et al., 2020).

Perspectives à court terme.

Ces résultats comportementaux doivent être mis en relation avec les données neurophysiologiques. À court terme, nous allons analyser les signatures neuronales associées à la PIM en utilisant les enregistrements EEG effectués durant celle-ci (*étude 5*). Les résultats préliminaires chez les jeunes (*étude 4*) ont montré des désynchronisations liées à l'évènement (DLE) enregistrées au niveau de C3, similaires lors de la PP et la PIM. Nous allons examiner en détail ces schémas spécifiques de DLE lors de la PIM des deux tâches chez les personnes âgées. Cela nous aidera à mieux comprendre les processus neurophysiologiques sous-jacents à l'apprentissage moteur.

2.1.2. Une consolidation améliorée avec la PIM par rapport à la PP ?

PIM et sommeil.

Après une nuit de sommeil, les performances de la SFTT se sont stabilisées chez les personnes jeunes et âgées (*étude 3* ; Metais et al., 2022). Celles de la tâche locomotrice (nombre d'appuis plantaires corrects et distance parcourue par le CoP) se sont améliorées chez des jeunes (*étude 2* ; Debarnot et al., 2022). La tâche locomotrice bénéficierait davantage d'une consolidation dépendante du sommeil, contrairement à 1) cette même tâche apprise par PP (Freitas et al., 2020; Debarnot et al., 2022) et, 2) à la tâche de motricité fine apprise par PIM (*étude 3*, Metais et al., 2022). Premièrement, ces résultats renforcent l'idée qu'à la suite d'une PIM, une amélioration des performances après une période de sommeil n'est pas nécessairement observée (Debarnot et al., 2015, 2019; Ruffino et al., 2021; Metais et al., 2022). Par ailleurs, des études ont montré que les tâches procédurales nécessitant un haut niveau de fonctionnement cognitif ou des stratégies cognitives nouvelles et complexes pour atteindre un objectif étaient consolidées par le sommeil (Glover & Baran, 2017; van den Berg et al., 2019; Glover et al., 2020; Conte et al., 2020). Nous pouvons suggérer ici que, par rapport à la PP et à la représentation mentale d'une séquence de mouvements des doigts, la représentation de la séquence locomotrice pourrait solliciter des processus cognitifs de haut niveau, coûteux et exigeant, qui bénéficieraient préférentiellement de la consolidation pendant le sommeil.

PIM et passage du temps.

Dans *l'étude 5 VIASTIM* réalisée auprès des personnes âgées, les performances dans les deux tâches (les nombres de touches et d'appuis plantaires) se sont stabilisées après une période d'éveil de 6 heures. Chez les jeunes, des effets différents du simple passage du temps sur la consolidation de tâches de motricité fine apprises par PIM ont été rapportés. D'un côté, il a été montré une stabilisation des performances après des périodes d'éveil de 2 à 10 heures après l'acquisition d'une SFTT (Debarnot et al., 2009; Bonassi et al., 2020). D'un autre côté, une amélioration des performances après une période d'éveil de 6 heures après l'acquisition d'une tâche de pointage a été rapportée (Ruffino et al., 2021). Nos résultats confirment la première tendance, à savoir la stabilisation des performances à la suite d'une PIM de tâches de motricité fine et globale.

De manière intéressante, ce profil de consolidation contraste avec l'absence de consolidation observée après une PP, dans notre étude et dans d'autres (Gudberg et al., 2015; Bottary et al., 2016). La consolidation après un apprentissage par PIM ne serait donc pas altérée et cette méthode s'avèrerait efficace pour préserver les performances acquises et limiter la perte de mémoire motrice associée à l'âge. Les différences de profil de consolidation entre la PIM et la PP avaient déjà été observées chez les jeunes, avec une amélioration des performances en journée après la PIM et une stabilisation après la PP (Ruffino et al., 2021). Compte tenu de la brève durée de la PIM (6 minutes, consultez la section 2.2.1. *Quantité de pratique* pour plus de détails), il est envisageable que l'asymptote des performances n'ait pas été atteinte au post-test, laissant ainsi une possibilité d'amélioration supplémentaire post-pratique (Freitas et al., 2020).

2.2. Pourquoi une grande variabilité des résultats ?

Dans cette section, nous avançons des hypothèses - distinctes ou interdépendantes - visant à comprendre pourquoi un entraînement mental n'induit pas toujours des effets bénéfiques.

2.2.1. Quantité de pratique.

Durée d'entraînement.

Une différence entre nos protocoles résidait dans la quantité de PIM effectuée au cours d'une seule session. Dans *l'étude 3 STIM*, la durée totale d'un entraînement (i.e. une seule session) était de 18 minutes dont 10 minutes de travail mental effectif. Dans *l'étude 5 VIASTIM*, elle était de 13 minutes, dont 6 minutes de travail mental. Cette durée a été choisie en conformité avec l'étude de Freitas et al. (2020) chez les jeunes sur la tâche locomotrice. Nous avons adopté une structure similaire pour la session de PIM de la SFTT. D'après la méta-analyse de Schuster et al. (2011), une amélioration significative des performances à la suite d'une PIM est observée après au moins

15 minutes d'entraînement, et il n'y aurait pas de résultats, voire des résultats négatifs pour un temps de pratique inférieur à 10 minutes. Par conséquent, il est possible que le temps alloué à la PIM dans *l'étude 5* pour la tâche SFTT n'ait pas été suffisant pour entraîner une amélioration des performances différente du groupe contrôle. Les études récentes menées auprès de personnes âgées démontrant des avantages de la PIM par rapport à l'absence d'entraînement proposent des sessions d'entraînement de 20 à 30 minutes au total avec approximativement 15 à 20 minutes de travail mental effectif (Ruffino et al., 2019; Hilt et al., 2023).

Nombre de répétitions et fatigue.

Le nombre de répétitions est aussi un facteur crucial pour observer une amélioration des performances. Lors d'un entraînement en IM, celle-ci est observée après plus de 30 essais (Schuster et al., 2011). Pour toutes nos conditions de PIM, le nombre d'essais moyens était supérieur à cette recommandation : 68, 87 et 81 séquences mentales (pour *l'étude 3* et *l'étude 5 SFTT* et *tâche locomotrice*, respectivement). Cependant, la variabilité était très élevée, allant de 4 à 109 séquences imaginées. Pour s'assurer que les participants puissent tous répéter les mouvements au moins 30 fois, une solution pourrait être de fixer le nombre de répétitions mentales. Par exemple, chez les âgés, les études de Ruffino et al. (2019) et Hilt et al. (2023) ont fixé à 30 ou 50 essais imaginés repartis en 3 ou 5 blocs de 10 essais avec 5 secondes de pause entre les essais et 1 minutes de pause entre les blocs.

En théorie, plus on s'entraîne, mieux c'est. Cependant, sur la même tâche que la nôtre et chez les jeunes, Conessa et al. (2023) ont montré qu'une SFTT de 5 éléments, répétée sur 14 blocs (224 séquences mentales) n'a amélioré les performances que de 17%. Alors qu'une PP excessive entraîne de la fatigue musculaire, une PIM excessive engendre de la fatigue mentale, influençant négativement l'apprentissage (Rozand et al., 2016; Jacquet et al., 2021). Le seuil de fatigue à partir duquel il y a une dégradation des performances pourrait survenir après environ 60 répétitions (Gentili et al., 2010). Nos protocoles ont été conçus pour prévenir ou du moins atténuer ces effets. Nous avons 1) inclus des périodes de repos de 15 secondes entre les blocs et d'une minute toutes les 3 ou 4 blocs, et 2) retardé le post-test de 2 minutes après la fin de l'entraînement. Les niveaux de fatigue physique et mentale ont aussi été évalués tout au long des tâches via une échelle de type Likert. Nos analyses n'ont pas révélé de différences significatives dans l'évolution de la fatigue entre les tâches effectuées physiquement et mentalement. Cependant, il reste possible que les évaluations utilisées n'aient pas été assez sensibles. Il serait intéressant d'utiliser le questionnaire NASA-TLX pour caractériser la charge de travail des conditions d'apprentissage PP et PIM (Hart, 2006).

Des recherches récentes ont signalé l'existence de micro-gains hors ligne lors de l'acquisition de nouvelles habiletés motrices. Ils sont liées à des gains rapides pendant les courtes pauses entre les blocs de pratique (Bönstrup et al., 2019, 2020; Buch et al., 2021). L'amélioration totale des performances sur une session serait largement influencée par ces micro gains hors ligne (Jacobacci et al., 2020; King et al., 2022). Nous faisons l'hypothèse que les évaluations (i.e., questionnaires sur la qualité du travail d'IM et les niveaux de fatigue) que nous avons proposé à nos participants durant ces pauses ont pu interférer avec ces micro gains, du moins chez les personnes âgées. Néanmoins, il faut être prudent dans cette interprétation, étant donné que ces micro gains hors ligne ont été démontrés lors de l'acquisition de SFTT appris par PP, et ne sont pas forcément généralisables à la PIM.

2.2.2. Qualité de la pratique.

Capacité d'imagerie des participants.

Nous avons évalué les capacités d'IM générales et spécifiques à la tâche en utilisant le KVIQ et son échelle pour mesurer la vivacité de leur IM, en se concentrant sur la perspective interne et les modalités visuelles et kinesthésiques. Les participants avaient des capacités d'IM générales modérées, avec en moyenne des scores²⁷ dépassant les 3,5/5 pour la modalité visuelle et 3/5 pour la modalité kinesthésique, tant chez les participants jeunes qu'âgés. Cependant, il y avait une grande variabilité, avec des scores allant de 1/5 à 5/5 pour les deux modalités chez les jeunes et les âgés, comme rapportés par Saimpont et al. (2015).

Durant l'IM de la SFTT, les participants ont rapporté des images modérément claires (3,5/5) et des sensations modérément intenses (3/5). Pour la tâche locomotrice, les images rapportées étaient modérément claires (3/5) tandis que les sensations kinesthésiques étaient vagues (entre 2 et 2,5/5). Dans l'ensemble, les scores de vivacité spécifiques aux tâches étaient donc faibles à moyens, ce qui peut s'expliquer par l'exigence de ces tâches par rapport à des mouvements ordinaires de la vie quotidienne (Saimpont et al., 2013 ; 2015). Dans nos études, aucune corrélation entre les scores du KVIQ (générales et spécifiques) et les changements de performances n'a par contre été identifiée. De plus, la vivacité moyenne auto-déclarée pendant l'IM de la SFTT s'est améliorée au fil des sessions. La question de savoir si les capacités d'IM influencent les performances suscite encore des débats. Certaines études mettent en évidence une relation entre les deux (Rodgers et al., 1991; Roure et al., 1999; Calmels et al., 2006) et ainsi qu'entre les capacités d'IM et les réponses neurophysiologiques (Guillot et al., 2008; Lebon et

²⁷ Échelle du KVIQ. 1= aucune image / sensation ; 2= images floues / sensations vagues ; 3= images modérément claires / sensations modérément intenses ; 4= images claires / sensations intenses ; 5= images aussi claires qu'un film / sensations aussi intenses qu'en réalisant l'action.

al., 2012; Toriyama et al., 2018). En revanche, d'autres études n'ont pas trouvé de corrélation entre les capacités mesurées par questionnaire et l'amélioration des performances (Guillot et al., 2010; Ruffino et al., 2017b). Nos résultats corroborent cette dernière constatation. Les futures recherches en IM ne devraient pas restreindre leur échantillon aux individus présentant de bonnes capacités en IM, puisque même celles avec de faibles capacités d'IM générales sont capables de progression. Il serait aussi judicieux d'explorer d'autres variables qualitatives de l'IM, telles que l'index d'isochronie, l'oculométrie ou les signatures neuronales (Collet et al., 2011; Toriyama et al., 2018; Schlatter et al., 2020). A partir de ces différentes mesures de la qualité de l'IM, il serait possible de caractériser des profils de « bon » et « mauvais » imageurs et de caractériser l'influence de ces profils sur les processus d'apprentissage survenant à la suite d'une PIM

Complexité de la séquence et respect de l'isochronie.

Comme la diminution de la mémoire de travail liée à l'âge contribue aux déficits d'acquisition de séquences de mouvements (Bo et al., 2009; Bo & Seidler, 2009) et que les séquences de mouvements complexes et non habituelles sont plus difficiles à imaginer pour les personnes âgées (Saimpont et al., 2013), nous pensions qu'une séquence plus courte et réalisée avec la main dominante serait plus facile à mémoriser et imaginer, et conduirait à de meilleures performances. Chez nos participants âgés, alors que l'amélioration suite à la PIM était de 30% avec la SFTT de 8 éléments, elle s'est limitée à 18 % avec la SFTT de 6 éléments, sans qu'il n'y ait de différence par rapport au groupe non entraîné. Cette séquence était peut-être trop simple. Pour les tâches sur-apprises, de courte durée ou trop faciles, la durée des mouvements imaginés devient généralement plus courte que celle de l'exécution physique (Calmels et al., 2006; Caçola et al., 2013). Avec une SFTT de 8 éléments, les participants âgés étaient déjà plus rapides mentalement que physiquement. L'isochronie serait encore plus affectée avec une SFTT de 6 éléments, ce qui pourrait expliquer l'effet limité de la PIM.

Condition physique et motivation.

D'autres paramètres tels que la condition physique et la motivation devraient être pris en considération. Pour les tâches d'IM explicites, l'expertise dans la tâche influence les performances motrices (Guillot et al., 2009; Zabielska-Mendyk et al., 2018). Plus on est expert plus les effets de la PIM sur les performances sont prononcés, tandis que le manque d'expérience dans la tâche entraînerait des prédictions motrices incorrectes (Slifkin, 2008; Ladda et al., 2021). Nous avons évalué les capacités physiques de marche et la condition physique générale, qui étaient comparables entre les groupes. Nous n'avons cependant pas mesuré la dextérité manuelle des participants. Nous proposons que l'évaluation de l'expertise et des capacités physiques liées

aux habiletés qui seront imaginées pourrait fournir des indications sur les performances mentales ultérieures (Hartnoll & Punt, 2017).

Il est aussi possible que l'influence positive de la PIM pour la tâche locomotrice soit dû à son caractère amusant et motivant (Freitas et al., 2020, Debarnot et al., 2022). Au contraire, la SFTT pourrait être 1) pas suffisamment exigeante à apprendre et 2) ennuyeuse à réaliser mentalement. Les études futures devront prendre en compte ces aspects afin de concevoir des protocoles plus attrayants et présentant un niveau de complexité adéquat.

2.3. Quelles alternatives, comment améliorer les effets de la PIM ?

2.3.1. Plusieurs sessions de PIM.

Répartir les entraînements d'IM sur plusieurs sessions est plus avantageux qu'une seule session. Sur une SFTT, chez les jeunes et les âgés, l'amélioration après trois sessions consécutives de PIM (98% et 64,5%) était bien supérieure à une seule session (40% et 30%). Ces multisessions permettent aussi de mémoriser la séquence, puisqu'une semaine plus tard les performances étaient restées stables chez les deux groupes d'âge. Ceci confirme les effets à relativement long terme de la PIM lors de l'apprentissage d'une nouvelle tâche séquentielle (Boraxbekk et al., 2016; Debarnot et al., 2019; Bonassi et al., 2020). Ces résultats offrent des perspectives prometteuses car ils ont une pertinence directe pour les protocoles de rééducation qui se déroulent sur plusieurs jours.

Néanmoins, l'ampleur des améliorations de la PIM seule, même sur plusieurs sessions, est toujours inférieure à celle d'un entraînement physique (Boraxbekk et al., 2016; Bonassi et al., 2020). Cette différence s'explique par l'absence de rétroactions sensorielles lors de la PIM. Lors de l'exécution physique d'un mouvement, ces rétroactions permettent d'ajuster la précision du mouvement en comparant les conséquences réelles avec les prédictions, contribuant ainsi à améliorer les performances futures (Hardwick et al., 2018). En revanche, l'IM se base uniquement sur les modèles internes anticipatoires pour estimer l'état sensorimoteur pendant l'entraînement. Ainsi, pendant l'entraînement mental, la prédiction motrice, et donc la planification, la programmation ainsi que l'estimation de l'état futur du corps s'améliore grâce à ces modèles internes (Gentili et al., 2010; Kilteni et al., 2018). Néanmoins, cette prédiction reste moins précise que celle de l'entraînement physique.

2.3.2. Combiner la PIM+PP avec la PP ?

Combiner la PIM avec la PP peut être une méthode alternative pour améliorer les prédictions motrices et donc les performances comportementales. Cette approche vise à réduire le nombre de répétitions physiques tout en maximisant les effets de la PIM. Quand la PIM est effectuée

avant la PP, elle a des effets préparatoires sur les performances physiques ultérieures (Pascual-Leone et al., 1995; Allami et al., 2008; Boraxbekk et al., 2016). Dans *l'étude 4* chez des participants jeunes, la combinaison 50%PIM + 50%PP lors de l'apprentissage de la SFTT a conduit à une amélioration des performances de 49% lors de son acquisition. Dans *l'étude 5* chez les personnes âgées, cette combinaison 50%PIM + 50%PP a conduit à des performances similaires à celles obtenues en utilisant uniquement avec la PP pour les deux tâches (Fig.58). Cette combinaison a en revanche engendré des profils de consolidation similaires à ceux observés avec la PP seule, montrant une diminution des performances 6 heures après l'acquisition des séquences motrices.

Le ratio optimal entre la PIM et la PP reste encore à définir pour permettre à la fois des améliorations pendant l'acquisition des compétences et pour prévenir un éventuel déclin lors de la consolidation (Malouin et al., 2013; Ladda et al., 2021). Dans les études antérieures, les ratios ont varié, allant de 25% de PIM pour 75% de PP à 90% de PIM et 10% de PP, démontrant tous des bénéfices, mais avec des effets sur l'apprentissage différents (Sobierajewicz et al., 2016) ou similaires (Saruco et al., 2019) à la PP seule. Plutôt que de commencer par la PIM et ensuite réaliser la PP (Allami et al., 2008), il peut être avantageux d'introduire un essai physique au milieu des essais mentaux (Crosbie et al., 2004; Malouin et al., 2009). Par exemple, avoir un essai physique tous les dix essais d'imagerie pourrait potentiellement maximiser les performances (Malouin et al., 2009). Les informations visuelles et kinesthésiques acquises lors de la répétition physique actualisent les modèles internes, ce qui contribue à améliorer la vivacité de l'IM lors des répétitions mentales suivantes (Malouin et al., 2009; Deutsch et al., 2012). De plus, l'ajout d'entrées somatosensorielles (par la stimulation du nerf périphérique) au cours d'un entraînement en IM de mouvement du pouce améliore la plasticité induite par l'apprentissage au niveau de M1 de manière similaire à l'exécution physique seule, et par rapport à l'IM seule (Bonassi et al., 2017).

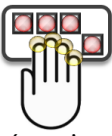
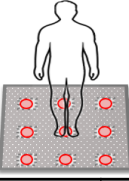
	 Représentation spatiale <i>Nombre de touches justes</i>			 Représentation spatiale <i>Nombre d'appuis plantaires corrects</i>			Représentation motrice <i>Distance parcourue par le CoP</i>		
	Acquisition	Consolidation		Acquisition	Consolidation		Acquisition	Consolidation	
		Éveil	Sommeil		Éveil	Sommeil		Éveil	Sommeil
PP	↗ (+63%)	↘ (+32%)	∅	↗ (+59%)	↘ (+35%)	?	↗ (+20%)	↘ (-10%)	?
PIM+PP	↗ (+55%)	↘ (-23%)	?	↗ (+59%)	↘ (-15%)	?	↗ (+23%)	↘ (-8%)	?

Figure 58 | Synthèse des effets de la PIM+PP en ligne et hors ligne chez les participants âgés lors de l'apprentissage d'une SFTT et d'une tâche locomotrice.

↗ Amélioration. ↘ Dégradation. ∅ Non évaluée dans nos études. ? Jamais étudié.

En examinant les effets de la PIM sur l'APseq, nous avons montré que la PIM seule était bénéfique dans les cas suivants : i) l'APseq d'une tâche locomotrice, ii) lorsque réalisée de manière intensive (i.e. grande quantité de pratique sur une seule session) dans le cadre de l'APseq de la SFTT, iii) lorsqu'elle est effectuée sur plusieurs sessions pour l'APseq de la SFTT, et iv) lorsqu'elle est combinée avec la PP.

D'autres méthodes, comme la STCC ont suscité un intérêt croissant pour l'amélioration des habiletés motrices. Elle offre aussi un potentiel pour favoriser la consolidation. Passons maintenant à l'examen de nos résultats concernant l'utilisation de la STCC dans le contexte de l'APseq.

3. La STCC : pourquoi une absence d'effet ?

Malgré le potentiel de la STCC pour améliorer les performances motrices, nos études n'ont pas révélé de résultats significatifs lors de l'application d'une stimulation anodale sur M1. Cela était vrai pour toutes les phases d'apprentissage étudiées et quel que soit le moment d'application ou les groupes d'âge examinés. L'absence d'effets significatifs ne remet pas nécessairement en question l'efficacité générale de la STCC, mais plutôt qu'elle n'a pas été efficace pour nos tâches spécifiques, avec les paramètres que nous avons employés, ainsi que pour l'échantillon de population que nous avons examiné.

3.1. Moment de la stimulation : pendant ou après l'apprentissage, aucune influence observée.

Dans l'étude 3 *STIM*, nous avons examiné l'effet sur plusieurs sessions de PIM d'une SFTT combinée à une STCC appliquée sur M1 pendant l'acquisition. Comparée à une STCC placebo, nous n'avons montré aucun avantage de la STCC anodale, que cela soit pour l'apprentissage en ligne ou hors ligne, chez les personnes jeunes ou âgées. Ces résultats sont démontrés pour la première fois chez les personnes âgées. Chez les jeunes, ils contrastent avec les études précédentes montrant majoritairement des bénéfices lorsque la PIM est combinée à la STCC anodale sur M1, par rapport à une STCC placebo (Foerster et al., 2013; Saimpont et al., 2016; Saruco et al., 2017, 2018; Debarnot et al., 2019). Cependant, (Sobierajewicz et al., 2019) ont conclu que la STCC anodale n'améliorait pas la PIM d'une tâche discrète Go/NoGo. Aussi, dans un protocole similaire au nôtre, l'apprentissage par observation d'une SFTT sur quatre jours consécutifs tout en recevant une STCC anodale sur M1 n'a pas facilité l'APseq par rapport à la STCC placebo (Apšvalka et al., 2018).

Dans l'étude 5 *VIASTIM*, nous avons examiné l'application d'une STCC anodale sur M1 durant la phase de consolidation d'une SFTT et d'une tâche locomotrice acquises par PP, PIM ou

PIM+PP chez des personnes âgées. Nous n'avons pas observé d'influence spécifique de la STCC, indépendamment de la tâche ou du type d'apprentissage. Ces résultats contredisent en partie les conclusions d'études antérieures qui ont montré des effets bénéfiques d'une telle stimulation sur la consolidation d'une SFTT apprise par PP chez des individus jeunes et âgés (Tecchio et al., 2010; Rumpf et al., 2017, 2018).

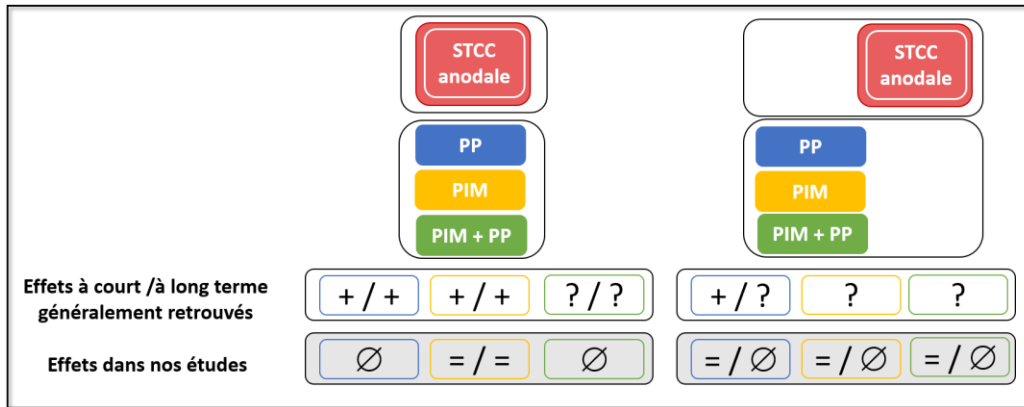


Figure 59 | Synthèse des effets comportementaux généralement retrouvés en fonction des moments d'application de la STCC par rapport à l'entraînement en PP ou en PIM

La figure présente les effets de la STCC anodale en fonction du moment d'application et de la méthode d'apprentissage. -, effets négatifs. +, effets positifs. =, aucun effet. Ø, non évaluée dans nos études. ?, jamais étudié.

Nous nous interrogeons dans les paragraphes suivants sur les raisons pour lesquelles ces effets n'ont pas été reproduits dans nos études, ni étendus à d'autres méthodes d'apprentissage comme la PIM et la PIM+PP.

3.2. L'intensité de stimulation était-elle assez importante ?

3.2.1. Durant l'acquisition

Il est possible que le manque d'effet soit dû à une trop faible intensité de stimulation. Dans l'étude 3 STIM, la STCC anodale a été appliquée à une intensité de 1,5mA. Nous avons appliqué les mêmes configurations d'électrodes et de durée de stimulation que les études antérieures qui ont associé la STCC à la PIM (Foerster et al., 2013; Saimpont et al., 2016; Sobierajewicz et al., 2019; Debarnot et al., 2019). Après une étude préliminaire, nous avons constaté qu'une intensité de 2mA provoquait des sensations inconfortables chez certains participants, et beaucoup moins à 1,5mA. Nous avons donc réduit l'intensité à 1,5mA (au lieu de 2mA) pour limiter tout inconfort potentiel. De plus, celle-ci avait entraîné des bénéfices lors d'une STCC anodale appliquée durant une SFTT (Cuypers et al., 2013).

Dans la méta-analyse d'Hashemirad et al. (2016) sur l'APseq et la STCC anodale au niveau de M1, la plus grande taille d'effet a été trouvée pour Kantak et al. (2012), qui ont utilisé une électrode de stimulation plus petite (8 cm²), donnant une densité de courant de 0,125mA/cm². Il

est aussi possible d'utiliser une configuration d'électrodes haute définition. L'une des plus courantes dans la STCC haute définition est celle en anneau 4×1 . Elle se compose de quatre petites électrodes (les anodes) disposées en cercle autour d'une centrale (cathode). En utilisant un tel montage, Lerner et al. (2021) ont montré qu'une intensité de 1,5mA améliorerait davantage les performances d'une tâche de pointage par rapport à 2mA. Les futurs travaux pourraient explorer l'utilisation d'électrodes plus petites ou des intensités de courant plus fortes pour concentrer le courant sur la région cérébrale ciblée.

Néanmoins, existe-t-il réellement une relation linéaire entre l'intensité de la stimulation, l'excitabilité corticale et les résultats comportementaux ? Cela signifierait que des densités de courant plus élevées devraient donc conduire – au moins majoritairement – à des effets plus grands. La dose de la STCC correspond à la densité de courant multipliée par la durée (Thair et al., 2017). Les effets « dose » d'une STCC anodale sur l'excitabilité et la connectivité de M1 (sans lien avec l'entraînement physique ou mental) ont été examinés. Pour comprendre cette relation dose-réponse, des doses supérieures à celles classiquement utilisées (1 et 2mA), jusqu'à 3mA (Jamil et al., 2020; Farnad et al., 2021) et même 4mA chez des patients post-AVC (Chhatbar et al., 2016) avec des durées de 10 à 30 minutes ont été testés. De manière non systématique, les doses de stimulation les plus élevées – les intensités les plus fortes avec les durées les plus longues - ont engendré une plasticité plus forte.

À l'heure actuelle, compte tenu des effets encore peu connus de telles stimulations sur le long terme, nous nous interrogeons sur l'utilisation d'intensités plus élevées. D'ailleurs, le dispositif de STCC que nous avons employé avait une limite de stimulation à 2mA, au-delà de laquelle il n'était pas possible d'aller. Nous passons d'une méthode de stimulation qui était non invasive et indolore à une méthode potentiellement douloureuse qui nécessite l'application de crèmes anesthésiantes locales à des intensités élevées (McFadden et al., 2011; Guleyupoglu et al., 2014; Farnad et al., 2021). Cette transition soulève des questions importantes sur l'acceptabilité, la sécurité et plus largement des questions éthiques. Une étude combinant la STCC avec l'IRM_f a examiné l'effet d'une intensité de 2mA comparée à 4mA sur les signaux physiologiques lors d'une SFTT (Shinde et al., 2021). L'intensité la plus élevée a davantage amélioré les performances tout en augmentant le débit sanguin dans la région cérébrale cible (M1) et celles fonctionnellement connectées (les régions fronto-médianes). On ne peut cependant pas exclure que les effets de la STCC à 4mA sur le réseau sensorimoteur n'induisent pas des dysfonctionnements cérébraux à long terme.

3.2.2. Durant la consolidation.

Dans *l'étude 5 VIASTIM*, nous avons administré une STCC anodale d'une intensité de 1mA immédiatement après l'acquisition des deux tâches étudiées. Contrairement aux études précédentes réalisées avec un entraînement physique, dans des conditions comparables (Rumpf et al., 2017; King et al., 2020), nous n'avons pas observé d'effet bénéfique de cette intervention sur la consolidation en mémoire de ces apprentissages.

Dans ces deux études, avant l'application de la STCC, les participants ont répété physiquement une SFTT de 5 éléments durant 14 blocs (Rumpf et al., 2017) ou 16 blocs (12 blocs d'entraînement et 2 blocs de post-test ; King et al., 2020). Le nombre de répétitions était fixé à 12 séquences par bloc (soit 168 et 192 séquences réalisées au total). Dans notre étude, les participants du groupe PP ont répété une SFTT de 6 éléments lors de 16 blocs de 30 secondes (2 blocs de pré-test, 12 blocs d'entraînement, 2 blocs de post-test). Dans l'ensemble, ils ont réalisé en moyenne 8 séquences par bloc (soit 128 séquences au total en moyenne). Immédiatement après l'acquisition, nous avons appliqué une STCC anodale pendant 15 minutes avec un montage C3/Fp2. Ces trois paramètres (moment d'application, durée et montage des électrodes) étaient similaires aux études de références. Mais durant les stimulations, les participants regardaient des photos de paysages dans ces deux études et un film dans la nôtre. Si la question de la neutralité de ces stimuli peut se poser et leurs éventuelles interférences avec la consolidation, le film visionné dans notre étude avait été utilisé avec succès comme contrôle dans une étude précédente sur la STCC (Schlatter et al., 2021). L'intensité de stimulation était de 1mA, mais la densité de courant de 0,04mA/cm² était plus forte dans notre étude comparativement à celle de Rumpf et al. (2017 ; 0,02mA/cm²) car nous avons utilisé une électrode plus petite (25 cm² vs 35 cm²). Elle était cependant similaire à celle de King et al. (2020). Après une période de consolidation en journée de même durée (6 heures), les participants ont passé un test de rétention. Ils ont réalisé 4 blocs (48 séquences ; Rumpf et al., 2017) ou 12 blocs de pratique (144 séquences ; King et al., 2022) contre 2 blocs de 30 secondes dans notre étude (13 séquences réalisées en moyenne pour le groupe PP). Nous pouvons donc supposer qu'il aurait fallu faire plus de répétitions pendant l'entraînement en amont de la STCC et/ou ajouter davantage de blocs de pratique lors du test de rétention pour observer les effets de la STCC. Dans l'ensemble, ces différences de procédures suscitent des interrogations quant aux conditions optimales pour observer les effets de la STCC sur la phase de consolidation.

Nous pensons qu'un autre paramètre peut expliquer la différence de résultats obtenus : l'âge des participants. La moyenne d'âge de notre étude était de 72,3 ± 4,0, avec un panel de 65 à 80 ans. Dans leurs études, les participants étaient inclus à partir de 55 ans, pour une moyenne d'âge de

65,1 ± 4,9 ans (Rumpf et al., 2017) et 65,8 ± 6,5 ans (King et al., 2020). Pour notre échantillon de participants âgés, il est donc possible que l'intensité de stimulation ait été insuffisante pour favoriser la plasticité corticale engendrée par la PP, la PIM ou la PIM+PP. En effet, une étude a démontré qu'une intensité de STCC plus élevée (c'est-à-dire 2,3mA) appliquée au niveau du M1 était nécessaire chez les personnes âgées pour obtenir la même distribution de courant que chez les adultes plus jeunes avec 2mA (Indahlastari et al., 2020). À partir d'un groupe de 587 adultes âgés en moyenne de 73,9 ans (51 à 95 ans), ces chercheurs ont créé des modèles de tête individualisées pour chacun d'eux afin de générer des cartes du champ électrique circulant dans le cerveau. En analysant ces modèles, ils ont déterminé les relations entre les mesures du champ électrique, le niveau d'atrophie cérébrale et l'âge. À partir des caractéristiques des participants, il serait intéressant à l'avenir d'utiliser ces modèles pour ajuster la dose de courant. Il serait par exemple possible de modifier les paramètres de stimulation chez les personnes âgées en fonction du degré d'atrophie pour obtenir les avantages de stimulation souhaités (Indahlastari et al., 2021).

3.3. Est-ce que cibler M1 était la meilleure approche pour améliorer l'APseq ?

Nous pensons que M1 demeure le choix optimal en tant que cible de stimulation, étant donné qu'il s'agit d'une structure centrale où convergent les réseaux responsables de la planification et de la programmation. Elle participe à la programmation car une partie de ces neurones est dédiée au codage des différents paramètres d'exécution de séquences, notamment celles de mouvements des doigts (Karni et al., 1995; Ziemann et al., 2004; Yokoi et al., 2018).

Néanmoins, pendant l'IM, on observe des réductions d'environ 30 à 50 % de l'intensité d'activation au niveau de M1 et du cortex somatosensoriel (Lotze et al., 2000; Lotze & Halsband, 2006; Lotze & Zentgraf, 2010). Il est donc possible que l'IM n'ait pas suffisamment mobilisé M1 (Héту et al., 2013). Même avec un entraînement physique, sa plasticité et son rôle ne sont pas pleinement compris, avec des configurations spatiales et temporelles d'activation cérébrale différentes. En effet, certaines études rapportent une absence de changement voire une diminution de son activité pendant la phase d'acquisition (Jenkins et al., 1994; Karni et al., 1995, 1998; Toni et al., 1998; Floyer-Lea & Matthews, 2005). De même, une recherche récente a montré que la consolidation pendant la période d'éveil suivant l'acquisition d'une SFTT était principalement expliquée par des réactivations dans l'hippocampe et le striatum, et non dans M1 (King et al., 2022). Il était donc peut-être trop réducteur et simpliste de s'attendre à ce qu'une augmentation de l'excitabilité de M1 seule pendant l'acquisition ou la consolidation allait améliorer l'APseq.

Au-delà de M1, l'IM entraîne l'activation de régions et structures cérébrales telles que l'APM, l'AMS, le cortex occipital, le cervelet et mêmes des structures sous-corticales comme le

thalamus ou les noyaux gris centraux (Hanakawa et al., 2008; Guillot et al., 2014; Di Rienzo et al., 2016). Parmi ces régions, les fonctions de l'APM et de l'AMS dans l'apprentissage moteur, ainsi que leurs connexions avec M1, sont bien documentées (Grafton et al., 1998; Ungerleider, 2002; Floyer-Lea & Matthews, 2005; Hardwick et al., 2013). L'APM est engagée dans la programmation, tandis l'AMS est davantage impliquée dans la planification en raison de ces interconnexions avec le striatum, le cervelet et M1 (Hikosaka et al., 2002; Penhune & Doyon, 2002; Lehéricy et al., 2005). L'AMS est fortement activée dans le réseau moteur pendant l'IM de mouvements simples des doigts chez des personnes jeunes et âgées (Wang et al., 2019). Il serait donc intéressant de tester les effets de la stimulation sur le cortex prémoteur. Nous pouvons émettre l'hypothèse que cela pourrait renforcer l'effet de l'IM, comme cela a été montré lors d'une STCC appliquée au niveau du cortex prémoteur durant l'entraînement physique d'une tâche d'équilibre (Hupfeld et al., 2017) ou durant l'observation d'une SRTT (Wade & Hammond, 2015). Ce montage pourrait s'appliquer aussi aux adultes plus âgés, puisqu'une STCC anodale appliquée sur l'AMS (1mA – 15 minutes) a induit une plasticité similaire à celle observée chez les jeunes adultes (Antonenko et al., 2017).

Pour les tâches liées à la posture ou à l'équilibre, des recherches se sont aussi intéressées à l'application de la STCC au niveau du cervelet (Baharlouei et al., 2020 pour une revue). Cibler cette région a entraîné des effets positifs sur la stabilité posturale et l'équilibre chez des personnes âgées (Ehsani et al., 2016; Yosephi et al., 2018). Étant donné le rôle potentiel du cervelet dans les modèles internes (Ishikawa et al., 2016 ; Tanaka et al., 2020), l'idée de stimuler cette région lors de tâches posturales apprises par PIM pourrait également être une piste intéressante à explorer pour améliorer l'APseq.

3.4. Autres facteurs.

De manière générale, les effets de la STCC pourraient être liés à d'autres facteurs que l'intervention elle-même. Une étude récente a comparé les effets d'une STCC anodale ou placebo, appliquées en double aveugle, pendant l'entraînement physique d'une tâche du membre supérieur, à une condition contrôle non aveugle qui n'a reçu aucune stimulation pendant cet entraînement. Les deux types de STCC ont amélioré les performances, sans différence entre elles, mais avec une amélioration supérieure à celle de la condition contrôle. De plus, les gains en ligne les plus importants étaient associés à des croyances plus fortes en la STCC et ce indépendamment du type de stimulation reçue (Haikalis et al., 2023). Cela démontre que les effets de la STCC peuvent être en partie alimentés par les croyances et/ou les préjugés vis-à-vis d'un protocole expérimental. Par conséquent, les futures études sur la STCC devraient 1) inclure

un groupe contrôle sans stimulation et 2) tenir compte des croyances pour évaluer comment leurs attentes pourraient influencer les résultats.

4. Conclusion.

Cette thèse visait à explorer les effets de la PIM et de la STCC sur l'APseq explicite, en considérant à la fois les HM fines et globales chez des individus jeunes et âgés. L'objectif était de mieux comprendre comment ces interventions pouvaient influencer l'acquisition et la consolidation de nouvelles HM. Les résultats de nos études ont révélé que l'effet de la PIM était variable, dépendant de facteurs tels que l'individu, la tâche et la durée de la pratique. L'efficacité de la PIM seule ou sur une courte session d'entraînement pour améliorer l'apprentissage moteur n'est pas systématique. Elle est bénéfique pour l'APseq d'une tâche locomotrice, lorsqu'elle est réalisée en multisessions ou lorsqu'elle est combinée à la PP. De plus, la STCC n'a pas eu l'influence escomptée sur l'APseq, que ce soit chez les jeunes ou les personnes âgées, ce qui souligne la nécessité de comprendre les conditions et les profils qui influencent la réponse à la STCC.

5. Perspectives.

La diversité apparente de tâches motrices séquentielles est au premier abord décourageant et complique les tentatives de les classer. Nous suggérons qu'il est crucial de comparer ces tâches les unes aux autres en analysant leurs points communs et leurs différences. Il est essentiel d'étudier de manière systématique les courbes d'apprentissage pour identifier des critères de réussite (gains de performances, atteinte de l'asymptote) associés à ces tâches. Cela permettra de mieux orienter les futures recherches et de faciliter la comparaison des résultats, que cela soit après un apprentissage par PP ou par PIM. Ces critères pourraient servir de points de référence utiles dans les futures recherches portant sur des individus d'âge similaire. En les utilisant, les études à venir seront mieux à même de distinguer les changements usuels liés à l'âge des altérations associées à des maladies spécifiques.

Notre nouvelle tâche séquentielle « écologique » (i.e. la tâche locomotrice), conçue pour impliquer l'ensemble du corps, élargit la portée du modèle classique de l'APseq. Dans l'ensemble, les profils d'acquisition et de consolidation sont similaires à ceux observés lors de tâches de SFTT, ce qui revêt une importance notable pour la généralisation des résultats de la motricité fine à globale. Elle offre ainsi la possibilité d'évaluer l'APseq d'une autre manière chez des individus jeunes et âgés, après une PP et une PIM. Elle fournit aussi des informations cruciales sur le contrôle postural et les capacités de locomotion. Les adultes âgés en bonne santé présentent des capacités d'apprentissage de séquences locomotrices intactes malgré un ralentissement général et un déclin dans les fonctions sensorimotrices et cognitives. De futures

recherches sont nécessaires pour déterminer la faisabilité, l'efficacité et les doses optimales d'entraînement pour les populations plus âgées et/ou pathologiques.

Les futurs protocoles en IM devront déterminer avec précision les paramètres optimaux de la PIM, en tenant compte de la tâche effectuée, de la quantité de travail effectif, du nombre de répétitions, de la durée des temps de récupération, des activités pendant ces temps de pause, de la durée totale de la session expérimentale, ainsi que du nombre de sessions expérimentales. Si la quantité est essentielle, il est aussi important de contrôler la qualité du travail de d'IM. Savoir si et/ou quelle mesure des capacités d'IM est déterminante pour l'amélioration de la performance par PIM est une question encore débattue. Il est également crucial de contrôler les effets connexes liés à la fatigue et à la motivation pour la tâche. En plus de ces recommandations pour une session unique de PIM, les alternatives en combinant la PIM avec la PP sont prometteuses. Il faudrait déterminer le ratio idéal afin de préserver exclusivement les avantages de la PP pour l'acquisition et de la PIM pour la consolidation. De plus, la manière dont le passage du temps (éveil ou sommeil) consolide l'apprentissage des HM après la PIM est aussi une question importante qui nécessite des investigations supplémentaires.

Le fait de ne pas avoir observé d'effets de la STCC dans nos études s'ajoute à un ensemble de résultats précédents où les effets de la STCC sont souvent mal identifiés, que ce soit dans l'apprentissage moteur ou des tâches purement cognitives. Ces résultats contradictoires, même dans des cas où des effets avaient été rapportés auparavant, suscitent des doutes croissants sur le rôle véritable de la STCC dans l'amélioration des performances. Étant donné le manque de standardisation et de reproductibilité dans les études de stimulation électrique, le fait de rapporter l'absence d'effets offre une vision plus objective des réels impacts de la STCC sur le comportement et les performances motrices. Une approche intéressante pour aborder cette diversité de protocoles et de tâches consisterait à intégrer directement cette variabilité dans les modèles statistiques en incluant les paramètres de stimulation, les configurations d'électrodes, les variantes de tâches et les croyances vis-à-vis de la STCC en tant que covariables. Cela permettrait aux futures méta-analyses d'identifier les facteurs principaux contribuant à la variabilité inter- et intra-individuelle. Ce n'est, à mon sens, qu'à ces conditions que la STCC pourra être considérée comme une option fiable pour moduler les processus neurophysiologiques sous-jacents et, *in fine*, le comportement. Enfin, avec le nombre croissant d'études cliniques explorant l'association de la STCC anodale associées à des systèmes de rétrocontrôle biologique basés sur l'IM, en particulier chez des patients post-AVC (36 publications dont 18 ces trois dernières années ; par exemple Cheng et al., 2021; Sawai et al., 2023), des recherches supplémentaires sont indispensables pour approfondir notre compréhension des effets de cette stimulation pendant et après la PIM, en particulier chez les personnes âgées en bonne santé.

RÉFÉRENCES

- Abrahamse, E. L., Ruitenberg, M. F. L., De Kleine, E., & Verwey, W. B. (2013). Control of automated behavior: Insights from the discrete sequence production task. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00082>
- Adams, J. A. (1971). A Closed-Loop Theory of Motor Learning. *Journal of Motor Behavior*, 3(2), 111-150. <https://doi.org/10.1080/00222895.1971.10734898>
- Albouy, G., Fogel, S., King, B. R., Laventure, S., Benali, H., Karni, A., Carrier, J., Robertson, E. M., & Doyon, J. (2015). Maintaining vs. enhancing motor sequence memories: Respective roles of striatal and hippocampal systems. *NeuroImage*, 108, 423-434. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2014.12.049>
- 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., Sterpenich, V., Vandewalle, G., Darsaud, A., Gais, S., Rauchs, G., Desseilles, M., Boly, M., Dang-Vu, T., Baiteau, E., Degueldre, C., Phillips, C., Luxen, A., & Maquet, P. (2013). Interaction between Hippocampal and Striatal Systems Predicts Subsequent Consolidation of Motor Sequence Memory. *PLoS ONE*, 8(3), e59490. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0059490>
- Allali, G., Van Der Meulen, M., Beauchet, O., Rieger, S. W., Vuilleumier, P., & Assal, F. (2014). The Neural Basis of Age-Related Changes in Motor Imagery of Gait: An fMRI Study. *The Journals of Gerontology: Series A*, 69(11), 1389-1398. <https://doi.org/10.1093/gerona/glt207>
- 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, J. S., Bruss, J., Brown, C. K., & Damasio, H. (2005). Normal neuroanatomical variation due to age : The major lobes and a parcellation of the temporal region. *Neurobiology of Aging*, 26(9), 1245-1260; discussion 1279-1282. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2005.05.023>
- Alonzo, A., Brassil, J., Taylor, J. L., Martin, D., & Loo, C. K. (2012). Daily transcranial direct current stimulation (tDCS) leads to greater increases in cortical excitability than second daily transcranial direct current stimulation. *Brain Stimulation*, 5(3), 208-213. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2011.04.006>
- Aloraini, S. M., Glazebrook, C. M., Sibley, K. M., Singer, J., & Passmore, S. (2019). Anticipatory postural adjustments during a Fitts' task: Comparing young versus older adults and the effects of different foci of attention. *Human Movement Science*, 64, 366-377. <https://doi.org/10.1016/j.humov.2019.02.019>
- Amadi, U., Allman, C., Johansen-Berg, H., & Stagg, C. J. (2015). The Homeostatic Interaction Between Anodal Transcranial Direct Current Stimulation and Motor Learning in Humans is Related to GABAA Activity. *Brain Stimulation*, 8(5), 898-905. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2015.04.010>
- Ambrus, G. G., Chaieb, L., Stilling, R., Rothkegel, H., Antal, A., & Paulus, W. (2016). Monitoring transcranial direct current stimulation induced changes in cortical excitability during the serial reaction time task. *Neuroscience Letters*, 616, 98-104. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2016.01.039>
- Ammann, C., Lindquist, M. A., & Celnik, P. A. (2017). Response variability of different anodal transcranial direct current stimulation intensities across multiple sessions. *Brain Stimulation*, 10(4), 757-763. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2017.04.003>
- Antonenko, D., Schubert, F., Bohm, F., Ittermann, B., Aydin, S., Hayek, D., Grittner, U., & Flöel, A. (2017). tDCS-Induced Modulation of GABA Levels and Resting-State Functional Connectivity in Older Adults. *The Journal of Neuroscience*, 37(15), 4065-4073. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0079-17.2017>

- Apšvalka, D., Ramsey, R., & Cross, E. S. (2018). Anodal tDCS over Primary Motor Cortex Provides No Advantage to Learning Motor Sequences via Observation. *Neural Plasticity*, 2018, 1-14. <https://doi.org/10.1155/2018/1237962>
- Ashe, J., Lungu, O. V., Basford, A. T., & Lu, X. (2006). Cortical control of motor sequences. *Current Opinion in Neurobiology*, 16(2), 213-221. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2006.03.008>
- 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>
- B**addeley, A. D. (2000). The episodic buffer: A new component of working memory? *Trends in Cognitive Sciences*, 4(11), 417-423. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(00\)01538-2](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01538-2)
- Baddeley, A. D., & Hitch, G. (1974). Working Memory. In G. H. Bower (Éd.), *Psychology of Learning and Motivation* (Vol. 8, p. 47-89). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0079-7421\(08\)60452-1](https://doi.org/10.1016/S0079-7421(08)60452-1)
- Baharlouei, H., Saba, M. A., Shaterzadeh Yazdi, M. J., & Jaberzadeh, S. (2020). The effect of transcranial direct current stimulation on balance in healthy young and older adults: A systematic review of the literature. *Neurophysiologie Clinique*, S0987705320300149. <https://doi.org/10.1016/j.neucli.2020.01.006>
- Bakker, M., De Lange, F. P., Helmich, R. C., Scheeringa, R., Bloem, B. R., & Toni, I. (2008). Cerebral correlates of motor imagery of normal and precision gait. *NeuroImage*, 41(3), 998-1010. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2008.03.020>
- 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>
- Bastin, M. E., Maniega, S. M., Ferguson, K. J., Brown, L. J., Wardlaw, J. M., MacLullich, A. M. J., & Clayden, J. D. (2010). Quantifying the effects of normal ageing on white matter structure using unsupervised tract shape modelling. *NeuroImage*, 51(1), 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.02.036>
- Bell, T. K., Craven, A. R., Hugdahl, K., Noeske, R., & Harris, A. D. (2023). Functional Changes in GABA and Glutamate during Motor Learning. *Eneuro*, 10(2), ENEURO.0356-20.2023. <https://doi.org/10.1523/ENEURO.0356-20.2023>
- Bennett, I. J., Madden, D. J., Vaidya, C. J., Howard, D. V., & Howard, J. H. (2009). Age-related differences in multiple measures of white matter integrity: A diffusion tensor imaging study of healthy aging. *Human Brain Mapping*, NA-NA. <https://doi.org/10.1002/hbm.20872>
- Blinkouskaya, Y., Caçoilo, A., Gollamudi, T., Jalalian, S., & Weickenmeier, J. (2021). Brain aging mechanisms with mechanical manifestations. *Mechanisms of Ageing and Development*, 200, 111575. <https://doi.org/10.1016/j.mad.2021.111575>
- Blischke, K., Erlacher, D., Kresin, H., Brueckner, S., & Malangré, A. (2008). Benefits of Sleep in Motor Learning – Prospects and Limitations. *Journal of Human Kinetics*, 20(1), 23-35. <https://doi.org/10.2478/v10078-008-0015-9>
- Blischke, K., & Malangré, A. (2017). Task Complexity Modulates Sleep-Related Offline Learning in Sequential Motor Skills. *Frontiers in Human Neuroscience*, 11, 374. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2017.00374>
- Bliss, T. V. P., & Lømo, T. (1973). Long-lasting potentiation of synaptic transmission in the dentate area of the anaesthetized rabbit following stimulation of the perforant path. *The Journal of Physiology*, 232(2), 331-356. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1973.sp010273>

- Bo, J., Borza, V., & Seidler, R. D. (2009). Age-Related Declines in Visuospatial Working Memory Correlate With Deficits in Explicit Motor Sequence Learning. *Journal of Neurophysiology*, *102*(5), 2744-2754. <https://doi.org/10.1152/jn.00393.2009>
- Bo, J., & Seidler, R. D. (2009). Visuospatial Working Memory Capacity Predicts the Organization of Acquired Explicit Motor Sequences. *Journal of Neurophysiology*, *101*(6), 3116-3125. <https://doi.org/10.1152/jn.00006.2009>
- Bonassi, G., Lagravinese, G., Bisio, A., Ruggeri, P., Pelosin, E., Bove, M., & Avanzino, L. (2020). Consolidation and retention of motor skill after motor imagery training. *Neuropsychologia*, *143*, 107472. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2020.107472>
- Bonney, E., & Smits-Engelsman, B. (2019). Movement Skill Assessment in Children: Overview and Recommendations for Research and Practice. *Current Developmental Disorders Reports*, *6*(2), 67-77. <https://doi.org/10.1007/s40474-019-00160-2>
- 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>
- Boraxbekk, C., Hagkvist, F., & Lindner, P. (2016). Motor and mental training in older people: Transfer, interference, and associated functional neural responses. *Neuropsychologia*, *89*, 371-377. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2016.07.019>
- Bottary, R., Sonni, A., Wright, D., & Spencer, R. M. C. (2016). Insufficient chunk concatenation may underlie changes in sleep-dependent consolidation of motor sequence learning in older adults. *Learning & Memory*, *23*(9), 455-459. <https://doi.org/10.1101/lm.043042.116>
- Bowling, A., & Dieppe, P. (2005). What is successful ageing and who should define it? *BMJ*, *331*(7531), 1548-1551. <https://doi.org/10.1136/bmj.331.7531.1548>
- 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>
- Brouziyne, M., & Molinaro, C. (2005). Mental Imagery Combined with Physical Practice of Approach Shots for Golf Beginners. *Perceptual and Motor Skills*, *101*(1), 203-211. <https://doi.org/10.2466/pms.101.1.203-211>
- Bruel-Jungerman, E., Davis, S., & Laroche, S. (2007). Brain Plasticity Mechanisms and Memory: A Party of Four. *The Neuroscientist*, *13*(5), 492-505. <https://doi.org/10.1177/1073858407302725>
- Brunoni, A. R., Amadera, J., Berbel, B., Volz, M. S., Rizzerio, B. G., & Fregni, F. (2011). A systematic review on reporting and assessment of adverse effects associated with transcranial direct current stimulation. *International Journal of Neuropsychopharmacology*, *14*(8), 1133-1145. <https://doi.org/10.1017/S1461145710001690>
- Brunoni, A. R., Nitsche, M. A., Bolognini, N., Bikson, M., Wagner, T., Merabet, L., Edwards, D. J., Valero-Cabre, A., Rotenberg, A., Pascual-Leone, A., Ferrucci, R., Priori, A., Boggio, P. S., & Fregni, F. (2012). Clinical research with transcranial direct current stimulation (tDCS): Challenges and future directions. *Brain Stimulation*, *5*(3), 175-195. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2011.03.002>
- Buch, E. R., Claudino, L., Quentin, R., Bönstrup, M., & Cohen, L. G. (2021). Consolidation of human skill linked to waking hippocampo-neocortical replay. *Cell Reports*, *35*(10), 109193. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2021.109193>
- Buch, E. R., Santarnecchi, E., Antal, A., Born, J., Celnik, P. A., Classen, J., Gerloff, C., Hallett, M., Hummel, F. C., Nitsche, M. A., Pascual-Leone, A., Paulus, W. J., Reis, J., Robertson, E. M., Rothwell, J. C., Sandrini,

- M., Schambra, H. M., Wassermann, E. M., Ziemann, U., & Cohen, L. G. (2017). Effects of tDCS on motor learning and memory formation: A consensus and critical position paper. *Clinical Neurophysiology*, *128*(4), 589-603. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2017.01.004>
- Burianová, H., Marstaller, L., Rich, A. N., Williams, M. A., Savage, G., Ryan, M., & Sowman, P. F. (2020). Motor neuroplasticity: A MEG-fMRI study of motor imagery and execution in healthy ageing. *Neuropsychologia*, *146*, 107539. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2020.107539>
- Burke, S. N., & Barnes, C. A. (2006). Neural plasticity in the ageing brain. *Nature Reviews Neuroscience*, *7*(1), 30-40. <https://doi.org/10.1038/nrn1809>
- Byczynski, G., & Vanneste, S. (2023). Modulating motor learning with brain stimulation: Stage-specific perspectives for transcranial and transcutaneous delivery. *Progress in Neuro-Psychopharmacology and Biological Psychiatry*, *125*, 110766. <https://doi.org/10.1016/j.pnpbp.2023.110766>
- Cabeza, R., Albert, M., Belleville, S., Craik, F. I. M., Duarte, A., Grady, C. L., Lindenberger, U., Nyberg, L., Park, D. C., Reuter-Lorenz, P. A., Rugg, M. D., Steffener, J., & Rajah, M. N. (2018). Maintenance, reserve and compensation: The cognitive neuroscience of healthy ageing. *Nature Reviews Neuroscience*, *19*(11), 701-710. <https://doi.org/10.1038/s41583-018-0068-2>
- Caçola, P., Roberson, J., & Gabbard, C. (2013). Aging in movement representations for sequential finger movements: A comparison between young-, middle-aged, and older adults. *Brain and Cognition*, *82*(1), 1-5. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2013.02.003>
- Cai, L., Chan, J. S. Y., Yan, J. H., & Peng, K. (2014). Brain plasticity and motor practice in cognitive aging. *Frontiers in Aging Neuroscience*, *6*. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2014.00031>
- Calmels, C., Holmes, P., Lopez, E., & Naman, V. (2006). Chronometric Comparison of Actual and Imaged Complex Movement Patterns. *Journal of Motor Behavior*, *38*(5), 339-348. <https://doi.org/10.3200/JMBR.38.5.339-348>
- Cannon, E. N., Yoo, K. H., Vanderwert, R. E., Ferrari, P. F., Woodward, A. L., & Fox, N. A. (2014). Action Experience, More than Observation, Influences Mu Rhythm Desynchronization. *PLoS ONE*, *9*(3), e92002. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0092002>
- Carp, J., Park, J., Hebrank, A., Park, D. C., & Polk, T. A. (2011). Age-Related Neural Dedifferentiation in the Motor System. *PLoS ONE*, *6*(12), e29411. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029411>
- Catalan, M. (1998). The functional neuroanatomy of simple and complex sequential finger movements: A PET study. *Brain*, *121*(2), 253-264. <https://doi.org/10.1093/brain/121.2.253>
- Cheng, H.-J., Ng, K. K., Qian, X., Ji, F., Lu, Z. K., Teo, W. P., Hong, X., Nasrallah, F. A., Ang, K. K., Chuang, K.-H., Guan, C., Yu, H., Chew, E., & Zhou, J. H. (2021). Task-related brain functional network reconfigurations relate to motor recovery in chronic subcortical stroke. *Scientific Reports*, *11*(1), 8442. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-87789-5>
- Chew, T., Ho, K.-A., & Loo, C. K. (2015). Inter- and Intra-individual Variability in Response to Transcranial Direct Current Stimulation (tDCS) at Varying Current Intensities. *Brain Stimulation*, *8*(6), 1130-1137. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2015.07.031>
- Chhatbar, P. Y., Ramakrishnan, V., Kautz, S., George, M. S., Adams, R. J., & Feng, W. (2016). Transcranial Direct Current Stimulation Post-Stroke Upper Extremity Motor Recovery Studies Exhibit a Dose-Response Relationship. *Brain Stimulation*, *9*(1), 16-26. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2015.09.002>
- Choi, J. H., Choi, Y., Nam, K. S., Cho, I. S., Hwang, Y. T., & Kwon, Y. H. (2010). Effect of Mental Training on the Balance Control Ability of Healthy Subjects. *Journal of Physical Therapy Science*, *22*(1), 51-55. <https://doi.org/10.1589/jpts.22.51>
- Christova, M., Aftenberger, H., Nardone, R., & Gallasch, E. (2018). Adult Gross Motor Learning and Sleep: Is There a Mutual Benefit? *Neural Plasticity*, *2018*, 1-12. <https://doi.org/10.1155/2018/3076986>

- 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, N. J., & Squire, L. R. (1980). Preserved Learning and Retention of Pattern-Analyzing Skill in Amnesia: Dissociation of Knowing How and Knowing That. *Science*, *210*(4466), 207-210. <https://doi.org/10.1126/science.7414331>
- Collet, C. (2001). *Mouvements & cerveau : Neurophysiologie des activités physiques et sportives*. De Boeck université.
- Collet, C., Di Rienzo, F., El Hoyek, N., & Guillot, A. (2013). Autonomic nervous system correlates in movement observation and motor imagery. *Frontiers in Human Neuroscience*, *7*. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00415>
- Collet, C., & Guillot, A. (2009). Peripheral responses elicited by motor imagery: A window on central and peripheral nervous system relationships through motor commands inhibition. *Cognitive Psychology Research Developments*, 245-259.
- Collet, C., Guillot, A., Lebon, F., MacIntyre, T., & Moran, A. (2011). Measuring Motor Imagery Using Psychometric, Behavioral, and Psychophysiological Tools: *Exercise and Sport Sciences Reviews*, *39*(2), 85-92. <https://doi.org/10.1097/JES.0b013e31820ac5e0>
- Conessa, A., Debarnot, U., Siegler, I., & Boutin, A. (2023). Sleep-related motor skill consolidation and generalizability after physical practice, motor imagery, and action observation. *iScience*, *26*(8), 107314. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2023.107314>
- Conte, F., Cerasuolo, M., Giganti, F., & Ficca, G. (2020). Sleep enhances strategic thinking at the expense of basic procedural skills consolidation. *Journal of Sleep Research*, *29*.
- Coupé, P., Manjón, J. V., Lanuza, E., & Catheline, G. (2019). Lifespan Changes of the Human Brain In Alzheimer's Disease. *Scientific Reports*, *9*(1), 3998. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-39809-8>
- Courtine, G., Papaxanthis, C., Gentili, R., & Pozzo, T. (2004). Gait-dependent motor memory facilitation in covert movement execution. *Cognitive Brain Research*, *22*(1), 67-75. <https://doi.org/10.1016/j.cogbrainres.2004.07.008>
- Cowan, N. (2008). Chapter 20 What are the differences between long-term, short-term, and working memory? In *Progress in Brain Research* (Vol. 169, p. 323-338). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(07\)00020-9](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(07)00020-9)
- Cowan, N. (2015). George Miller's magical number of immediate memory in retrospect: Observations on the faltering progression of science. *Psychological Review*, *122*(3), 536-541. <https://doi.org/10.1037/a0039035>
- Cratty, B. J. (1973). *Movement behavior and motor learning* (3d ed). Lea & Febiger.
- Crosbie, J. H., McDonough, S. M., Gilmore, D. H., & Wiggam, M. I. (2004). The adjunctive role of mental practice in the rehabilitation of the upper limb after hemiplegic stroke: A pilot study. *Clinical Rehabilitation*, *18*(1), 60-68. <https://doi.org/10.1191/0269215504cr702oa>
- Cuypers, K., Leenus, D. J. F., van den Berg, F. E., Nitsche, M. A., Thijs, H., Wenderoth, N., & Meesen, R. L. J. (2013). Is Motor Learning Mediated by tDCS Intensity? *PLoS ONE*, *8*(6), e67344. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0067344>
- D**arling, W. G., Cooke, J. D., & Brown, S. H. (1989). Control of simple arm movements in elderly humans. *Neurobiology of Aging*, *10*(2), 149-157. [https://doi.org/10.1016/0197-4580\(89\)90024-9](https://doi.org/10.1016/0197-4580(89)90024-9)
- Das, S., Holland, P., Frens, M. A., & Donchin, O. (2016). Impact of Transcranial Direct Current Stimulation (tDCS) on Neuronal Functions. *Frontiers in Neuroscience*, *10*. <https://doi.org/10.3389/fnins.2016.00550>

- Dayan, E., & Cohen, L. G. (2011). Neuroplasticity Subservient Motor Skill Learning. *Neuron*, 72(3), 443-454. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.10.008>
- Dayanidhi, S., & Valero-Cuevas, F. J. (2014). Dexterous Manipulation Is Poorer at Older Ages and Is Dissociated From Decline of Hand Strength. *The Journals of Gerontology: Series A*, 69(9), 1139-1145. <https://doi.org/10.1093/gerona/glu025>
- Debarnot, U., Abichou, K., Kalenzaga, S., Sperduti, M., & Piolino, P. (2015). Variable motor imagery training induces sleep memory consolidation and transfer improvements. *Neurobiology of Learning and Memory*, 119, 85-92. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2014.12.010>
- Debarnot, U., Castellani, E., & Guillot, A. (2012). Selective delayed gains following motor imagery of complex movements. *Archives italiennes de biologie*, 150(4), 238-250.
- 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. <https://doi.org/10.1093/sleep/32.12.1559>
- Debarnot, U., Maley, L., Rossi, D. D., & Guillot, A. (2010). Motor interference does not impair the memory consolidation of imagined movements. *Brain and Cognition*, 74(1), 52-57. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2010.06.004>
- Debarnot, U., Metais, A., Digonet, G., Freitas, E., Blache, Y., & Saimpont, A. (2022). Sleep dependent consolidation of gross motor sequence learning with motor imagery. *Psychology of Sport and Exercise*, 61, 102216. <https://doi.org/10.1016/j.psychsport.2022.102216>
- Debarnot, U., Neveu, R., Samaha, Y., Saruco, E., Macintyre, T., & Guillot, A. (2019). Acquisition and consolidation of implicit motor learning with physical and mental practice across multiple days of anodal tDCS. *Neurobiology of Learning and Memory*, 164, 107062. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2019.107062>
- Decety, J., & Jeannerod, M. (1995). Mentally simulated movements in virtual reality: Does Fitt's law hold in motor imagery? *Behavioural Brain Research*, 72(1-2), 127-134. [https://doi.org/10.1016/0166-4328\(96\)00141-6](https://doi.org/10.1016/0166-4328(96)00141-6)
- 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)
- Derambure, P., Bourriez, J. L., Defebvre, L., Cassim, F., Josien, E., Duhamel, A., Destee, A., & Guieu, J. D. (1997). Abnormal Cortical Activation During Planning of Voluntary Movement in Patients with Epilepsy with Focal Motor Seizures: Event-Related Desynchronization Study of Electroencephalographic mu Rhythm. *Epilepsia*, 38(6), 655-662. <https://doi.org/10.1111/j.1528-1157.1997.tb01234.x>
- Derambure, P., Defebvre, L., Dujardin, K., Bourriez, J. L., Jacquesson, J. M., Destee, A., & Guieu, J. D. (1993). Effect of aging on the spatio-temporal pattern of event-related desynchronization during a voluntary movement. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology/Evoked Potentials Section*, 89(3), 197-203. [https://doi.org/10.1016/0168-5597\(93\)90133-A](https://doi.org/10.1016/0168-5597(93)90133-A)
- Deutsch, J. E., Maidan, I., & Dickstein, R. (2012). Patient-Centered Integrated Motor Imagery Delivered in the Home With Telerehabilitation to Improve Walking After Stroke. *Physical Therapy*, 92(8), 1065-1077. <https://doi.org/10.2522/ptj.20110277>
- 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>
- Di Rienzo, F., Joassy, P., Ferreira Dias Kanthack, T., Moncel, F., Mercier, Q., Collet, C., & Guillot, A. (2022). Stabilometric Correlates of Motor and Motor Imagery Expertise. *Frontiers in Human Neuroscience*, 15, 741709. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2021.741709>
- Diedrichsen, J., & Kornysheva, K. (2015). Motor skill learning between selection and execution. *Trends in Cognitive Sciences*, 19(4), 227-233. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2015.02.003>

- Dijkstra, B. W., Bekkers, E. M. J., Gilat, M., De Rond, V., Hardwick, R. M., & Nieuwboer, A. (2020). Functional neuroimaging of human postural control: A systematic review with meta-analysis. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *115*, 351-362. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2020.04.028>
- Doyon, J., Bellec, P., Amsel, R., Penhune, V., Monchi, O., Carrier, J., Lehericy, 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., Gabitov, 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., 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., Orban, P., Barakat, M., Debas, K., Lungu, O., Albouy, G., Fogel, S., Proulx, S., Laventure, S., Deslauriers, J., Duchesne, C., Carrier, J., & Benali, H. (2011). Plasticité fonctionnelle du cerveau et apprentissage moteur: Imagerie et cognition (5). *médecine/sciences*, *27*(4), 413-420. <https://doi.org/10.1051/medsci/2011274018>
- Doyon, J., Penhune, V., & Ungerleider, L. G. (2003). Distinct contribution of the cortico-striatal and cortico-cerebellar systems to motor skill learning. *Neuropsychologia*, *41*(3), 252-262. [https://doi.org/10.1016/S0028-3932\(02\)00158-6](https://doi.org/10.1016/S0028-3932(02)00158-6)
- Doyon, J., Song, A. W., Karni, A., Lalonde, F., Adams, M. M., & Ungerleider, L. G. (2002). Experience-dependent changes in cerebellar contributions to motor sequence learning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *99*(2), 1017-1022. <https://doi.org/10.1073/pnas.022615199>
- Du, Y., & Clark, J. E. (2017). New insights into statistical learning and chunk learning in implicit sequence acquisition. *Psychonomic Bulletin & Review*, *24*(4), 1225-1233. <https://doi.org/10.3758/s13423-016-1193-4>
- Du, Y., & Clark, J. E. (2018). The « Motor » in Implicit Motor Sequence Learning: A Foot-stepping Serial Reaction Time Task. *Journal of Visualized Experiments*, *135*, 56483. <https://doi.org/10.3791/56483>
- Du, Y., Valentini, N. C., Kim, M. J., Whittall, J., & Clark, J. E. (2017). Children and Adults Both Learn Motor Sequences Quickly, But Do So Differently. *Frontiers in Psychology*, *08*. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2017.00158>
- Duann, J.-R., & Chiou, J.-C. (2016). A Comparison of Independent Event-Related Desynchronization Responses in Motor-Related Brain Areas to Movement Execution, Movement Imagery, and Movement Observation. *PLOS ONE*, *11*(9), e0162546. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0162546>
- Dudai, Y. (2004). The Neurobiology of Consolidations, Or, How Stable is the Engram? *Annual Review of Psychology*, *55*(1), 51-86. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.55.090902.142050>
- Dumel, G., Bourassa, M.-E., Charlebois-Plante, C., Desjardins, M., Doyon, J., Saint-Amour, D., & De Beaumont, L. (2018a). Motor Learning Improvement Remains 3 Months After a Multisession Anodal tDCS Intervention in an Aging Population. *Frontiers in Aging Neuroscience*, *10*, 335. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2018.00335>
- Dumel, G., Bourassa, M.-È., Charlebois-Plante, C., Desjardins, M., Doyon, J., Saint-Amour, D., & De Beaumont, L. (2018b). Multisession anodal transcranial direct current stimulation induces motor cortex plasticity enhancement and motor learning generalization in an aging population. *Clinical Neurophysiology*, *129*(2), 494-502. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2017.10.041>

Dumel, G., Bourassa, M.-E., Desjardins, M., Voarino, N., Charlebois-Plante, C., Doyon, J., & De Beaumont, L. (2016). Multisession Anodal tDCS Protocol Improves Motor System Function in an Aging Population. *Neural Plasticity*, 2016, 1-8. <https://doi.org/10.1155/2016/5961362>

Ehsani, F., Bakhtiary, A. H., Jaberzadeh, S., Talimkhani, A., & Hajihassani, A. (2016). Differential effects of primary motor cortex and cerebellar transcranial direct current stimulation on motor learning in healthy individuals: A randomized double-blind sham-controlled study. *Neuroscience Research*, 112, 10-19. <https://doi.org/10.1016/j.neures.2016.06.003>

Elias, L. J., Bryden, M. P., & Bulman-Fleming, M. B. (1998). Footedness is a better predictor than is handedness of emotional lateralization. *Neuropsychologia*, 36(1), 37-43. [https://doi.org/10.1016/S0028-3932\(97\)00107-3](https://doi.org/10.1016/S0028-3932(97)00107-3)

Farnad, L., Ghasemian-Shirvan, E., Mosayebi-Samani, M., Kuo, M.-F., & Nitsche, M. A. (2021). Exploring and optimizing the neuroplastic effects of anodal transcranial direct current stimulation over the primary motor cortex of older humans. *Brain Stimulation*, 14(3), 622-634. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2021.03.013>

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.

Ferraye, M. U., Debû, B., Heil, L., Carpenter, M., Bloem, B. R., & Toni, I. (2014). Using Motor Imagery to Study the Neural Substrates of Dynamic Balance. *PLoS ONE*, 9(3), e91183. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091183>

Fischer, S. (2005). Motor Memory Consolidation in Sleep Shapes More Effective Neuronal Representations. *Journal of Neuroscience*, 25(49), 11248-11255. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1743-05.2005>

Fitts, P. M. (1954). The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *Journal of Experimental Psychology: General*, 47(6), 381-391.

Fitts, P. M. (1964). Perceptual-Motor Skill Learning¹¹This chapter is based in part on research supported by the U. S. Air Force, Office of Scientific Research, under Contract No. AF 49 (638)-449. In *Categories of Human Learning* (p. 243-285). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-1-4832-3145-7.50016-9>

Fitts, P. M., & Posner. (1967). *Human Performance*.

Floel, A., Garraux, G., Xu, B., Breitenstein, C., Knecht, S., Herscovitch, P., & Cohen, L. G. (2008). Levodopa increases memory encoding and dopamine release in the striatum in the elderly. *Neurobiology of Aging*, 29(2), 267-279. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2006.10.009>

Floyer-Lea, A., & Matthews, P. M. (2005). Distinguishable Brain Activation Networks for Short- and Long-Term Motor Skill Learning. *Journal of Neurophysiology*, 94(1), 512-518. <https://doi.org/10.1152/jn.00717.2004>

Floyer-Lea, A., Wylezinska, M., Kincses, T., & Matthews, P. M. (2006). Rapid Modulation of GABA Concentration in Human Sensorimotor Cortex During Motor Learning. *Journal of Neurophysiology*, 95(3), 1639-1644. <https://doi.org/10.1152/jn.00346.2005>

Foerster, Á., Melo, L., Mello, M., Castro, R., Shirahige, L., Rocha, S., & Monte-Silva, K. (2017). Cerebellar Transcranial Direct Current Stimulation (ctDCS) Impairs Balance Control in Healthy Individuals. *The Cerebellum*, 16, 872-875.

Foerster, Á., Rocha, S., Wiesiolek, C., Chagas, A. P., Machado, G., Silva, E., Fregni, F., & Monte-Silva, K. (2013). Site-specific effects of mental practice combined with transcranial direct current stimulation on motor learning. *European Journal of Neuroscience*, 37(5), 786-794. <https://doi.org/10.1111/ejn.12079>

Fogel, S., Vien, C., Karni, A., Benali, H., Carrier, J., & Doyon, J. (2017). Sleep spindles : A physiological marker of age-related changes in gray matter in brain regions supporting motor skill memory consolidation. *Neurobiology of Aging*, 49, 154-164. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2016.10.009>

- Folstein, M. F., Folstein, S. E., & McHugh, P. R. (1975). "Mini-mental state". *Journal of Psychiatric Research*, *12*(3), 189-198. [https://doi.org/10.1016/0022-3956\(75\)90026-6](https://doi.org/10.1016/0022-3956(75)90026-6)
- Formaggio, E., Storti, S. F., Avesani, M., Cerini, R., Milanese, F., Gasparini, A., Acler, M., Pozzi Mucelli, R., Fiaschi, A., & Manganotti, P. (2008). EEG and fMRI Coregistration to Investigate the Cortical Oscillatory Activities During Finger Movement. *Brain Topography*, *21*(2), 100-111. <https://doi.org/10.1007/s10548-008-0058-1>
- Formaggio, E., Storti, S. F., Boscolo Galazzo, I., Gandolfi, M., Geroin, C., Smania, N., Spezia, L., Waldner, A., Fiaschi, A., & Manganotti, P. (2013). Modulation of event-related desynchronization in robot-assisted hand performance: Brain oscillatory changes in active, passive and imagined movements. *Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation*, *10*(1), 24. <https://doi.org/10.1186/1743-0003-10-24>
- Freitas, E., Saimpont, A., Blache, Y., & Debarnot, U. (2020). Acquisition and consolidation of sequential footstep movements with physical and motor imagery practice. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, *30*(12), 2477-2484. <https://doi.org/10.1111/sms.13799>
- Fricke, K., Seeber, A. A., Thirugnanasambandam, N., Paulus, W., Nitsche, M. A., & Rothwell, J. C. (2011). Time course of the induction of homeostatic plasticity generated by repeated transcranial direct current stimulation of the human motor cortex. *Journal of Neurophysiology*, *105*(3), 1141-1149. <https://doi.org/10.1152/jn.00608.2009>
- Fuchs, E., & Flügge, G. (2014). Adult Neuroplasticity: More Than 40 Years of Research. *Neural Plasticity*, *2014*, 1-10. <https://doi.org/10.1155/2014/541870>
- Fujiyama, H., Hyde, J., Hinder, M. R., Kim, S.-J., McCormack, G. H., Vickers, J. C., & Summers, J. J. (2014). Delayed plastic responses to anodal tDCS in older adults. *Frontiers in Aging Neuroscience*, *6*. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2014.00115>
- Gaggioli, A., Morganti, L., Mondoni, M., & Antonietti, A. (2013). Benefits of Combined Mental and Physical Training in Learning a Complex Motor Skill in Basketball. *Psychology*, *04*(09), 1-6. <https://doi.org/10.4236/psych.2013.49A2001>
- Galea, J. M., & Celnik, P. (2009). Brain Polarization Enhances the Formation and Retention of Motor Memories. *Journal of Neurophysiology*, *102*(1), 294-301. <https://doi.org/10.1152/jn.00184.2009>
- Gandiga, P. C., Hummel, F. C., & Cohen, L. G. (2006). Transcranial DC stimulation (tDCS): A tool for double-blind sham-controlled clinical studies in brain stimulation. *Clinical Neurophysiology*, *117*(4), 845-850. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2005.12.003>
- Gaughan, T. C. L. S., & Boe, S. G. (2022). Investigating the dose-response relationship between motor imagery and motor recovery of upper-limb impairment and function in chronic stroke: A scoping review. *Journal of Neuropsychology*, *16*(1), 54-74. <https://doi.org/10.1111/jnp.12261>
- 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>
- Genzel, L., Quack, A., Jäger, E., Konrad, B., Steiger, A., & Dresler, M. (2012). Complex Motor Sequence Skills Profit from Sleep. *Neuropsychobiology*, *66*(4), 237-243. <https://doi.org/10.1159/000341878>
- Ghasemian-Shirvan, E., Farnad, L., Mosayebi-Samani, M., Verstraelen, S., Meesen, R. L. J., Kuo, M.-F., & Nitsche, M. A. (2020). Age-related differences of motor cortex plasticity in adults: A transcranial direct current stimulation study. *Brain Stimulation*, *13*(6), 1588-1599. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2020.09.004>
- Gheysen, F., Lasne, G., Péligrini-Issac, M., Albouy, G., Meunier, S., Benali, H., Doyon, J., & Popa, T. (2017). Taking the Brakes off the Learning Curve. *Human Brain Mapping*, *38*(3), 1676-1691. <https://doi.org/10.1002/hbm.23489>

- Ghilardi, M.-F., Ghez, C., Dhawan, V., Moeller, J., Mentis, M., Nakamura, T., Antonini, A., & Eidelberg, D. (2000). Patterns of regional brain activation associated with different forms of motor learning. *Brain Research*, 871(1), 127-145. [https://doi.org/10.1016/S0006-8993\(00\)02365-9](https://doi.org/10.1016/S0006-8993(00)02365-9)
- 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>
- Glover, S., Bibby, E., & Tuomi, E. (2020). Executive functions in motor imagery: Support for the motor-cognitive model over the functional equivalence model. *Experimental Brain Research*, 238(4), 931-944. <https://doi.org/10.1007/s00221-020-05756-4>
- Goble, D. J., Coxon, J. P., Wenderoth, N., Van Impe, A., & Swinnen, S. P. (2009). Proprioceptive sensibility in the elderly: Degeneration, functional consequences and plastic-adaptive processes. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 33(3), 271-278. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2008.08.012>
- Gonshor, A., & Jones, G. M. (1976). Short-term adaptive changes in the human vestibulo-ocular reflex arc. *The Journal of Physiology*, 256. <https://api.semanticscholar.org/CorpusID:23337354>
- Goudarzian, M., Ghavi, S., Shariat, A., Shirvani, H., & Rahimi, M. (2017). Effects of whole body vibration training and mental training on mobility, neuromuscular performance, and muscle strength in older men. *Journal of Exercise Rehabilitation*, 13(5), 573-580. <https://doi.org/10.12965/jer.1735024.512>
- Grafton, S. T., Hazeltine, E., & Ivry, R. B. (1998). Abstract and Effector-Specific Representations of Motor Sequences Identified with PET. *The Journal of Neuroscience*, 18(22), 9420-9428. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.18-22-09420.1998>
- Graimann, B., & Pfurtscheller, G. (2006). Quantification and visualization of event-related changes in oscillatory brain activity in the time–frequency domain. In *Progress in Brain Research* (Vol. 159, p. 79-97). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(06\)59006-5](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(06)59006-5)
- 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>
- Grosprêtre, S., Lebon, F., Papaxanthis, C., & Martin, A. (2019). Spinal plasticity with motor imagery practice. *The Journal of Physiology*, 597(3), 921-934. <https://doi.org/10.1113/JP276694>
- Grosprêtre, S., Ruffino, C., & Lebon, F. (2016). Motor imagery and cortico-spinal excitability: A review. *European Journal of Sport Science*, 16(3), 317-324. <https://doi.org/10.1080/17461391.2015.1024756>
- Gudberg, C., Wulff, K., & Johansen-Berg, H. (2015). Sleep-dependent motor memory consolidation in older adults depends on task demands. *Neurobiology of Aging*, 36(3), 1409-1416. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2014.12.014>
- 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. (2008). Construction of the Motor Imagery Integrative Model in Sport: A review and theoretical investigation of motor imagery use. *International Review of Sport and Exercise Psychology*, 1(1), 31-44. <https://doi.org/10.1080/17509840701823139>
- Guillot, A., Collet, C., Nguyen, V. A., Malouin, F., Richards, C., & Doyon, J. (2008). Functional neuroanatomical networks associated with expertise in motor imagery. *NeuroImage*, 41(4), 1471-1483. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2008.03.042>
- 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>

- Guillot, A., Di Rienzo, F., & Collet, C. (2014). The Neurofunctional Architecture of Motor Imagery. In T. D. Papageorgiou, G. I. Christopoulos, & S. M. Smirnakis (Éds.), *Advanced Brain Neuroimaging Topics in Health and Disease—Methods and Applications*. InTech. <https://doi.org/10.5772/58270>
- Guillot, A., Hoyek, N., Louis, M., & Collet, C. (2012). Understanding the timing of motor imagery: Recent findings and future directions. *International Review of Sport and Exercise Psychology*, 5(1), 3-22. <https://doi.org/10.1080/1750984X.2011.623787>
- Guillot, A., Moschberger, K., & Collet, C. (2013). Coupling movement with imagery as a new perspective for motor imagery practice. *Behavioral and Brain Functions*, 9(1), 8. <https://doi.org/10.1186/1744-9081-9-8>
- Guillot, A., Tolleron, C., & Collet, C. (2010). Does motor imagery enhance stretching and flexibility? *Journal of Sports Sciences*, 28(3), 291-298. <https://doi.org/10.1080/02640410903473828>
- Guleypoglu, B., Febles, N., Minhas, P., Hahn, C., & Bikson, M. (2014). Reduced discomfort during high-definition transcutaneous stimulation using 6% benzocaine. *Frontiers in Neuroengineering*, 7, 28. <https://doi.org/10.3389/fneng.2014.00028>
- H**aikalis, N. K., Hooyman, A., Wang, P., Daliri, A., & Schaefer, S. Y. (2023). Placebo effects of transcranial direct current stimulation on motor skill acquisition. *Neuroscience Letters*, 814, 137442. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2023.137442>
- Hamano, Y. H., Sugawara, S. K., Fukunaga, M., & Sadato, N. (2021). The integrative role of the M1 in motor sequence learning. *Neuroscience Letters*, 760, 136081. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2021.136081>
- Hamel, M. F., & Lajoie, Y. (2005). Mental Imagery. Effects on static balance and attentional demands of the elderly. *Aging Clinical and Experimental Research*, 17(3), 223-228. <https://doi.org/10.1007/BF03324601>
- Hanakawa, T., Dimyan, M. A., & Hallett, M. (2008). Motor Planning, Imagery, and Execution in the Distributed Motor Network: A Time-Course Study with Functional MRI. *Cerebral Cortex*, 18(12), 2775-2788. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhn036>
- 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 & Biobehavioral Reviews*, 94, 31-44. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2018.08.003>
- Hardwick, R. M., Rottschy, C., Miall, R. C., & Eickhoff, S. B. (2013). A quantitative meta-analysis and review of motor learning in the human brain. *NeuroImage*, 67, 283-297. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.11.020>
- Harrington, D. L., & Haaland, K. Y. (1992). *Skill learning in the elderly: Diminished implicit and explicit memory for a motor sequence*. 7(3), 425-434. <https://doi.org/10.1037/0882-7974.7.3.425>
- 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>
- Hartnoll, S. H., & Punt, T. D. (2017). Yoga practice is associated with superior motor imagery performance. *International Journal of Yoga Therapy*, 27(1), 81-86. <https://doi.org/10.17761/1531-2054-27.1.81>
- Hashemirad, F., Zoghi, M., Fitzgerald, P. B., & Jaberzadeh, S. (2016). The effect of anodal transcranial direct current stimulation on motor sequence learning in healthy individuals: A systematic review and meta-analysis. *Brain and Cognition*, 102, 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2015.11.005>
- Hebb, D. O. (1949). *The organization of behavior; a neuropsychological theory*. Wiley.
- Hedman, A. M., Van Haren, N. E. M., Schnack, H. G., Kahn, R. S., & Hulshoff Pol, H. E. (2012). Human brain changes across the life span : A review of 56 longitudinal magnetic resonance imaging studies. *Human Brain Mapping*, 33(8), 1987-2002. <https://doi.org/10.1002/hbm.21334>

- Hermans, L., Leunissen, I., Pauwels, L., Cuypers, K., Peeters, R., Puts, N. A. J., Edden, R. A. E., & Swinnen, S. P. (2018). Brain GABA Levels Are Associated with Inhibitory Control Deficits in Older Adults. *The Journal of Neuroscience*, *38*(36), 7844-7851. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0760-18.2018>
- Héту, 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 & Biobehavioral Reviews*, *37*(5), 930-949. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2013.03.017>
- Heuninckx, S., Wenderoth, N., & Swinnen, S. P. (2008). Systems Neuroplasticity in the Aging Brain: Recruiting Additional Neural Resources for Successful Motor Performance in Elderly Persons. *The Journal of Neuroscience*, *28*(1), 91-99. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3300-07.2008>
- Hikosaka, O., Nakamura, K., Sakai, K., & Nakahara, H. (2002). Central mechanisms of motor skill learning. *Current Opinion in Neurobiology*, *12*(2), 217-222. [https://doi.org/10.1016/S0959-4388\(02\)00307-0](https://doi.org/10.1016/S0959-4388(02)00307-0)
- Hilt, P. M., Bertrand, M. F., Féasson, L., Lebon, F., Mourey, F., Ruffino, C., & Rozand, V. (2023). Motor Imagery Training Is Beneficial for Motor Memory of Upper and Lower Limb Tasks in Very Old Adults. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, *20*(4), 3541. <https://doi.org/10.3390/ijerph20043541>
- Hoedlmoser, K., Birklbauer, 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>
- Horenstein, C., Lowe, M. J., Koenig, K. A., & Phillips, M. D. (2009). Comparison of unilateral and bilateral complex finger tapping-related activation in premotor and primary motor cortex. *Human Brain Mapping*, *30*(4), 1397-1412. <https://doi.org/10.1002/hbm.20610>
- 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>
- Hotermans, C., Peigneux, P., Noordhout, A. M. de, 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. *European Journal of Neuroscience*, *28*.
- Howell, B., & McIntyre, C. C. (2021). Feasibility of Interferential and Pulsed Transcranial Electrical Stimulation for Neuromodulation at the Human Scale. *Neuromodulation: Technology at the Neural Interface*, *24*(5), 843-853. <https://doi.org/10.1111/ner.13137>
- Hubert, V., Beaunieux, H., Chételat, G., Platel, H., Landeau, B., Danion, J.-M., Viader, F., Desgranges, B., & Francis Eustache. (2007). The dynamic network subserving the three phases of cognitive procedural learning. *Human Brain Mapping*, *28*(12), 1415-1429. <https://doi.org/10.1002/hbm.20354>
- Hummel, F., Andres, F., Altenmüller, E., Dichgans, J., & Gerloff, C. (2002). Inhibitory control of acquired motor programmes in the human brain. *Brain*, *125*(2), 404-420. <https://doi.org/10.1093/brain/awf030>
- Hummel, F. C., Heise, K., Celnik, P., Floel, A., Gerloff, C., & Cohen, L. G. (2010). Facilitating skilled right hand motor function in older subjects by anodal polarization over the left primary motor cortex. *Neurobiology of Aging*, *31*(12), 2160-2168. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2008.12.008>
- Hunter, S. K., Pereira, H. M., & Keenan, K. G. (2016). The aging neuromuscular system and motor performance. *Journal of Applied Physiology*, *121*(4), 982-995. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00475.2016>
- Hupfeld, K. E., Ketcham, C. J., & Schneider, H. D. (2017). Transcranial direct current stimulation (tDCS) to the supplementary motor area (SMA) influences performance on motor tasks. *Experimental Brain Research*, *235*(3), 851-859. <https://doi.org/10.1007/s00221-016-4848-5>

- Inamoto, T., Ueda, M., Ueno, K., Shiroma, C., Morita, R., Naito, Y., & Ishii, R. (2023). Motor-Related Mu/Beta Rhythm in Older Adults: A Comprehensive Review. *Brain Sciences*, *13*(5), 751. <https://doi.org/10.3390/brainsci13050751>
- Indahlastari, A., Albizu, A., Kraft, J. N., O'Shea, A., Nissim, N. R., Dunn, A. L., Carballo, D., Gordon, M. P., Taank, S., Kahn, A. T., Hernandez, C., Zucker, W. M., & Woods, A. J. (2021). Individualized tDCS modeling predicts functional connectivity changes within the working memory network in older adults. *Brain Stimulation*, *14*(5), 1205-1215. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2021.08.003>
- Indahlastari, A., Albizu, A., O'Shea, A., Forbes, M. A., Nissim, N. R., Kraft, J. N., Evangelista, N. D., Hausman, H. K., & Woods, A. J. (2020). Modeling transcranial electrical stimulation in the aging brain. *Brain Stimulation*, *13*(3), 664-674. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2020.02.007>
- Ishii, R., Canuet, L., Aoki, Y., Hata, M., Iwase, M., Ikeda, S., Nishida, K., & Ikeda, M. (2017). Healthy and Pathological Brain Aging: From the Perspective of Oscillations, Functional Connectivity, and Signal Complexity. *Neuropsychobiology*, *75*(4), 151-161. <https://doi.org/10.1159/000486870>
- Ishikawa, T., Tomatsu, S., Izawa, J., & Kakei, S. (2016). The cerebro-cerebellum: Could it be loci of forward models? *Neuroscience Research*, *104*, 72-79. <https://doi.org/10.1016/j.neures.2015.12.003>
- J**ackson, P. L., Doyon, J., Richards, C. L., & Malouin, F. (2004). The Efficacy of Combined Physical and Mental Practice in the Learning of a Foot-Sequence Task after Stroke: A Case Report. *Neurorehabilitation and Neural Repair*, *18*(2), 106-111. <https://doi.org/10.1177/0888439004265249>
- Jackson, P. L., Lafleur, M. F., Malouin, F., Richards, C. L., & Doyon, J. (2003). Functional cerebral reorganization following motor sequence learning through mental practice with motor imagery. *NeuroImage*, *20*(2), 1171-1180. [https://doi.org/10.1016/S1053-8119\(03\)00369-0](https://doi.org/10.1016/S1053-8119(03)00369-0)
- Jacobacci, F., Armony, J. L., Yeffal, A., Lerner, G., Amaro, E., Jovicich, J., Doyon, J., & Della-Maggiore, V. (2020). Rapid hippocampal plasticity supports motor sequence learning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *117*(38), 23898-23903. <https://doi.org/10.1073/pnas.2009576117>
- 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>
- Jacus, J.-P., Bayard, S., Raffard, S., & Gély-Nargeot, M.-C. (2013). Prise de décision dans le vieillissement normal et pathologique: *Revue de neuropsychologie*, *Volume 5*(2), 93-105. <https://doi.org/10.1684/nrp.2013.0259>
- Jamil, A., Batsikadze, G., Kuo, H., Meesen, R. L. J., Dechent, P., Paulus, W., & Nitsche, M. A. (2020). Current intensity- and polarity-specific online and aftereffects of transcranial direct current stimulation: An fMRI study. *Human Brain Mapping*, *41*(6), 1644-1666. <https://doi.org/10.1002/hbm.24901>
- Jeannerod, M. (1994). The representing brain: Neural correlates of motor intention and imagery. *Behavioral and Brain Sciences*, *17*(2), 187-202. <https://doi.org/10.1017/S0140525X00034026>
- Jeannerod, M. (2001). Neural Simulation of Action: A Unifying Mechanism for Motor Cognition. *NeuroImage*, *14*(1), S103-S109. <https://doi.org/10.1006/nimg.2001.0832>
- Jeannerod, M., & Decety, J. (1995). Mental motor imagery: A window into the representational stages of action. *Current Opinion in Neurobiology*, *5*(6), 727-732. [https://doi.org/10.1016/0959-4388\(95\)80099-9](https://doi.org/10.1016/0959-4388(95)80099-9)
- Jeffery, D. T., Norton, J. A., Roy, F. D., & Gorassini, M. A. (2007). Effects of transcranial direct current stimulation on the excitability of the leg motor cortex. *Experimental Brain Research*, *182*(2), 281-287. <https://doi.org/10.1007/s00221-007-1093-y>
- Jenkins, I., Brooks, D., Nixon, P., Frackowiak, R., & Passingham, R. (1994). Motor sequence learning: A study with positron emission tomography. *The Journal of Neuroscience*, *14*(6), 3775-3790. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.14-06-03775.1994>

- Jiang, C., Ranganathan, V. K., Zhang, J., Siemionow, V., & Yue, G. H. (2016). Motor effort training with low exercise intensity improves muscle strength and descending command in aging: *Medicine*, *95*(24), e3291. <https://doi.org/10.1097/MD.0000000000003291>
- Johannsen, L., Friedgen, E., Stephan, D. N., Batista, J., Schulze, D., Laurentius, T., Koch, I., & Bollheimer, L. C. (2022). Keeping in step with the young: Chronometric and kinematic data show intact procedural locomotor sequence learning in older adults. *PLOS ONE*, *17*(5), e0266733. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0266733>
- Jueptner, M., Stephan, K. M., Frith, C. D., Brooks, D. J., Frackowiak, R. S. J., & Passingham, R. E. (1997). Anatomy of Motor Learning. I. Frontal Cortex and Attention to Action. *Journal of Neurophysiology*, *77*(3), 1313-1324. <https://doi.org/10.1152/jn.1997.77.3.1313>
- K**alicinski, M., & Lobinger, B. H. (2013). Benefits of Motor and Exercise Imagery for Older Adults. *Journal of Imagery Research in Sport and Physical Activity*, *8*(1). <https://doi.org/10.1515/jirspa-2012-0003>
- Kalicinski, M., Thomas, M., & Lobinger, B. H. (2016). Motor Imagery and Mental Training in Older Adults. In *Performance Psychology* (p. 121-132). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803377-7.00008-9>
- Kaminski, E., Hoff, M., Rjosk, V., Steele, C. J., Gundlach, C., Sehm, B., Villringer, A., & Ragert, P. (2017). Anodal Transcranial Direct Current Stimulation Does Not Facilitate Dynamic Balance Task Learning in Healthy Old Adults. *Frontiers in Human Neuroscience*, *11*. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2017.00016>
- Kaminski, E., Steele, C. J., Hoff, M., Gundlach, C., Rjosk, V., Sehm, B., Villringer, A., & Ragert, P. (2016). Transcranial direct current stimulation (tDCS) over primary motor cortex leg area promotes dynamic balance task performance. *Clinical Neurophysiology*, *127*, 2455-2462.
- Kantak, S. S., Mummidisetty, C. K., & Stinear, J. W. (2012). Primary motor and premotor cortex in implicit sequence learning - evidence for competition between implicit and explicit human motor memory systems: Motor and premotor cortex in implicit learning. *European Journal of Neuroscience*, *36*(5), 2710-2715. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2012.08175.x>
- Kantak, S. S., Sullivan, K. J., Fisher, B. E., Knowlton, B. J., & Winstein, C. J. (2011). Transfer of Motor Learning Engages Specific Neural Substrates During Motor Memory Consolidation Dependent on the Practice Structure. *Journal of Motor Behavior*, *43*(6), 499-507. <https://doi.org/10.1080/00222895.2011.632657>
- Karni, A. (1996). The acquisition of perceptual and motor skills: A memory system in the adult human cortex. *Cognitive Brain Research*, *5*(1), 39-48. [https://doi.org/10.1016/S0926-6410\(96\)00039-0](https://doi.org/10.1016/S0926-6410(96)00039-0)
- 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>
- Karni, A., Meyer, G., Rey-Hipolito, C., Jezzard, P., Adams, M. M., Turner, R., & Ungerleider, L. G. (1998). The acquisition of skilled motor performance: Fast and slow experience-driven changes in primary motor cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *95*(3), 861-868. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.3.861>
- Keele, S. W. (1968). Movement control in skilled motor performance. *Psychological Bulletin*, *70*(6, Pt.1), 387-403. <https://doi.org/10.1037/h0026739>
- Kempler, L., & Richmond, J. L. (2012). Effect of sleep on gross motor memory. *Memory*, *20*(8), 907-914. <https://doi.org/10.1080/09658211.2012.711837>
- Kennedy, D. M., Wang, C., Wang, Y., & Shea, C. H. (2021). The influence of accuracy constraints on bimanual and unimanual sequence learning. *Neuroscience Letters*, *751*, 135812. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2021.135812>
- Kennedy, K. M., & Raz, N. (2005). Age, Sex and Regional Brain Volumes Predict Perceptual-Motor Skill Acquisition. *Cortex*, *41*(4), 560-569. [https://doi.org/10.1016/S0010-9452\(08\)70196-5](https://doi.org/10.1016/S0010-9452(08)70196-5)

- Kessels, R. P. C., Van Den Berg, E., Ruis, C., & Brands, A. M. A. (2008). The Backward Span of the Corsi Block-Tapping Task and Its Association With the WAIS-III Digit Span. *Assessment*, *15*(4), 426-434. <https://doi.org/10.1177/1073191108315611>
- Khan, S. S., Singer, B. D., & Vaughan, D. E. (2017). Molecular and physiological manifestations and measurement of aging in humans. *Aging Cell*, *16*(4), 624-633. <https://doi.org/10.1111/accel.12601>
- 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), 1617. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03989-0>
- King, B. R., Fogel, S. M., Albouy, G., & Doyon, J. (2013). Neural correlates of the age-related changes in motor sequence learning and motor adaptation in older adults. *Frontiers in Human Neuroscience*, *7*. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00142>
- King, B. R., Gann, M. A., Mantini, D., Doyon, J., & Albouy, G. (2022). Persistence of hippocampal and striatal multivoxel patterns during awake rest after motor sequence learning. *iScience*, *25*(12), 105498. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2022.105498>
- 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 & Biobehavioral Reviews*, *80*, 1-22. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2017.04.026>
- King, B. R., Rumpf, J.-J., Heise, K.-F., Veldman, M. P., Peeters, R., Doyon, J., Classen, J., Albouy, G., & Swinnen, S. P. (2020). Lateralized effects of post-learning transcranial direct current stimulation on motor memory consolidation in older adults: An fMRI investigation. *NeuroImage*, *223*, 117323. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2020.117323>
- Kolasinski, J., Hinson, E. L., Divanbeighi Zand, A. P., Rizov, A., Emir, U. E., & Stagg, C. J. (2019). The dynamics of cortical GABA in human motor learning. *The Journal of Physiology*, *597*(1), 271-282. <https://doi.org/10.1113/JP276626>
- Kolb, B., Gibb, R., & Robinson, T. E. (2003). Brain Plasticity and Behavior. *Current Directions in Psychological Science*, *12*(1), 1-5. <https://doi.org/10.1111/1467-8721.01210>
- Kronovsek, T., Hermand, E., Berthoz, A., Castilla, A., Gallou-Guyot, M., Daviet, J.-C., & Perrochon, A. (2021). Age-related decline in visuo-spatial working memory is reflected by dorsolateral prefrontal activation and cognitive capabilities. *Behavioural Brain Research*, *398*, 112981. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2020.112981>
- Kumar, J. S., & Bhuvanewari, P. (2012). Analysis of Electroencephalography (EEG) Signals and Its Categorization—A Study. *Procedia Engineering*, *38*, 2525-2536. <https://doi.org/10.1016/j.proeng.2012.06.298>
- Kuriyama, K. (2004). Sleep-dependent learning and motor-skill complexity. *Learning & Memory*, *11*(6), 705-713. <https://doi.org/10.1101/lm.76304>
- Labyt, E., Szurhaj, W., Bourriez, J.-L., Cassim, F., Defebvre, L., Destée, A., & Derambure, P. (2004). Influence of aging on cortical activity associated with a visuo-motor task. *Neurobiology of Aging*, *25*(6), 817-827. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2003.08.010>
- Labyt, E., Szurhaj, W., Bourriez, J.-L., Cassim, F., Defebvre, L., Destée, A., Guieu, J.-D., & Derambure, P. (2003). Changes in oscillatory cortical activity related to a visuomotor task in young and elderly healthy subjects. *Clinical Neurophysiology*, *114*(6), 1153-1166. [https://doi.org/10.1016/S1388-2457\(03\)00058-0](https://doi.org/10.1016/S1388-2457(03)00058-0)
- Lacourse, M. G., Orr, E. L. R., Cramer, S. C., & Cohen, M. J. (2005). Brain activation during execution and motor imagery of novel and skilled sequential hand movements. *NeuroImage*, *27*(3), 505-519. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2005.04.025>
- Lacourse, M. G., Turner, J. A., Randolph-Orr, E., Schandler, S. L., & Cohen, M. J. (2004). Cerebral and cerebellar sensorimotor plasticity following motor imagery-based mental practice of a sequential movement.

The Journal of Rehabilitation Research and Development, 41(4), 505.
<https://doi.org/10.1682/JRRD.2004.04.0505>

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>

Lafleur, M. F., Jackson, P. L., Malouin, F., Richards, C. L., Evans, A. C., & Doyon, J. (2002). Motor Learning Produces Parallel Dynamic Functional Changes during the Execution and Imagination of Sequential Foot Movements. *NeuroImage*, 16(1), 142-157. <https://doi.org/10.1006/nimg.2001.1048>

Lalwani, P., Gagnon, H., Cassady, K., Simmonite, M., Peltier, S., Seidler, R. D., Taylor, S. F., Weissman, D. H., & Polk, T. A. (2019). Neural distinctiveness declines with age in auditory cortex and is associated with auditory GABA levels. *NeuroImage*, 201, 116033. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2019.116033>

Laufs, H., Kleinschmidt, A., Beyerle, A., Eger, E., Salek-Haddadi, A., Preibisch, C., & Krakow, K. (2003). EEG-correlated fMRI of human alpha activity. *NeuroImage*, 19(4), 1463-1476. [https://doi.org/10.1016/S1053-8119\(03\)00286-6](https://doi.org/10.1016/S1053-8119(03)00286-6)

Lebon, F., Byblow, W. D., Collet, C., Guillot, A., & Stinear, C. M. (2012). The modulation of motor cortex excitability during motor imagery depends on imagery quality. *European Journal of Neuroscience*, 35(2), 323-331. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2011.07938.x>

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*, 102(35), 12566-12571. <https://doi.org/10.1073/pnas.0502762102>

Liebetanz, D. (2002). Pharmacological approach to the mechanisms of transcranial DC-stimulation-induced after-effects of human motor cortex excitability. *Brain*, 125(10), 2238-2247. <https://doi.org/10.1093/brain/awf238>

Lohia, A., & Juanette. (2022). *Neuroanatomy, Pyramidal Tract Lesions* (StatPearls, StatPearls Publishing,).

López-Otín, C., Blasco, M. A., Partridge, L., Serrano, M., & Kroemer, G. (2023). Hallmarks of aging: An expanding universe. *Cell*, 186(2), 243-278. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2022.11.001>

Lorey, B., Bischoff, M., Pilgramm, S., Stark, R., Munzert, J., & Zentgraf, K. (2009). The embodied nature of motor imagery: The influence of posture and perspective. *Experimental Brain Research*, 194, 233-243.

Lotze, M., Erb, M., Flor, H., Huelsmann, E., Godde, B., & Grodd, W. (2000). fMRI Evaluation of Somatotopic Representation in Human Primary Motor Cortex. *NeuroImage*, 11, 473-481.

Lotze, M., & Halsband, U. (2006). Motor imagery. *Journal of Physiology-Paris*, 99(4-6), 386-395. <https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2006.03.012>

Lotze, M., & Zentgraf, K. (2010). Contribution of the primary motor cortex to motor imagery. In A. Guillot & C. Collet (Éds.), *The neurophysiological foundations of mental and motor imagery* (p. 31-46). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199546251.003.0003>

Lowry, K. A., Vallejo, A. N., & Studenski, S. A. (2012). Successful aging as a continuum of functional independence: Lessons from physical disability models of aging. *Aging and Disease*, 3(1), 5-15.

Lungu, O., Monchi, O., Albouy, G., Jubault, T., Ballarin, E., Burnod, Y., & Doyon, J. (2014). Striatal and Hippocampal Involvement in Motor Sequence Chunking Depends on the Learning Strategy. *PLoS ONE*, 9(8), e103885. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103885>

Maclean, A. W., Fekken, G. C., Saskin, P., & Knowles, J. B. (1992). Psychometric evaluation of the Stanford Sleepiness Scale. *Journal of Sleep Research*, 1(1), 35-39. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2869.1992.tb00006.x>

Magill, R. (2010). *Motor Learning and Control* (9th ed). McGraw-Hill Publishing.

- Malangré, A., & Blischke, K. (2016). Sleep-Related Offline Improvements in Gross Motor Task Performance Occur Under Free Recall Requirements. *Frontiers in Human Neuroscience*, *10*. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2016.00134>
- Malangré, A., Leinen, P., & Blischke, K. (2014). Sleep-Related Offline Learning in a Complex Arm Movement Sequence. *Journal of Human Kinetics*, *40*(1), 7-20. <https://doi.org/10.2478/hukin-2014-0002>
- Malouin, F., Jackson, P. L., & Richards, C. L. (2013). Towards the integration of mental practice in rehabilitation programs. A critical review. *Frontiers in Human Neuroscience*, *7*. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00576>
- Malouin, F., & Richards, C. L. (2010). Mental Practice for Relearning Locomotor Skills. *Physical Therapy*, *90*(2), 240-251. <https://doi.org/10.2522/ptj.20090029>
- Malouin, F., Richards, C. L., & Durand, A. (2010). Normal Aging and Motor Imagery Vividness: Implications for Mental Practice Training in Rehabilitation. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, *91*(7), 1122-1127. <https://doi.org/10.1016/j.apmr.2010.03.007>
- Malouin, F., Richards, C. L., Durand, A., & Doyon, J. (2008). Reliability of Mental Chronometry for Assessing Motor Imagery Ability After Stroke. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, *89*(2), 311-319. <https://doi.org/10.1016/j.apmr.2007.11.006>
- Malouin, F., Richards, C. L., Durand, A., & Doyon, J. (2009). Added Value of Mental Practice Combined with a Small Amount of Physical Practice on the Relearning of Rising and Sitting Post-Stroke: A Pilot Study. *Journal of Neurologic Physical Therapy*, *33*(4), 195-202. <https://doi.org/10.1097/NPT.0b013e3181c2112b>
- Malouin, F., Richards, C. L., Jackson, P. L., Dumas, F., & Doyon, J. (2003). Brain activations during motor imagery of locomotor-related tasks: A PET study. *Human Brain Mapping*, *19*(1), 47-62. <https://doi.org/10.1002/hbm.10103>
- Malouin, F., Richards, C. L., Jackson, P. L., Lafleur, M. F., Durand, A., & Doyon, J. (2007). The Kinesthetic and Visual Imagery Questionnaire (KVIQ) for Assessing Motor Imagery in Persons with Physical Disabilities: A Reliability and Construct Validity Study. *Journal of Neurologic Physical Therapy*, *31*(1), 20-29. <https://doi.org/10.1097/01.NPT.0000260567.24122.64>
- Manto, M., Bower, J. M., Conforto, A. B., Delgado-García, J. M., Da Guarda, S. N. F., Gerwig, M., Habas, C., Hagura, N., Ivry, R. B., Mariën, P., Molinari, M., Naito, E., Nowak, D. A., Oulad Ben Taib, N., Pelisson, D., Tesche, C. D., Tilikete, C., & Timmann, D. (2012). Consensus Paper: Roles of the Cerebellum in Motor Control—The Diversity of Ideas on Cerebellar Involvement in Movement. *The Cerebellum*, *11*(2), 457-487. <https://doi.org/10.1007/s12311-011-0331-9>
- Marchesotti, S., Bassolino, M., Serino, A., Bleuler, H., & Blanke, O. (2016). Quantifying the role of motor imagery in brain-machine interfaces. *Scientific Reports*, *6*(1), 24076. <https://doi.org/10.1038/srep24076>
- Marusic, U., & Grosprêtre, S. (2018). Non-physical approaches to counteract age-related functional deterioration: Applications for rehabilitation and neural mechanisms. *European Journal of Sport Science*, *18*(5), 639-649. <https://doi.org/10.1080/17461391.2018.1447018>
- Maruyama, S., Fukunaga, M., Sugawara, S. K., Hamano, Y. H., Yamamoto, T., & Sadato, N. (2021). Cognitive control affects motor learning through local variations in GABA within the primary motor cortex. *Scientific Reports*, *11*(1), 18566. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-97974-1>
- Matsuzaka, Y., Picard, N., & Strick, P. L. (2007). Skill Representation in the Primary Motor Cortex After Long-Term Practice. *Journal of Neurophysiology*, *97*(2), 1819-1832. <https://doi.org/10.1152/jn.00784.2006>
- Mattay, V. S., Fera, F., Tessitore, A., Hariri, A. R., Das, S., Callicott, J. H., & Weinberger, D. R. (2002). Neurophysiological correlates of age-related changes in human motor function. *Neurology*, *58*(4), 630-635. <https://doi.org/10.1212/WNL.58.4.630>
- McDonough, I. M., Nolin, S. A., & Visscher, K. M. (2022). 25 years of neurocognitive aging theories: What have we learned? *Frontiers in Aging Neuroscience*, *14*, 1002096. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2022.1002096>

- McFadden, J. L., Borckardt, J. J., George, M. S., & Beam, W. (2011). Reducing procedural pain and discomfort associated with transcranial direct current stimulation. *Brain Stimulation*, 4(1), 38-42. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2010.05.002>
- McIntyre, J., Zago, M., Berthoz, A., & Lacquaniti, F. (2001). Does the brain model Newton's laws? *Nature Neuroscience*, 4(7), 693-694. <https://doi.org/10.1038/89477>
- McIntyre, S., Nagi, S. S., McGlone, F., & Olausson, H. (2021). The Effects of Ageing on Tactile Function in Humans. *Neuroscience*, 464, 53-58. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2021.02.015>
- Medvedev, Z. A. (1990). An attempt at a rational classification of theories of ageing. *Biological Reviews*, 65(3), 375-398. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1990.tb01428.x>
- Metais, A., Muller, C. O., Boublay, N., Breuil, C., Guillot, A., Daligault, S., Di Rienzo, F., Collet, C., Krolak-Salmon, P., & Saimpont, A. (2022). Anodal tDCS does not enhance the learning of the sequential finger-tapping task by motor imagery practice in healthy older adults. *Frontiers in Aging Neuroscience*, 14, 1060791. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2022.1060791>
- Miall, R. C., & Wolpert, D. M. (1996). Forward Models for Physiological Motor Control. *Neural Networks*, 9(8), 1265-1279. [https://doi.org/10.1016/S0893-6080\(96\)00035-4](https://doi.org/10.1016/S0893-6080(96)00035-4)
- Miller, G. A. (1956). The magical number seven, plus or minus two: Some limits on our capacity for processing information. *Psychological Review*, 63(2), 81-97. <https://doi.org/10.1037/h0043158>
- Miranda, P. C., Faria, P., & Hallett, M. (2009). What does the ratio of injected current to electrode area tell us about current density in the brain during tDCS? *Clinical Neurophysiology*, 120(6), 1183-1187. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2009.03.023>
- Miranda, P. C., Lomarev, M., & Hallett, M. (2006). Modeling the current distribution during transcranial direct current stimulation. *Clinical Neurophysiology*, 117(7), 1623-1629. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2006.04.009>
- Mogenson, G., Jones, D., & Yim, C. (1980). From motivation to action: Functional interface between the limbic system and the motor system. *Progress in Neurobiology*, 14(2-3), 69-97. [https://doi.org/10.1016/0301-0082\(80\)90018-0](https://doi.org/10.1016/0301-0082(80)90018-0)
- 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>
- Mulder, Th., Hochstenbach, J. B. H., Van Heuvelen, M. J. G., & Den Otter, A. R. (2007). Motor imagery: The relation between age and imagery capacity. *Human Movement Science*, 26(2), 203-211. <https://doi.org/10.1016/j.humov.2007.01.001>
- Munzert, J., Lorey, B., & Zentgraf, K. (2009). Cognitive motor processes: The role of motor imagery in the study of motor representations. *Brain Research Reviews*, 60(2), 306-326. <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2008.12.024>
- Nasseri, P., Nitsche, M. A., & Ekhtiari, H. (2015). A framework for categorizing electrode montages in transcranial direct current stimulation. *Frontiers in Human Neuroscience*, 9. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2015.00054>
- 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>
- Neuper, C., Wörtz, M., & Pfurtscheller, G. (2006). ERD/ERS patterns reflecting sensorimotor activation and deactivation. In *Progress in Brain Research* (Vol. 159, p. 211-222). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(06\)59014-4](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(06)59014-4)

- Nicholson, Keogh, J. W., & Low Choy, N. L. (2018). Can a single session of motor imagery promote motor learning of locomotion in older adults? A randomized controlled trial. *Clinical Interventions in Aging, Volume 13*, 713-722. <https://doi.org/10.2147/CIA.S164401>
- Nicholson, V., Watts, N., Chani, Y., & Keogh, J. W. (2019). Motor imagery training improves balance and mobility outcomes in older adults: A systematic review. *Journal of Physiotherapy, 65*(4), 200-207. <https://doi.org/10.1016/j.jphys.2019.08.007>
- Nitsche, M. A., Cohen, L. G., Wassermann, E. M., Priori, A., Lang, N., Antal, A., Paulus, W., Hummel, F., Boggio, P. S., Fregni, F., & Pascual-Leone, A. (2008). Transcranial direct current stimulation: State of the art 2008. *Brain Stimulation, 1*(3), 206-223. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2008.06.004>
- Nitsche, M. A., Doemkes, S., Karaköse, T., Antal, A., Liebetanz, D., Lang, N., Tergau, F., & Paulus, W. (2007). Shaping the Effects of Transcranial Direct Current Stimulation of the Human Motor Cortex. *Journal of Neurophysiology, 97*(4), 3109-3117. <https://doi.org/10.1152/jn.01312.2006>
- Nitsche, M. A., Fricke, K., Henschke, U., Schlitterlau, A., Liebetanz, D., Lang, N., Henning, S., Tergau, F., & Paulus, W. (2003). Pharmacological Modulation of Cortical Excitability Shifts Induced by Transcranial Direct Current Stimulation in Humans. *The Journal of Physiology, 553*(1), 293-301. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2003.049916>
- Nitsche, M. A., Liebetanz, D., Schlitterlau, A., Henschke, U., Fricke, K., Frommann, K., Lang, N., Henning, S., Paulus, W., & Tergau, F. (2004). GABAergic modulation of DC stimulation-induced motor cortex excitability shifts in humans. *European Journal of Neuroscience, 19*(10), 2720-2726. <https://doi.org/10.1111/j.0953-816X.2004.03398.x>
- Nitsche, M. A., & Paulus, W. (2000). Excitability changes induced in the human motor cortex by weak transcranial direct current stimulation. *The Journal of Physiology, 527*(3), 633-639. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7793.2000.t01-1-00633.x>
- Nitsche, M. A., & Paulus, W. (2001). Sustained excitability elevations induced by transcranial DC motor cortex stimulation in humans. *Neurology, 57*(10), 1899-1901. <https://doi.org/10.1212/WNL.57.10.1899>
- Nitsche, M. A., & Paulus, W. (2011). Transcranial direct current stimulation – update 2011. *Restorative Neurology and Neuroscience, 29*(6), 463-492. <https://doi.org/10.3233/RNN-2011-0618>
- Nitsche, M. A., Schauenburg, A., Lang, N., Liebetanz, D., Exner, C., Paulus, W., & Tergau, F. (2003). Facilitation of Implicit Motor Learning by Weak Transcranial Direct Current Stimulation of the Primary Motor Cortex in the Human. *Journal of Cognitive Neuroscience, 15*, 619-626.
- Nitsche, M. A., Seeber, A., Frommann, K., Klein, C. C., Rochford, C., Nitsche, M. S., Fricke, K., Liebetanz, D., Lang, N., Antal, A., Paulus, W., & Tergau, F. (2005). Modulating parameters of excitability during and after transcranial direct current stimulation of the human motor cortex: Cortical excitability and tDCS. *The Journal of Physiology, 568*(1), 291-303. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2005.092429>
- Nunez, P. L., & Silberstein, R. B. (2000). On the relationship of synaptic activity to macroscopic measurements: Does co-registration of EEG with fMRI make sense? *Brain Topography, 13*(2), 79-96. <https://doi.org/10.1023/A:1026683200895>
- Nunez, P. L., & Srinivasan, R. (2006). A theoretical basis for standing and traveling brain waves measured with human EEG with implications for an integrated consciousness. *Clinical Neurophysiology, 117*(11), 2424-2435. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2006.06.754>
- Nyberg, L., Eriksson, J., Larsson, A., & Marklund, P. (2006). Learning by doing versus learning by thinking: An fMRI study of motor and mental training. *Neuropsychologia, 44*(5), 711-717. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2005.08.006>
- Oh, D. S., & Choi, J. D. (2021). Effects of Motor Imagery Training on Balance and Gait in Older Adults: A Randomized Controlled Pilot Study. *International Journal of Environmental Research and Public Health, 18*(2), 650. <https://doi.org/10.3390/ijerph18020650>

- 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)
- Olivier, G. N., Dibble, L. E., Paul, S. S., Lohse, K. R., Walter, C. S., Marker, R. J., Hayes, H. A., Foreman, K. B., Duff, K., & Schaefer, S. Y. (2022). Personalized practice dosages may improve motor learning in older adults compared to “standard of care” practice dosages: A randomized controlled trial. *Frontiers in Rehabilitation Sciences*, 3, 897997. <https://doi.org/10.3389/fresc.2022.897997>
- Olivier, G. N., Paul, S. S., Walter, C. S., Hayes, H. A., Foreman, K. B., Duff, K., Schaefer, S. Y., & Dibble, L. E. (2021). The feasibility and efficacy of a serial reaction time task that measures motor learning of anticipatory stepping. *Gait & Posture*, 86, 346-353. <https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2021.04.002>
- Orban, P., Peigneux, P., Lungu, O., Albouy, G., Breton, E., Laberrenne, F., Benali, H., Maquet, P., & Doyon, J. (2010). The multifaceted nature of the relationship between performance and brain activity in motor sequence learning. *NeuroImage*, 49(1), 694-702. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2009.08.055>
- Organisation Mondiale de la Santé. (2022). *Vieillesse et santé*.
- P**aillard, T. (2016). *Les effets physiologiques de l'activité physique : De l'enfant à la personne âgée*. Éditions EP&S.
- Papaxanthis, C., Pozzo, T., Kasprinski, R., & Berthoz, A. (2003). Comparison of actual and imagined execution of whole-body movements after a long exposure to microgravity. *Neuroscience Letters*, 339(1), 41-44. [https://doi.org/10.1016/S0304-3940\(02\)01472-6](https://doi.org/10.1016/S0304-3940(02)01472-6)
- Papaxanthis, C., Pozzo, T., & McIntyre, J. (2005). Kinematic and dynamic processes for the control of pointing movements in humans revealed by short-term exposure to microgravity. *Neuroscience*, 135(2), 371-383. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2005.06.063>
- Papaxanthis, C., Pozzo, T., Skoura, X., & Schieppati, M. (2002). Does order and timing in performance of imagined and actual movements affect the motor imagery process? The duration of walking and writing task. *Behavioural Brain Research*, 134(1-2), 209-215. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(02\)00030-X](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(02)00030-X)
- Papaxanthis, C., Schieppati, M., Gentili, R., & Pozzo, T. (2002). Imagined and actual arm movements have similar durations when performed under different conditions of direction and mass. *Experimental Brain Research*, 143(4), 447-452. <https://doi.org/10.1007/s00221-002-1012-1>
- Park, J.-H., & Shea, C. H. (2005). Sequence Learning: Response Structure and Effector Transfer. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, 58(3), 387-419. <https://doi.org/10.1080/02724980343000918>
- Parsons, L. M., Fox, P. T., Downs, J. H., Glass, T., Hirsch, T. B., Martin, C. C., Jerabek, P. A., & Lancaster, J. L. (1995). Use of implicit motor imagery for visual shape discrimination as revealed by PET. *Nature*, 375(6526), 54-58. <https://doi.org/10.1038/375054a0>
- Pascual-Leone, A., Grafman, J., & Hallett, M. (1994). Modulation of cortical motor output maps during development of implicit and explicit knowledge. *Science*, 263(5151), 1287-1289. <https://doi.org/10.1126/science.8122113>
- 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*, 74(3), 1037-1045. <https://doi.org/10.1152/jn.1995.74.3.1037>
- Penhune, V. B., & Doyon, J. (2002). Dynamic Cortical and Subcortical Networks in Learning and Delayed Recall of Timed Motor Sequences. *The Journal of Neuroscience*, 22(4), 1397-1406. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.22-04-01397.2002>
- Penhune, V. B., & Steele, C. J. (2012). Parallel contributions of cerebellar, striatal and M1 mechanisms to motor sequence learning. *Behavioural Brain Research*, 226, 579-591.

- Personnier, P., Ballay, Y., & Papaxanthis, C. (2010). Mentally represented motor actions in normal aging: III. Electromyographic features of imagined arm movements. *Behavioural Brain Research*, *206*(2), 184-191. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2009.09.011>
- Personnier, P., Paizis, C., Ballay, Y., & Papaxanthis, C. (2008). Mentally represented motor actions in normal agingII. The influence of the gravito-inertial context on the duration of overt and covert arm movements. *Behavioural Brain Research*, *186*(2), 273-283. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2007.08.018>
- Peterson, L., & Peterson, M. J. (1959). Short-term retention of individual verbal items. *Journal of Experimental Psychology*, *58*(3), 193-198. <https://doi.org/10.1037/h0049234>
- Pfurtscheller, G. (2001). Functional brain imaging based on ERD/ERS. *Vision Research*, *41*(10-11), 1257-1260. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(00\)00235-2](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(00)00235-2)
- Pfurtscheller, G., & Aranibar, A. (1977). Event-related cortical desynchronization detected by power measurements of scalp EEG. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *42*(6), 817-826. [https://doi.org/10.1016/0013-4694\(77\)90235-8](https://doi.org/10.1016/0013-4694(77)90235-8)
- Pfurtscheller, G., & Aranibar, A. (1979). Evaluation of event-related desynchronization (ERD) preceding and following voluntary self-paced movement. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *46*(2), 138-146. [https://doi.org/10.1016/0013-4694\(79\)90063-4](https://doi.org/10.1016/0013-4694(79)90063-4)
- Pfurtscheller, G., & Berghold, A. (1989). Patterns of cortical activation during planning of voluntary movement. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *72*(3), 250-258. [https://doi.org/10.1016/0013-4694\(89\)90250-2](https://doi.org/10.1016/0013-4694(89)90250-2)
- Pfurtscheller, G., Brunner, C., Schlögl, A., & Lopes da Silva, F. H. (2006). Mu rhythm (de)synchronization and EEG single-trial classification of different motor imagery tasks. *NeuroImage*, *31*(1), 153-159. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2005.12.003>
- Pfurtscheller, G., & Lopes Da Silva, F. H. (1999). Event-related EEG/MEG synchronization and desynchronization: Basic principles. *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)
- Pineda, J. A. (2005). The functional significance of mu rhythms: Translating “seeing” and “hearing” into “doing”. *Brain Research Reviews*, *50*(1), 57-68. <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2005.04.005>
- Pino-Esteban, A., Megía-García, Á., Martín-Caro Álvarez, D., Beltran-Alacreu, H., Avendaño-Coy, J., Gómez-Soriano, J., & Serrano-Muñoz, D. (2021). Can Transcranial Direct Current Stimulation Enhance Functionality in Older Adults? A Systematic Review. *Journal of Clinical Medicine*, *10*(13), 2981. <https://doi.org/10.3390/jcm10132981>
- Podsiadlo, D., & Richardson, S. (1991). The Timed “Up & Go”: A Test of Basic Functional Mobility for Frail Elderly Persons. *Journal of the American Geriatrics Society*, *39*(2), 142-148. <https://doi.org/10.1111/j.1532-5415.1991.tb01616.x>
- Poirier, G., Ohayon, A., Juranville, A., Mourey, F., & Gaveau, J. (2021). Deterioration, Compensation and Motor Control Processes in Healthy Aging, Mild Cognitive Impairment and Alzheimer’s Disease. *Geriatrics*, *6*(1), 33. <https://doi.org/10.3390/geriatrics6010033>
- Poirier, G., Papaxanthis, C., Mourey, F., & Gaveau, J. (2020). Motor Planning of Vertical Arm Movements in Healthy Older Adults: Does Effort Minimization Persist With Aging? *Frontiers in Aging Neuroscience*, *12*, 37. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2020.00037>
- Poreisz, C., Boros, K., Antal, A., & Paulus, W. (2007). Safety aspects of transcranial direct current stimulation concerning healthy subjects and patients. *Brain Research Bulletin*, *72*(4-6), 208-214. <https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2007.01.004>
- Poulton, E. (1957). On prediction in skilled movements. *Psychological Bulletin*, *54*, 467-478.

Puri, R., Hinder, M. R., Canty, A. J., & Summers, J. J. (2016). Facilitatory non-invasive brain stimulation in older adults: The effect of stimulation type and duration on the induction of motor cortex plasticity. *Experimental Brain Research*, 234(12), 3411-3423. <https://doi.org/10.1007/s00221-016-4740-3>

Raw, R., Allen, R., Mon-Williams, M., & Wilkie, R. (2016). Motor Sequence Learning in Healthy Older Adults Is Not Necessarily Facilitated by Transcranial Direct Current Stimulation (tDCS). *Geriatrics*, 1(4), 32. <https://doi.org/10.3390/geriatrics1040032>

Raz, N. (1997). Selective aging of the human cerebral cortex observed in vivo: Differential vulnerability of the prefrontal gray matter. *Cerebral Cortex*, 7(3), 268-282. <https://doi.org/10.1093/cercor/7.3.268>

Raz, N., Gunning-Dixon, F., Head, D., Rodrigue, K. M., Williamson, A., & Acker, J. D. (2004). Aging, sexual dimorphism, and hemispheric asymmetry of the cerebral cortex: Replicability of regional differences in volume. *Neurobiology of Aging*, 25(3), 377-396. [https://doi.org/10.1016/S0197-4580\(03\)00118-0](https://doi.org/10.1016/S0197-4580(03)00118-0)

Raz, N., & Rodrigue, K. M. (2006). Differential aging of the brain: Patterns, cognitive correlates and modifiers. *Methodological and Conceptual Advances in the Study of Brain-Behavior Dynamics: A Multivariate Lifespan Perspective*, 30(6), 730-748. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2006.07.001>

Raz, N., Rodrigue, K. M., Kennedy, K. M., Head, D., Gunning-Dixon, F., & Acker, J. D. (2003). Differential Aging of the Human Striatum: Longitudinal Evidence. *AJNR: American Journal of Neuroradiology*, 24(9), 1849-1856.

Reis, J., Fischer, J. T., Prichard, G., Weiller, C., Cohen, L. G., & Fritsch, B. (2015). Time- but Not Sleep-Dependent Consolidation of tDCS-Enhanced Visuomotor Skills. *Cerebral Cortex*, 25(1), 109-117. <https://doi.org/10.1093/cercor/bht208>

Reis, J., & Fritsch, B. (2011). Modulation of motor performance and motor learning by transcranial direct current stimulation: *Current Opinion in Neurology*, 24(6), 590-596. <https://doi.org/10.1097/WCO.0b013e32834c3db0>

Reis, J., Schambra, H. M., Cohen, L. G., Buch, E. R., Fritsch, B., Zarahn, E., Celnik, P. A., & Krakauer, J. W. (2009). Noninvasive cortical stimulation enhances motor skill acquisition over multiple days through an effect on consolidation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(5), 1590-1595. <https://doi.org/10.1073/pnas.0805413106>

Reithler, J., Van Mier, H. I., & Goebel, R. (2010). Continuous motor sequence learning: Cortical efficiency gains accompanied by striatal functional reorganization. *NeuroImage*, 52(1), 263-276. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.03.073>

Rieckmann, A., Fischer, H., & Bäckman, L. (2010). Activation in striatum and medial temporal lobe during sequence learning in younger and older adults: Relations to performance. *NeuroImage*, 50(3), 1303-1312. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.01.015>

Rioult-Pedotti, M.-S., Friedman, D., Hess, G., & Donoghue, J. P. (1998). Strengthening of horizontal cortical connections following skill learning. *Nature Neuroscience*, 1(3), 230-234. <https://doi.org/10.1038/678>

Roberts, S., Colombier, P., Sowman, A., Mennan, C., Rölfing, J. H. D., Guicheux, J., & Edwards, J. R. (2016). Ageing in the musculoskeletal system: Cellular function and dysfunction throughout life. *Acta Orthopaedica*, 87(sup363), 15-25. <https://doi.org/10.1080/17453674.2016.1244750>

Robertson, E. M., Pascual-Leone, A., & Miall, R. C. (2004). Current concepts in procedural consolidation. *Nature Reviews Neuroscience*, 5(7), 576-582. <https://doi.org/10.1038/nrn1426>

Robertson, E. M., Press, D. Z., & Pascual-Leone, A. (2005). Off-Line Learning and the Primary Motor Cortex. *The Journal of Neuroscience*, 25(27), 6372-6378. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1851-05.2005>

Rodgers, W., Hall, C., & Buckolz, E. (1991). The effect of an imagery training program on imagery ability, imagery use, and figure skating performance. *Journal of Applied Sport Psychology*, 3(2), 109-125. <https://doi.org/10.1080/10413209108406438>

- Rogers, M. E., Rogers, N. L., Takeshima, N., & Islam, M. M. (2003). Methods to assess and improve the physical parameters associated with fall risk in older adults. *Preventive Medicine, 36*(3), 255-264. [https://doi.org/10.1016/S0091-7435\(02\)00028-2](https://doi.org/10.1016/S0091-7435(02)00028-2)
- Rossetti, Y., Rode, G., Pisella, L., Farné, A., Li, L., Boisson, D., & Perenin, M.-T. (1998). Prism adaptation to a rightward optical deviation rehabilitates left hemispatial neglect. *Nature, 395*(6698), 166-169. <https://doi.org/10.1038/25988>
- Roure, R., Collet, C., Deschaumes-Molinario, C., Delhomme, G., Dittmar, A., & Vernet-Maury, E. (1999). Imagery Quality Estimated by Autonomic Response Is Correlated to Sporting Performance Enhancement. *Physiology & Behavior, 66*(1), 63-72. [https://doi.org/10.1016/S0031-9384\(99\)00026-8](https://doi.org/10.1016/S0031-9384(99)00026-8)
- Rozand, V., Lebon, F., Stapley, P. J., Papaxanthis, C., & Lepers, R. (2016). A prolonged motor imagery session alter imagined and actual movement durations: Potential implications for neurorehabilitation. *Behavioural Brain Research, 297*, 67-75. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2015.09.036>
- Ruffino, C., Bourrelier, J., Papaxanthis, C., Mourey, F., & Lebon, F. (2019). The use of motor imagery training to retain the performance improvement following physical practice in the elderly. *Experimental Brain Research, 237*(6), 1375-1382. <https://doi.org/10.1007/s00221-019-05514-1>
- Ruffino, C., Papaxanthis, C., & Lebon, F. (2017a). Neural plasticity during motor learning with motor imagery practice: Review and perspectives. *Neuroscience, 341*, 61-78. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2016.11.023>
- Ruffino, C., Papaxanthis, C., & Lebon, F. (2017b). The influence of imagery capacity in motor performance improvement. *Experimental Brain Research, 235*(10), 3049-3057. <https://doi.org/10.1007/s00221-017-5039-8>
- 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*(1), 2295. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-81994-y>
- Rulleau, T., Robin, N., Abou-Dest, A., Chesnet, D., & Toussaint, L. (2018). Does the Improvement of Position Sense Following Motor Imagery Practice Vary as a Function of Age and Time of Day? *Experimental Aging Research, 44*(5), 443-454. <https://doi.org/10.1080/0361073X.2018.1521496>
- Rumpf, J.-J., Dietrich, S., Stoppe, M., Fricke, C., Weise, D., Then Bergh, F., & Classen, J. (2018). Compromised tDCS-induced facilitation of motor consolidation in patients with multiple sclerosis. *Journal of Neurology, 265*(10), 2302-2311. <https://doi.org/10.1007/s00415-018-8993-6>
- Rumpf, J.-J., Wegscheider, M., Hinselmann, K., Fricke, C., King, B. R., Weise, D., Klann, J., Binkofski, F., Buccino, G., Karni, A., Doyon, J., & Classen, J. (2017). Enhancement of motor consolidation by post-training transcranial direct current stimulation in older people. *Neurobiology of Aging, 49*, 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2016.09.003>
- Sacheli, L. M., Zapparoli, L., Bonandrini, R., Preti, M., Pelosi, C., Sconfienza, L. M., Banfi, G., & Paulesu, E. (2020). How aging affects the premotor control of lower limb movements in simulated gait. *Human Brain Mapping, 41*(7), 1889-1903. <https://doi.org/10.1002/hbm.24919>
- Saftari, L. N., & Kwon, O.-S. (2018). Ageing vision and falls: A review. *Journal of Physiological Anthropology, 37*(1), 11. <https://doi.org/10.1186/s40101-018-0170-1>
- Saimpont, A., Lafleur, M. F., Malouin, F., Richards, C. L., Doyon, J., & Jackson, P. L. (2013). The comparison between motor imagery and verbal rehearsal on the learning of sequential movements. *Frontiers in Human Neuroscience, 7*. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00773>
- Saimpont, A., Malouin, F., Tousignant, B., & Jackson, P. L. (2012). The influence of body configuration on motor imagery of walking in younger and older adults. *Neuroscience, 222*, 49-57. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2012.06.066>

- Saimpont, A., Malouin, F., Tousignant, B., & Jackson, P. L. (2013). Motor Imagery and Aging. *Journal of Motor Behavior*, 45(1), 21-28. <https://doi.org/10.1080/00222895.2012.740098>
- Saimpont, A., Malouin, F., Tousignant, B., & Jackson, P. L. (2015). Assessing motor imagery ability in younger and older adults by combining measures of vividness, controllability and timing of motor imagery. *Brain Research*, 1597, 196-209. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2014.11.050>
- Saimpont, A., Mercier, C., Malouin, F., Guillot, A., Collet, C., Doyon, J., & Jackson, P. L. (2016). Anodal transcranial direct current stimulation enhances the effects of motor imagery training in a finger tapping task. *European Journal of Neuroscience*, 43(1), 113-119. <https://doi.org/10.1111/ejn.13122>
- Saito, H., Yamanaka, M., Kasahara, S., & Fukushima, J. (2014). Relationship between improvements in motor performance and changes in anticipatory postural adjustments during whole-body reaching training. *Human Movement Science*, 37, 69-86. <https://doi.org/10.1016/j.humov.2014.07.001>
- Sakai, K., Hikosaka, O., & Nakamura, K. (2004). Emergence of rhythm during motor learning. *Trends in Cognitive Sciences*, 8(12), 547-553. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2004.10.005>
- 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>
- Salat, D. H. (2004). Thinning of the Cerebral Cortex in Aging. *Cerebral Cortex*, 14(7), 721-730. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhh032>
- Sanes, J. N., & Donoghue, J. P. (2000). Plasticity and Primary Motor Cortex. *Annual Review of Neuroscience*, 23(1), 393-415. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.23.1.393>
- Saruco, E., Di Rienzo, F., Nunez-Nagy, S., Rubio-Gonzalez, M. A., Debarnot, U., Collet, C., Guillot, A., & Saimpont, A. (2018). Optimal Combination of Anodal Transcranial Direct Current Stimulations and Motor Imagery Interventions. *Neural Plasticity*, 2018, 1-7. <https://doi.org/10.1155/2018/5351627>
- Saruco, E., Di Rienzo, F., Nunez-Nagy, S., Rubio-Gonzalez, M. A., Jackson, P. L., Collet, C., Saimpont, A., & Guillot, A. (2017). Anodal tDCS over the primary motor cortex improves motor imagery benefits on postural control : A pilot study. *Scientific Reports*, 7(1), 480. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-00509-w>
- Saruco, E., Guillot, A., Multari, L., & Saimpont, A. (2019). Effects of Different Ratios of Physical and Mental Practice on Postural Control Improvement. *Journal of Motor Behavior*, 1-11. <https://doi.org/10.1080/00222895.2019.1689908>
- Saucedo Marquez, C. M., Zhang, X., Swinnen, S. P., Meesen, R., & Wenderoth, N. (2013). Task-Specific Effect of Transcranial Direct Current Stimulation on Motor Learning. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00333>
- Sauvage, C., De Greef, N., Manto, M., Jissendi, P., Nioche, C., & Habas, C. (2015). Reorganization of large-scale cognitive networks during automation of imagination of a complex sequential movement. *Journal of Neuroradiology*, 42(2), 115-125. <https://doi.org/10.1016/j.neurad.2014.04.001>
- Sawai, S., Murata, S., Fujikawa, S., Yamamoto, R., Shima, K., & Nakano, H. (2023). Effects of neurofeedback training combined with transcranial direct current stimulation on motor imagery: A randomized controlled trial. *Frontiers in Neuroscience*, 17, 1148336. <https://doi.org/10.3389/fnins.2023.1148336>
- Sawaki, L., Yaseen, Z., Kopylev, L., & Cohen, L. G. (2003). Age-dependent changes in the ability to encode a novel elementary motor memory. *Annals of Neurology*, 53(4), 521-524. <https://doi.org/10.1002/ana.10529>
- Schambra, H. M., Abe, M., Luckenbaugh, D. A., Reis, J., Krakauer, J. W., & Cohen, L. G. (2011). Probing for hemispheric specialization for motor skill learning: A transcranial direct current stimulation study. *Journal of Neurophysiology*, 106(2), 652-661. <https://doi.org/10.1152/jn.00210.2011>
- Schlatter, S., Guillot, A., Faes, C., Saruco, E., Collet, C., Di Rienzo, F., & Debarnot, U. (2020). Acute stress affects implicit but not explicit motor imagery: A pilot study. *International Journal of Psychophysiology*, 152, 62-71. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2020.04.011>

- Schlatter, S., Guillot, A., Schmidt, L., Mura, M., Trama, R., Di Rienzo, F., Lilot, M., & Debarnot, U. (2021). Combining proactive transcranial stimulation and cardiac biofeedback to substantially manage harmful stress effects. *Brain Stimulation*, *14*(5), 1384-1392. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2021.08.019>
- Schmid, D., Erlacher, D., Klostermann, A., Kredel, R., & Hossner, E.-J. (2020). Sleep-dependent motor memory consolidation in healthy adults: A meta-analysis. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *118*, 270-281. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2020.07.028>
- Schmidt, R. A. (1975). A schema theory of discrete motor skill learning. *Psychological Review*, *82*, 225-260.
- Schmidt, R. A. (1976). The Schema as a Solution to Some Persistent Problems in Motor Learning Theory. In *Motor Control* (p. 41-65). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-665950-4.50007-9>
- Schmidt, R. A., & Lee, T. D. (1991). *Motor learning & performance: From principles to practice*. (Human Kinetics Books.).
- Schmidt, R. A., & Lee, T. D. (2005). *Motor control and learning: A behavioral emphasis* (4th ed). Human Kinetics.
- Schott, N. (2012). Age-Related Differences in Motor Imagery: Working Memory as a Mediator. *Experimental Aging Research*, *38*(5), 559-583. <https://doi.org/10.1080/0361073X.2012.726045>
- Schott, N., & Munzert, J. (2007). Temporal accuracy of motor imagery in older women. *International Journal of Sport Psychology*, *38*, 304-320.
- Schuster, C., Hilfiker, R., Amft, O., Scheidhauer, A., Andrews, B., Butler, J., Kischka, U., & Ettl, T. (2011). Best practice for motor imagery: A systematic literature review on motor imagery training elements in five different disciplines. *BMC Medicine*, *9*(1), 75. <https://doi.org/10.1186/1741-7015-9-75>
- Seidler, R. D., Alberts, J. L., & Stelmach, G. E. (2002). Changes in Multi-Joint Performance with Age. *Motor Control*, *6*(1), 19-31. <https://doi.org/10.1123/mcj.6.1.19>
- Seidler, R. D., Bernard, J. A., Burutolu, T. B., Fling, B. W., Gordon, M. T., Gwin, J. T., Kwak, Y., & Lipps, D. B. (2010a). Motor control and aging: Links to age-related brain structural, functional, and biochemical effects. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *34*(5), 721-733. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2009.10.005>
- Seidler, R. D., Bernard, J. A., Burutolu, T. B., Fling, B. W., Gordon, M. T., Gwin, J. T., Kwak, Y., & Lipps, D. B. (2010b). Motor control and aging: Links to age-related brain structural, functional, and biochemical effects. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *34*(5), 721-733. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2009.10.005>
- Shinde, A. B., Lerud, K. D., Munsch, F., Alsop, D. C., & Schlaug, G. (2021). Effects of tDCS dose and electrode montage on regional cerebral blood flow and motor behavior. *NeuroImage*, *237*, 118144. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2021.118144>
- Siew-Pin Leuk, J., Yow, K.-E., Zi-Xin Tan, C., Hendy, A. M., Kar-Wing Tan, M., Hock-Beng Ng, T., & Teo, W.-P. (2023). A meta-analytical review of transcranial direct current stimulation parameters on upper limb motor learning in healthy older adults and people with Parkinson's disease. *Reviews in the Neurosciences*, *34*(3), 325-348. <https://doi.org/10.1515/revneuro-2022-0073>
- Singer, W. (1993). Synchronization of Cortical Activity and its Putative Role in Information Processing and Learning. *Annual Review of Physiology*, *55*(1), 349-374. <https://doi.org/10.1146/annurev.ph.55.030193.002025>
- Skoura, X., Papaxanthis, C., Vinter, A., & Pozzo, T. (2005). Mentally represented motor actions in normal aging I. Age effects on the temporal features of overt and covert execution of actions. *Behavioural Brain Research*, *165*(2), 229-239. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2005.07.023>

- Skoura, X., Personnier, P., Vinter, A., Pozzo, T., & Papaxanthis, C. (2008). Decline in motor prediction in elderly subjects: Right versus left arm differences in mentally simulated motor actions. *Cortex*, *44*(9), 1271-1278. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2007.07.008>
- Slifkin, A. B. (2008). High loads induce differences between actual and imagined movement duration. *Experimental Brain Research*, *185*(2), 297-307. <https://doi.org/10.1007/s00221-007-1154-2>
- Sobierajewicz, J., Jaśkowski, W., & Van der Lubbe, R. H. J. (2019). Does Transcranial Direct Current Stimulation Affect the Learning of a Fine Sequential Hand Motor Skill with Motor Imagery? *Journal of Motor Behavior*, *51*(4), 451-465. <https://doi.org/10.1080/00222895.2018.1513395>
- Sobierajewicz, J., Przekoracka-Krawczyk, A., Jaśkowski, W., Verwey, W. B., & Van Der Lubbe, R. (2017). The influence of motor imagery on the learning of a fine hand motor skill. *Experimental Brain Research*, *235*(1), 305-320. <https://doi.org/10.1007/s00221-016-4794-2>
- Sobierajewicz, J., Szarkiewicz, S., Przekoracka-Krawczyk, A., Jaśkowski, W., & Van Der Lubbe, R. H. J. (2016). To What Extent Can Motor Imagery Replace Motor Execution While Learning a Fine Motor Skill? *Advances in Cognitive Psychology*, *12*(4), 178-191. <https://doi.org/10.5709/acp-0197-1>
- Spencer, R. M. C., Gouw, A. M., & Ivry, R. B. (2007). Age-related decline of sleep-dependent consolidation. *Learning & Memory*, *14*(7), 480-484. <https://doi.org/10.1101/lm.569407>
- Squire, L. R. (2009). Memory and Brain Systems: 1969–2009. *The Journal of Neuroscience*, *29*(41), 12711-12716. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3575-09.2009>
- Stagg, C. J., Best, J. G., Stephenson, M. C., O'Shea, J., Wylezinska, M., Kincses, Z. T., Morris, P. G., Matthews, P. M., & Johansen-Berg, H. (2009). Polarity-Sensitive Modulation of Cortical Neurotransmitters by Transcranial Stimulation. *The Journal of Neuroscience*, *29*(16), 5202-5206. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4432-08.2009>
- Stagg, C. J., Jayaram, G., Pastor, D., Kincses, Z. T., Matthews, P. M., & Johansen-Berg, H. (2011). Polarity and timing-dependent effects of transcranial direct current stimulation in explicit motor learning. *Neuropsychologia*, *49*(5), 800-804. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2011.02.009>
- Stagg, C. J., & Nitsche, M. A. (2011). Physiological Basis of Transcranial Direct Current Stimulation. *The Neuroscientist*, *17*(1), 37-53. <https://doi.org/10.1177/1073858410386614>
- Stancák, A., & Pfurtscheller, G. (1996). The effects of handedness and type of movement on the contralateral preponderance of μ -rhythm desynchronization. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *99*(2), 174-182. [https://doi.org/10.1016/0013-4694\(96\)95701-6](https://doi.org/10.1016/0013-4694(96)95701-6)
- Steriade, M., & Llinás, R. R. (1988). The functional states of the thalamus and the associated neuronal interplay. *Physiological Reviews*, *68*(3), 649-742. <https://doi.org/10.1152/physrev.1988.68.3.649>
- Subirats, L., Allali, G., Briansoulet, M., Salle, J. Y., & Perrochon, A. (2018). Age and gender differences in motor imagery. *Journal of the Neurological Sciences*, *391*, 114-117. <https://doi.org/10.1016/j.jns.2018.06.015>
- Summers, J. J., Kang, N., & Cauraugh, J. H. (2016). Does transcranial direct current stimulation enhance cognitive and motor functions in the ageing brain? A systematic review and meta-analysis. *Ageing Research Reviews*, *25*, 42-54. <https://doi.org/10.1016/j.arr.2015.11.004>
- T**akemi, M., Masakado, Y., Liu, M., & Ushiba, J. (2013). Event-related desynchronization reflects downregulation of intracortical inhibition in human primary motor cortex. *Journal of Neurophysiology*, *110*(5), 1158-1166. <https://doi.org/10.1152/jn.01092.2012>
- Takemi, M., Masakado, Y., Liu, M., & Ushiba, J. (2015). Sensorimotor event-related desynchronization represents the excitability of human spinal motoneurons. *Neuroscience*, *297*, 58-67. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2015.03.045>

- Tamir, R., Dickstein, R., & Huberman, M. (2007). Integration of Motor Imagery and Physical Practice in Group Treatment Applied to Subjects With Parkinson's Disease. *Neurorehabilitation and Neural Repair*, *21*(1), 68-75. <https://doi.org/10.1177/1545968306292608>
- Tanaka, H., Ishikawa, T., Lee, J., & Kakei, S. (2020). The Cerebro-Cerebellum as a Locus of Forward Model: A Review. *Frontiers in Systems Neuroscience*, *14*, 19. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2020.00019>
- Tatti, E., Rossi, S., Innocenti, I., Rossi, A., & Santarnecchi, E. (2016). Non-invasive brain stimulation of the aging brain: State of the art and future perspectives. *Ageing Research Reviews*, *29*, 66-89. <https://doi.org/10.1016/j.arr.2016.05.006>
- Taube, W., Mouthon, M., Leukel, C., Hoogewoud, H.-M., Annoni, J.-M., & Keller, M. (2015). Brain activity during observation and motor imagery of different balance tasks: An fMRI study. *Cortex*, *64*, 102-114. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2014.09.022>
- Tecchio, F., Zappasodi, F., Assenza, G., Tombini, M., Vollaro, S., Barbati, G., & Rossini, P. M. (2010). Anodal Transcranial Direct Current Stimulation Enhances Procedural Consolidation. *Journal of Neurophysiology*, *104*(2), 1134-1140. <https://doi.org/10.1152/jn.00661.2009>
- Thair, H., Holloway, A. L., Newport, R., & Smith, A. D. (2017). Transcranial Direct Current Stimulation (tDCS): A Beginner's Guide for Design and Implementation. *Frontiers in Neuroscience*, *11*, 641. <https://doi.org/10.3389/fnins.2017.00641>
- Todd, G., Kimber, T. E., Ridding, M. C., & Semmler, J. G. (2010). Reduced motor cortex plasticity following inhibitory rTMS in older adults. *Clinical Neurophysiology*, *121*(3), 441-447. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2009.11.089>
- 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>
- Toriyama, H., Ushiba, J., & Ushiyama, J. (2018). Subjective Vividness of Kinesthetic Motor Imagery Is Associated With the Similarity in Magnitude of Sensorimotor Event-Related Desynchronization Between Motor Execution and Motor Imagery. *Frontiers in Human Neuroscience*, *12*, 295. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2018.00295>
- Tremblay, S., Larochelle-Brunet, F., Lafleur, L.-P., El Mouderrib, S., Lepage, J.-F., & Théoret, H. (2016). Systematic assessment of duration and intensity of anodal transcranial direct current stimulation on primary motor cortex excitability. *European Journal of Neuroscience*, *44*(5), 2184-2190. <https://doi.org/10.1111/ejn.13321>
- Tseng, S.-C., Chang, S.-H., Hoerth, K. M., Nguyen, A.-T. A., & Perales, D. (2020). Anodal Transcranial Direct Current Stimulation Enhances Retention of Visuomotor Stepping Skills in Healthy Adults. *Frontiers in Human Neuroscience*, *14*, 251. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2020.00251>
- Tulving, E. (2002). Episodic Memory: From Mind to Brain. *Annual Review of Psychology*, *53*(1), 1-25. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.53.100901.135114>
- Tunovic, S., Press, D. Z., & Robertson, E. M. (2014). A Physiological Signal That Prevents Motor Skill Improvements during Consolidation. *The Journal of Neuroscience*, *34*(15), 5302-5310. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3497-13.2014>
- Turner, R. S., & Desmurget, M. (2010). Basal ganglia contributions to motor control: A vigorous tutor. *Current Opinion in Neurobiology*, *20*(6), 704-716. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2010.08.022>
- Ungerleider, L. (2002). Imaging Brain Plasticity during Motor Skill Learning. *Neurobiology of Learning and Memory*, *78*(3), 553-564. <https://doi.org/10.1006/nlme.2002.4091>

- Van den Berg, N. H., Al-Kuwatli, J., Paulin, J., Ray, L. B., Owen, A. M., & Fogel, S. M. (2019). Sleep preferentially enhances memory for a cognitive strategy but not the implicit motor skills used to acquire it. *Neurobiology of Learning and Memory*, *161*, 135-142. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2019.04.005>
- Vandevorde, K., & Orban de Xivry, J.-J. (2019). Internal model recalibration does not deteriorate with age while motor adaptation does. *Neurobiology of Aging*, *80*, 138-153. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2019.03.020>
- Verwey, W. B., Abrahamse, E. L., & Jiménez, L. (2009). Segmentation of short keying sequences does not spontaneously transfer to other sequences. *Third European Workshop on Human Movement Science*, *28*(3), 348-361. <https://doi.org/10.1016/j.humov.2008.10.004>
- Verwey, W. B., Shea, C. H., & Wright, D. L. (2015). A cognitive framework for explaining serial processing and sequence execution strategies. *Psychonomic Bulletin & Review*, *22*(1), 54-77. <https://doi.org/10.3758/s13423-014-0773-4>
- Villa-Berges, E., Laborda Soriano, A. A., Lucha-López, O., Tricas-Moreno, J. M., Hernández-Secorún, M., Gómez-Martínez, M., & Hidalgo-García, C. (2023). Motor Imagery and Mental Practice in the Subacute and Chronic Phases in Upper Limb Rehabilitation after Stroke: A Systematic Review. *Occupational Therapy International*, *2023*, 1-12. <https://doi.org/10.1155/2023/3752889>
- Voelcker-Rehage, C. (2008). Motor-skill learning in older adults—A review of studies on age-related differences. *European Review of Aging and Physical Activity*, *5*(1), 5-16. <https://doi.org/10.1007/s11556-008-0030-9>
- Voelcker-Rehage, C., Wiertz, O., & Willimczik, K. (1999). *Lifespan motor development—A re-interpretation of investigations on motor learning*. *6*, 90-101.
- Vöröslakos, M., Takeuchi, Y., Brinyiczki, K., Zombori, T., Oliva, A., Fernández-Ruiz, A., Kozák, G., Kincses, Z. T., Iványi, B., Buzsáki, G., & Berényi, A. (2018). Direct effects of transcranial electric stimulation on brain circuits in rats and humans. *Nature Communications*, *9*(1), 483. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-02928-3>
- Wade, S., & Hammond, G. (2015). Anodal transcranial direct current stimulation over premotor cortex facilitates observational learning of a motor sequence. *European Journal of Neuroscience*, *41*(12), 1597-1602. <https://doi.org/10.1111/ejn.12916>
- Walker, M. P. (2005). A refined model of sleep and the time course of memory formation. *Behavioral and Brain Sciences*, *28*(1), 51-64. <https://doi.org/10.1017/S0140525X05000026>
- Walker, M. P., Brakefield, T., Allan Hobson, J., & Stickgold, R. (2003). Dissociable stages of human memory consolidation and reconsolidation. *Nature*, *425*(6958), 616-620. <https://doi.org/10.1038/nature01930>
- Walker, M. P., Brakefield, T., Morgan, A., Hobson, J. A., & Stickgold, R. (2002). Practice with Sleep Makes Perfect. *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)
- Wang, L., Zhang, Y., Zhang, J., Sang, L., Li, P., Yan, R., Qiu, M., & Liu, C. (2019). Aging Changes Effective Connectivity of Motor Networks During Motor Execution and Motor Imagery. *Frontiers in Aging Neuroscience*, *11*, 312. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2019.00312>
- Ward, N. S., & Frackowiak, R. S. J. (2003). Age-related changes in the neural correlates of motor performance. *Brain*, *126*(4), 873-888. <https://doi.org/10.1093/brain/awg071>
- West, R. L. (1996). An application of prefrontal cortex function theory to cognitive aging. *Psychological Bulletin*, *120*(2), 272-292. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.120.2.272>
- Wiener, N., Le Roux, R., Vallée, R., & Vallée, N. (2014). *La cybernétique : Information et régulation dans le vivant et la machine*. Éd. du Seuil.
- Wilson, J. K., Baran, B., Pace-Schott, E. F., Ivry, R. B., & Spencer, R. M. C. (2012). Sleep modulates word-pair learning but not motor sequence learning in healthy older adults. *Neurobiology of Aging*, *33*(5), 991-1000. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2011.06.029>

- Wolpe, N., Ingram, J. N., Tsvetanov, K. A., Geerligs, L., Kievit, R. A., Henson, R. N., Wolpert, D. M., Tyler, L. K., Brayne, C., Bullmore, E., Calder, A., Cusack, R., Dalgleish, T., Duncan, J., Matthews, F. E., Marslen-Wilson, W., Shafto, M. A., Campbell, K., Cheung, T., ... Cam-CAN. (2016). Ageing increases reliance on sensorimotor prediction through structural and functional differences in frontostriatal circuits. *Nature Communications*, 7(1), 13034. <https://doi.org/10.1038/ncomms13034>
- Wolpert, D. M., & Flanagan, J. R. (2001). Motor prediction. *Current Biology*, 11(18), R729-R732. [https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(01\)00432-8](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(01)00432-8)
- Wolpert, D. M., & Ghahramani, Z. (2000). Computational principles of movement neuroscience. *Nature Neuroscience*, 3(S11), 1212-1217. <https://doi.org/10.1038/81497>
- Wolpert, D. M., Ghahramani, Z., & Jordan, M. I. (1995). An Internal Model for Sensorimotor Integration. *Science*, 269(5232), 1880-1882. <https://doi.org/10.1126/science.7569931>
- Wulf, G., & Shea, C. H. (2002). Principles derived from the study of simple skills do not generalize to complex skill learning. *Psychonomic Bulletin & Review*, 9(2), 185-211. <https://doi.org/10.3758/BF03196276>
- Y**okoi, A., Arbuckle, S. A., & Diedrichsen, J. (2018). The Role of Human Primary Motor Cortex in the Production of Skilled Finger Sequences. *The Journal of Neuroscience*, 38(6), 1430-1442. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2798-17.2017>
- Yosephi, M. H., Ehsani, F., Zoghi, M., & Jaberzadeh, S. (2018). Multi-session anodal tDCS enhances the effects of postural training on balance and postural stability in older adults with high fall risk: Primary motor cortex versus cerebellar stimulation. *Brain Stimulation*, 11(6), 1239-1250. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2018.07.044>
- Yuan, H., Liu, T., Szarkowski, R., Rios, C., Ashe, J., & He, B. (2010). Negative covariation between task-related responses in alpha/beta-band activity and BOLD in human sensorimotor cortex: An EEG and fMRI study of motor imagery and movements. *NeuroImage*, 49(3), 2596-2606. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2009.10.028>
- Z**abielska-Mendyk, E., Francuz, P., Jaśkiewicz, M., & Augustynowicz, P. (2018). The Effects of Motor Expertise on Sensorimotor Rhythm Desynchronization during Execution and Imagery of Sequential Movements. *Neuroscience*, 384, 101-110. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2018.05.028>
- Zapparoli, L., Mariano, M., & Paulesu, E. (2022). How the motor system copes with aging: A quantitative meta-analysis of the effect of aging on motor function control. *Communications Biology*, 5(1), 79. <https://doi.org/10.1038/s42003-022-03027-2>
- Zich, C., Debener, S., Thoene, A.-K., Chen, L.-C., & Kranczioch, C. (2017). Simultaneous EEG-fNIRS reveals how age and feedback affect motor imagery signatures. *Neurobiology of Aging*, 49, 183-197. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2016.10.011>
- Ziemann, U., Jäncke, L., Steinmetz, H., & Benilow, S. (2004). Slowing fastest finger movements of the dominant hand with low-frequency rTMS of the hand area of the primary motor cortex. *Experimental Brain Research*, 155(2), 196-203. <https://doi.org/10.1007/s00221-003-1719-7>
- Zimmerman, M., & Hummel, F. C. (2010). Non-Invasive Brain Stimulation: Enhancing Motor and Cognitive Functions In Healthy Old Subjects. *Frontiers in Aging Neuroscience*, 2. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2010.00149>
- Zimmerman, M., Nitsch, M., Giroux, P., Gerloff, C., Cohen, L. G., & Hummel, F. C. (2013). Neuroenhancement of the aging brain: Restoring skill acquisition in old subjects. *Annals of Neurology*, 73(1), 10-15. <https://doi.org/10.1002/ana.23761>
- Zwergal, A., Linn, J., Xiong, G., Brandt, T., Strupp, M., & Jahn, K. (2012). Aging of human supraspinal locomotor and postural control in fMRI. *Neurobiology of Aging*, 33(6), 1073-1084. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2010.09.022>

ANNEXES

Annexe 1 | Article 3a. Anodal tDCS does not enhance the effects of motor imagery training of sequential finger-tapping task in young adults.

Annexe 2 | Tableaux des caractéristiques des participants – Étude VASTIM.

Anodal tDCS does not enhance the effects of motor imagery training of a sequential finger-tapping task in young adults

Camille O. MULLER^{1,2}, Angèle METAIS¹, Nawale BOUBLAY³ Caroline BREUIL¹, Sébastien DALIGAULT⁴, Franck DI RIENZO¹, Aymeric GUILLOT¹, Christian COLLET¹, Pierre KROLAK-SALMON³ and Arnaud SAIMPONT¹

¹Laboratoire Interuniversitaire de Biologie de la Motricité-UR 7424, Université Claude Bernard Lyon 1, Villeurbanne, France

²EuroMov Digital Health in Motion, Université Montpellier, IMT Mines Alès, Montpellier, France

³Centre de Recherche Clinique, Hospices Civils de Lyon, Lyon, France

⁴Centre d'Etude et de Recherche Multimodal et Pluridisciplinaire, Bron, France

ABSTRACT

Anodal transcranial direct current stimulation (a-tDCS) applied over the primary motor cortex could enhance the effects of a single motor imagery training (MI_t) session on the learning of a sequential finger tapping task. It remains, however, unknown whether combining a-tDCS and MI_t could also improve the different stages of motor sequence learning (MSL) with several training sessions. Thirty-two healthy young adults (mean age 21,09 ± 1,9 years, 16 females) participated to three consecutive MI_t sessions over three days, followed by a retention test one week later. They were assigned to a *Stim* or *Sham* group, respectively receiving real or sham a-tDCS during MI_t, where they mentally rehearsed an 8-items complex finger sequence with their left hand, for 15 blocks of 30 s. Before (pre-test) and after (post-test) each MI_t session, as well as one week after (retention test) the last MI_t session, they physically repeated the sequence, as fast and accurately as possible, for 8 blocks of 12 s. Both groups (i) improved their performance during the first two MI_t sessions, showing on-line learning (ii) stabilized the level they reached during all training sessions, reflecting offline consolidation (iii) kept their performance at the same level one week after, showing retention. However, no significant difference was found between the *Stim* and *Sham* groups whatever the stage of MSL. These results underline the importance of performing several sessions of MI_t to maximize performance gains, but no effects of associating MI_t to a-tDCS.

Key words: motor imagery training, multisession, sequential finger tapping task, motor sequence learning, online learning, offline consolidation, retention

1. INTRODUCTION

Motor sequence learning (MSL) is essential in everyday life and refers to the ability to perform new sequential skills with speed and accuracy and less effort throughout training. Learning may be either explicit (i.e., intentionally triggered) or implicit (i.e., without being aware of learning). According to Doyon and Benali (2005), explicit MSL is made of several stages. The first is the acquisition, during which performance improvement is fast and large during the first training session. The second is the consolidation, with a stabilization or an increase of performance during the hours following the first training session. Then, ensues a slow learning stage along following training sessions, with further little performance gains and movement automation. Finally, long-term retention is observed without additional practice. This model involves online performance gains within training sessions and offline performance stabilisation/gains between sessions (Saucedo Marquez et al., 2013). Interestingly, such MSL can occur through physical training or mental training based on motor imagery (MI).

MI is a dynamic process during which a movement is mentally simulated without actually executed (Jeannerod & Decety, 1995). MI shares several similarities with executed movement. At behavioural level, the duration of imagined and executed movements are generally similar for simple movements (Guillot & Collet, 2005; Bakker et al., 2007), although a great variability has been reported among people (Saimpont et al., 2015). At brain level, MI activates similar networks as those involved during executed movement, in particular in the parietal, frontal and primary motor (M1) cortices (Hanakawa et al., 2008; Héту et al., 2013). Beyond the isochrony between actual and imagined movements reflecting the temporal accuracy of MI, MI ability may be assessed through its vividness, e.g. the clarity of the visual images and intensity of the kinesthetic information evoked during MI (McAvinue & Robertson, 2008; Saimpont et al., 2015). Interestingly, MI ability might increase with training, although this is not a rule (Saimpont et al., 2013). In the context of motor learning, MI training (MI_t, i.e. the rehearsal of imagined actions with the aim of improving their execution [Jackson et al., 2001]) has led to similar brain activity and plasticity as during physical training, in particular in M1 (Lotze et al., 1999; Ruffino et al., 2017). More especially, MI_t has a positive impact on both the acquisition and consolidation stages of MSL (Debarnot et al., 2009, 2015), although less is known for this latter (Di Rienzo et al., 2016). To our knowledge, only one fundamental study has specifically looked into the differentiation of online and offline effects over several sessions of MI_t (Bonassi et al., 2020). They reported that MI_t was as effective as physical training during the acquisition stage but less effective during consolidation and retention.

Neurostimulation could potentialize the positive effects of MI on MSL. Anodal transcranial direct current stimulation (a-tDCS) is a non-invasive brain stimulation method which consists in delivering a weak excitatory current between two electrodes positioned above the scalp (anode, cathode). This method increases short term cortical excitability and reinforces long term synaptic connections of the brain area under the anode (Nitsche et al., 2008). When applied on M1 during physical training, a-tDCS has shown positive effects on motor performance in healthy populations (Reis & Fritsch, 2011). More precisely, several sessions (over three or five

days) of physical training of sequential finger tapping tasks (SFTT), combined with a-tDCS above M1, led to greater improvements than a single session combined with a-tDCS, or several sessions without a-tDCS (Saucedo Marquez et al., 2013; Hashemirad et al., 2016). Effects of a-tDCS would work both during online and offline learning and could positively impact the three stages of MSL (Hashemirad et al., 2016).

Interestingly, studies combining MIIt and a-tDCS generally reported positive results (Foerster et al., 2013; Saimpont et al., 2013; Saruco et al., 2017, 2018; but see Sobierajewicz et al., 2019 for contrasting results). More specifically, Saimpont et al. (2016) showed that a-tDCS for 13min over the right M1, improved the effects of MIIt on the acquisition phase of a SFTT. More recently, Debarnot et al. (2019) tested the combination of a-tDCS over M1 for 13 min, and several MIIt or physical training sessions of an implicit serial reaction time task. Results showed that a-tDCS improved the acquisition phase of implicit MSL through MIIt but not physical training. Furthermore, multiple sessions of a-tDCS resulted in greater implicit MSL rather than a single session, both for MIIt and physical practice. Whether combining MIIt and a-tDCS could be advantageous on the three learning stages remains however unclear.

The main aim of this study was to examine whether combining a-tDCS over M1 and MIIt during multiple sessions would better improve SFTT motor performance than MIIt alone with, in addition, a 1-week retention test. We hypothesized that both online and offline effects of MIIt would be enhanced by a-tDCS. A secondary aim was to determine the extent to which task-specific MI ability evolved throughout training sessions.

2. MATERIAL AND METHODS

2.1. Participants

Thirty-two right-handed young adults (mean age $21,09 \pm 1,9$ years, 16 females) were randomly assigned to one of two groups (the stimulation or sham group) of 16 participants each (see table 1). The inclusion criteria were being aged from 20 to 35 years, right-handed (score > 0.5 at the Edinburgh Handedness Inventory; Oldfield, 1971) and with a visuospatial span (i.e. the amount of information an individual is able to store and manipulate in working memory) higher than 4. We used a computerized version of the Corsi Blocks test (Corsi, 1973; Inquisit Web App, LLC, <https://www.millisecond.com/download/library/corsiblocktappingtask/>). Exclusion criteria included a history of psychiatric, neurological or motor disorders (including traumatic brain injury or epilepsy), drugs usage or alcohol consumption (more than three glasses per day). Exclusion criteria also related to regular manual activity involving high dexterity (such as playing the piano) more than 5h per week. Other exclusion criteria included any form of incompatibility with tDCS, e.g. wearing a cardiac pacemaker or other type of metallic implants, being pregnant or having an open wound on the scalp (Thair et al., 2017). All participants gave a written informed consent and received 120€ for their participation. This study was approved by the Ethics Committee of Lyon Sud-Est IV (CPP: 16/020).

2.2. Experimental design

This study was a double-blinded, randomized and sham-controlled interventional study. All participants underwent three consecutive daily sessions of MI (days 1, 2 and 3) of a complex SFTT and came back for a fourth session/retention test one week after the last training session (day 10). During MI, one group received a real a-tDCS over M1 (*Stim* group) while the other received a sham stimulation (*Sham* group). The experiment took place in a quiet isolated room. Figure 1 summarizes the design.

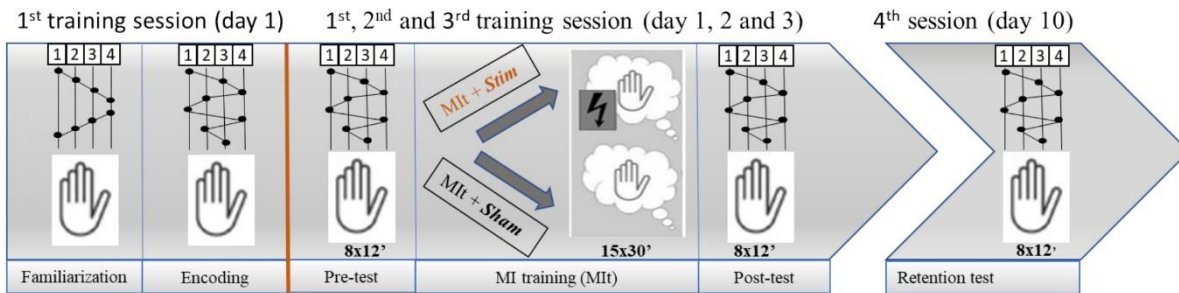


FIGURE 1. Experimental design. *Familiarization* with the device and task with a simple sequence. *Encoding* the complex sequence of eight items, where participants should correctly perform the actual sequence three times consecutively. *Pre-test*, *Post-test* and *Retention tests* requested physical then mental repetitions of the sequence, as fast and accurately as possible, for 8 blocks of 12 s interspaced by 8 s of rest. The *MI* was the mental rehearsal of the sequence, for 15 blocks of 30 s interspaced by 20 s of rest, combined with either actual (*MI + Stim*) or sham (*MI + Sham*) anodal stimulation.

2.3. Procedure

Familiarization with the task and device

In the first session, the participants familiarized themselves with the task and device. They were seated on a chair with their forearms resting on a table in front of them, on either side of a laptop computer placed at 50 cm in front of their head. The index, middle, ring and little fingers of their left hand, respectively laid on presses 4, 3, 2 and 1 of a gaming keypad (Razer Nostromo, USA) connected to the computer (see Figure 2). The index finger of their right hand was placed on the enter key of the computer. We used the E-prime software (Psychology Software Tools, USA) for motor performance recording. As familiarization, participants explicitly encoded a simple eight-items finger tapping sequence in the following order: 1, 2, 3, 4, 4, 3, 2, 1. They saw the sequence on the computer screen as many times as they wished, then should physically perform the same sequence correctly on the gaming keypad, three times consecutively. Once memorized, the participants repeated it as fast and accurately as possible for three blocks of 12s interspaced by 8s of rest, first physically, then mentally. During the mental blocks, they should perform first-person MI, by rehearsing both the visual and kinesthetic information from their fingers' movements; they were also requested to keep their fingers in a resting position, without any movements. To check for task-specific MI ability, they were then asked to report MI vividness, using the same scale as that of the Kinesthetic and Visual Imagery Questionnaire (KVIQ; Malouin et al., 2007; see the motor imagery ability section for details). They should press the enter key of the computer with their right finger after each completed sequence – either physical or mental – before starting the next one.

If they made an error, they should also press the enter key and restart a new sequence. After each block, a sound indicated the rest period, during which a black cross appeared in the middle of the screen, to be continuously fixed par the participants. When the rest period ended, a message displayed information asking participants to press the enter key to launch the next block when ready. Each keypad and space bar press were recorded with E-PRIME software (Psychology Software Tools, USA). Figure 2 summarizes the experimental setup.

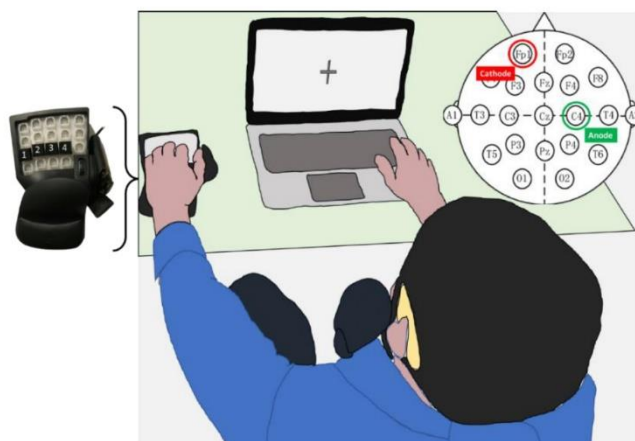


FIGURE 2. Experimental setup. The left hand was on the keypad with little, ring, middle and index fingers, respectively placed on keys 1, 2, 3 and 4. The right index finger stayed on the ‘ENTER’ key. The anode stimulated the right M1 (C4) while the cathode was over the left supraorbital region (Fp1).

Encoding of the complex sequence

After familiarization, participants explicitly encoded the complex eight-items finger-tapping sequence (1, 3, 4, 2, 1, 4, 2, 3) on which they would work during all training days. As during familiarization, the display made the sequence available and participants could look at it as many times as needed until being able to repeat it three consecutive times without any error.

Pre-tests

In the first session, participants started the pre-test as soon as they encoded the sequence. In the second and third sessions, they directly started the pre-test. With the same instruction as during familiarization, the pre-test included a physical and a mental part. In each of them, participants repeated the sequence as fast and accurately as possible, for 8 blocks of 12s interspaced by 8s of rest. As during familiarization, they should press the enter key with their right finger after each completed sequence or error.

Motor imagery training

During the three MIt sessions, participants mentally repeated the sequence as fast and accurately as possible for 15 blocks of 30s interspaced by 20s of rest. As for the familiarization and pre-test, they should press the enter key after each completed sequence or error. During the whole MIt, the *Stim* group received a real a-tDCS whereas this was a sham stimulation in the *Sham* group (see *Transcranial direct current stimulation* section for details).

Post-tests

During the three training sessions, participants performed a physical and a mental post-test just after MIIt, with the same instructions as in pre-tests. Performance was assessed in the same manner as for the physical pre-test.

Retention test

The retention test was performed one week after the last training session (fourth session). Participants were required to physically repeat the complex sequence, and then mentally, with the same instructions as during the pre- and post-tests. Performance was assessed in the same manner as for the physical pre- and post-tests.

Transcranial direct current stimulation

The real or sham a-tDCS was administered immediately after the pre-tests, during MIIt. The experimenter checked that participants tolerated the stimulation before starting MIIt. They self-evaluated their pain level with an analogic scale ranging from 0 (no pain at all) to 10 (worse pain never felt). If the rating was above 5, the experimenter had to immediately stop the stimulation, but none of the participants reported a pain level above 1. The Starstim 7 device (Neuroelectronics, Barcelona, Spain) delivered stimulation. It is a wireless medical dispositive (class IIa according to the classification of the directive 93/42 of the CEE). It was connected to the computer through Bluetooth and controlled by a software interface (*Neuroelectronics Instrument Controller, NIC v 2.0*). The stimulation was delivered through two sponges' electrodes soaked in NaCl solution (0,9%) and hold in place on the scalp using a neoprene cap. The active anode electrode (25cm²) was positioned over the right M1 (C4 of the 10-20 system) while the cathode (35cm²) was positioned contralaterally over the left supraorbital region (Fp1, see Figure 2). As in Métais et al. (2022), participants of the *Stim* group received a 1.5mA stimulation (current density 0.06 mA/cm²) for 13 min, the current progressively ramped up from 0 to 1.5 mA for 30 s, remained constant for 13 min, and progressively ramped-down to 0 for 30 s. Participants of the *Sham* group wore the same equipment during MIIt. They received a *Sham* stimulation where the current ramped up from 0 to 1.5 mA for the first 30 s, then ramped-down to 0 for the next 30 s and remained null for 13 min. This active sham procedure provides the same feelings on the scalp as the real tDCS (Muthalib et al., 2018). This is a reliable way for blinding of the stimulation (Gandiga et al., 2006; Nitsche & Paulus, 2011).

Blinding

The software used for stimulation has a double-blind mode and neither the experimenter nor the participants knew whether the active or sham stimulation was applied. The type of stimulation was randomly determined. Participants were warned they could receive a real or a sham stimulation and that in both case they could feel similar sensations. At the end of the experiment (day 10), participants were asked to determine whether they had received an active stimulation by answering 'Yes', 'No' or 'I don't know'.

Motor imagery ability

We tested general MI ability of participants during the first day, with the short version of the Kinesthetic and Visual Imagery Questionnaire (KVIQ-10; Malouin et al., 2007, see table 1 for results).

TABLE 1. Characteristics of the participants in each group. Except for Gender, data are means (SD).

	<i>Stim</i> group	<i>Sham</i> group
Age (years)	22,0 (\pm 2,1)	21,8 (\pm 1,8)
Gender (female/male)	8/8	8/8
Handedness score	0,9 (\pm 0,1)	0,9 (\pm 0,2)
KVIQ-10 Score		
<i>Visual score</i>	3,7 (\pm 0,7)	3,6 (\pm 0,8)
<i>Kinesthetic score</i>	3,1 (\pm 0,9)	3,4 (\pm 0,7)
<i>Total score</i>	3,4 (\pm 0,7)	3,5 (\pm 0,7)
Visuospatial span	6,8 (\pm 0,8)	6,4 (\pm 1,0)

Groups: *Stim*, performed MI combined with a-tDCS; *Sham*, performed MI combined with sham stimulation. KVIQ-10 were from the short version of the KVIQ. Handedness scores were from the Edinburgh Handedness Inventory. Visuospatial spans were assessed with a computerized version of the Corsi Block Test. Student t-tests and Chi² test (for Gender) showed no significant differences between groups.

We tested task-specific MI ability of participants during the three MI sessions and the fourth session. Participants self-reported their MI vividness after each mental test (at pre-test, post-test, and retention test), using the same visual and kinesthetic scales as those of the KVIQ-10. The temporal accuracy of MI was also assessed (see *Dependent variables and data processing* section for details).

Complementary measures

At the beginning and end of each session, participants assessed their levels of sleepiness using the Stanford Sleepiness Scale (Maclean et al., 1992). At the beginning of each session, sleep quality was assessed through a 5-level-scale, from (1: really bad) to 5 (really good) while the self-estimated hours of sleep were taken as sleep duration.

3.4. Data processing and statistical analysis

We used Rstudio (R version 3.6.1, RStudio, Inc., USA) for statistical analyses, which were parametric tests as Shapiro-Wilks tests and boxplot visual analysis indicated that data were normally distributed.

Blinding

To assess tDCS blinding, we calculated, for each group, the proportion of participants who thought having received a real stimulation, a sham stimulation, and did not know.

Motor imagery ability

We tested general MI ability of participants during the first day, with the short version of the Kinesthetic and Visual Imagery Questionnaire (KVIQ-10; Malouin et al., 2007, see table 1 for results).

TABLE 1. Characteristics of the participants in each group. Except for Gender, data are means (SD).

	<i>Stim</i> group	<i>Sham</i> group
Age (years)	22,0 (\pm 2,1)	21,8 (\pm 1,8)
Gender (female/male)	8/8	8/8
Handedness score	0,9 (\pm 0,1)	0,9 (\pm 0,2)
KVIQ-10 Score		
<i>Visual score</i>	3,7 (\pm 0,7)	3,6 (\pm 0,8)
<i>Kinesthetic score</i>	3,1 (\pm 0,9)	3,4 (\pm 0,7)
<i>Total score</i>	3,4 (\pm 0,7)	3,5 (\pm 0,7)
Visuospatial span	6,8 (\pm 0,8)	6,4 (\pm 1,0)

Groups: *Stim*, performed MI combined with a-tDCS; *Sham*, performed MI combined with sham stimulation. KVIQ-10 were from the short version of the KVIQ. Handedness scores were from the Edinburgh Handedness Inventory. Visuospatial spans were assessed with a computerized version of the Corsi Block Test. Student t-tests and Chi² test (for Gender) showed no significant differences between groups.

We tested task-specific MI ability of participants during the three MI sessions and the fourth session. Participants self-reported their MI vividness after each mental test (at pre-test, post-test, and retention test), using the same visual and kinesthetic scales as those of the KVIQ-10. The temporal accuracy of MI was also assessed (see *Dependent variables and data processing* section for details).

Complementary measures

At the beginning and end of each session, participants assessed their levels of sleepiness using the Stanford Sleepiness Scale (Maclean et al., 1992). At the beginning of each session, sleep quality was assessed through a 5-level-scale, from (1: really bad) to 5 (really good) while the self-estimated hours of sleep were taken as sleep duration.

3.4. Data processing and statistical analysis

We used Rstudio (R version 3.6.1, RStudio, Inc., USA) for statistical analyses, which were parametric tests as Shapiro-Wilks tests and boxplot visual analysis indicated that data were normally distributed.

Blinding

To assess tDCS blinding, we calculated, for each group, the proportion of participants who thought having received a real stimulation, a sham stimulation, and did not know.

Performance during the physical tests

To evaluate the performance during the physical tests, we first extracted the mean number of correct presses for the eight blocks of a test, for each participant and test (pre-tests, post-tests and retention). We applied a linear mixed model on it, with GROUP (*Stim, Sham*) and TEST (*pre-test 1, post-test 1, pre-test 2, post-test 2, pre-test 3, post-test 3, retention test*) as fixed main effects, and interaction between TEST and GROUP, with subjects as a random effect. In case of significant results, post-hoc tests with Bonferroni correction were used. Secondly, to compare how performance evolved during the training session (online gains), we calculated, for each participant and training session (1, 2 and 3), the rate of increase in the mean number of correct presses between the physical pre-test and post-test, with the following formula: $(\text{post-test} - \text{pre-test} / \text{pre-test}) * 100$. We then entered SESSION (*S1, S2, S3*) and GROUP (*Stim or Sham*) as fixed effects on the rates of improvement, and tested the SESSION by GROUP interaction, with subjects as a random effect.

Motor imagery during training

To assess MI during training, we estimated, for each participant and training session (sessions 1, 2 and 3), the number of imagined presses for each of the 15 blocks of training, by multiplying the number of imagined sequences in a given block by 8 (i.e. the number of presses during an entire sequence), as proposed by Freitas et al. (2020) with an 8-item sequential footstep task. We analyzed it with a linear mixed model including BLOCK (from 1 to 15), SESSION (*S1, S2, S3*) and GROUP (*Stim or Sham*) as fixed main effects, and the interaction between BLOCK, SESSION and GROUP, with subjects as a random effect.

Task-specific MI ability

To assess task-specific MI vividness during the mental tests, we calculated, for each participant and test (pre-tests, post-tests and retention test) the mean self-reported vividness score, by averaging the visual and kinesthetic sub-scores. To assess task-specific temporal accuracy of MI during the tests, we first estimated, for each participant and test, the mean number of imaged presses for the eight blocks of a test, in the same way as described above for MI during training. We then calculated an isochrony index by dividing the number of imagined presses (mental test) to the number of executed presses (physical test). The closer the index to 1, the better the temporal accuracy of MI. We analysed these variables with linear mixed models including TEST (*pre-test 1, post-test 1, pre-test 2, post-test 2, pre-test 3, post-test 3, retention test*) and GROUP (*Stim, Sham*) as fixed main effects, and their interaction, with subjects as a random effect. For each group, we also compared the isochrony indexes with the reference value 1 (perfect isochrony), by using one-sample t-tests.

Complementary measures

We analyzed the self-reported levels of sleepiness, sleep quality and sleep durations with linear mixed models including SESSION (*S1, S2, S3*) and GROUP (*Stim or Sham*) as fixed main effects, and their interaction, with subjects as a random effect.

3. RESULTS

Blinding

The Chi² test showed that the proportions of participants who thought they “received”, “not received” or “don’t know if they received” a real stimulation, tended to be different ($p= 0.08$) between the *Stim* and *Sham* groups. The participants’ opinion about the kind of stimulation they received is summarized in table 2.

TABLE 2. Blinding of the groups

Group	Yes	No	Don’t know
<i>Stim</i>	0.750	0.125	0.125
<i>Sham</i>	0.375	0.438	0.188

Proportions of participants who thought they received a-tDCS (Yes), sham-tDCS (No) or don’t know what kind of stimulation they received (Don’t know) in each group.

Performance during the physical tests

The analysis of the mean numbers of correct presses revealed a significant TEST effect ($\chi^2(6) = 671.31$, $p<0.001$, $\eta^2 = 0.79$) but did not show any significant GROUP effect ($\chi^2(1) = 0.28$, $p=0.59$) or GROUP*TEST interaction ($\chi^2(6) = 3.21$, $p=0.78$). The physical performance improved between pre-test 1 and post-test 1 (from 22.1 ± 6.2 to 30.8 ± 9.3 , $p <.001$) and between pre-test 2 and post-test 2 (from 33.4 ± 9.5 to 38.9 ± 10.3 , $p<.001$). However, no difference emerged between pre-test 3 and post-test 3 (40.8 ± 10.5 and 43.9 ± 11.3 , $p=0.10$). There were also no differences between post-test 1 and pre-test 2 ($p=0.28$) and post-test 2 and pre-test 3 ($p=1.00$). Finally, there was no difference between post-test 3 and the retention test ($p = 1.00$). Figure 3 summarizes the performance during the seven physical tests of the four sessions, in the two groups.

Analysing the rates of improvement showed a significant SESSION effect ($\chi^2(2) = 72.02$, $p<0.001$, $\eta^2 = 0.55$) but no significant GROUP effect ($\chi^2(2) = 0.03$, $p=0.85$) and GROUP*SESSION interaction ($\chi^2(2) = 3.02$, $p=0.22$). The rate of improvement was higher during session 1 than session 2 (39.8 ± 22.5 and 17.3 ± 16.1 , respectively, $p<0.001$) and tended to be higher during session 2 compared to session 3 (17.3 ± 16.1 and 8.2 ± 12.9 , respectively, $p=0.07$).

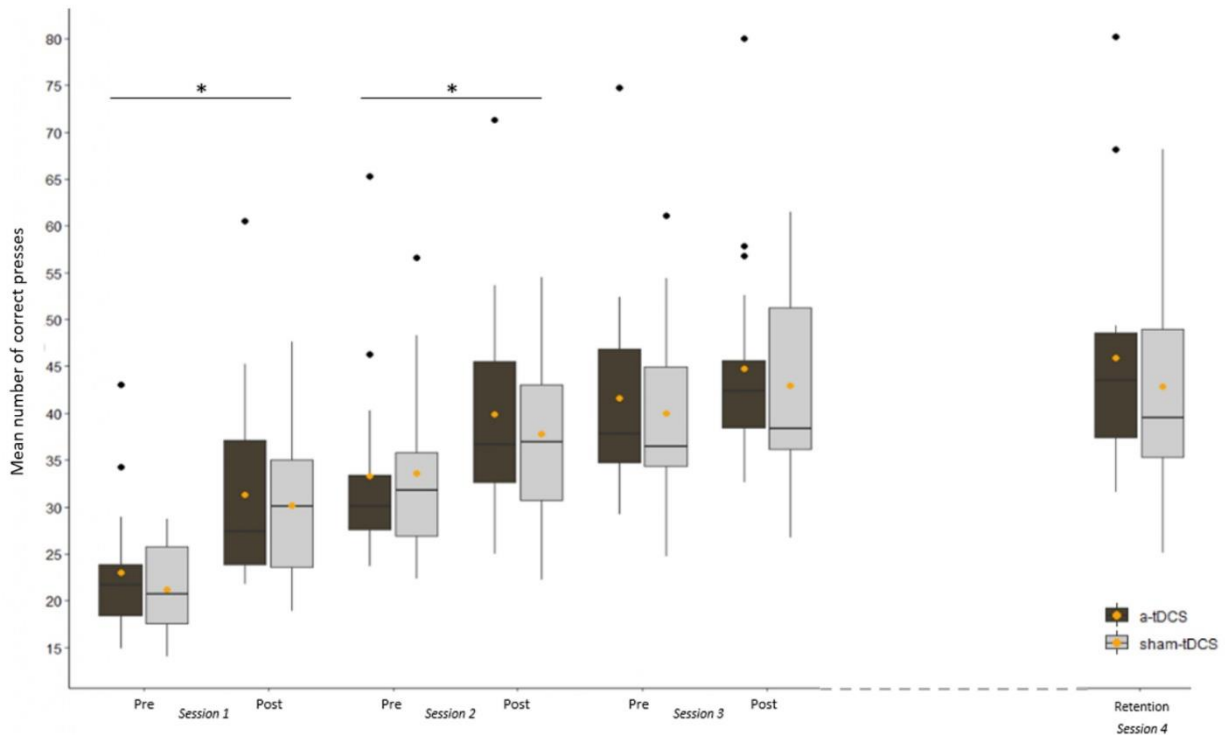


FIGURE 3. Mean numbers of correct presses in the seven physical tests of the four sessions, in the *Stim* and *Sham* groups. The orange points represent the means, the horizontal black bars the median, the lower and upper sides of the box the lower and upper quartiles, the length of the whiskers one and a half times the interquartile range, and the black points the outliers. The physical performance significantly improved between pre-test and post-test in sessions 1 and 2.

Motor imagery during training The analysis of the numbers of imagined presses during MIt showed a significant BLOCK effect ($\chi^2(14) = 41.36, p < 0.001, \eta^2 = 0.03$) and SESSION effect ($\chi^2(2) = 481.23, p < 0.001, \eta^2 = 0.27$), but did not show any GROUP effect ($\chi^2(2) = 0.20, p = 0.65$) nor any interaction. The number of imagined presses was higher during blocks 10 (61.8 ± 21.6), 12 (61.8 ± 22.7), 14 (63.1 ± 22.8) and 15 (63.4 ± 23.0) than during block 1 (56.2 ± 21.5). Also, it was higher during session 1 than session 2 (from 53.0 ± 19.3 to $59.7 \pm 21.7, p < 0.001$), session 1 than session 3 (from 53.0 ± 19.3 to $68.5 \pm 23.2, p < 0.001$), and session 2 than session 3 (from 59.7 ± 21.7 to $68.5 \pm 23.2, p < 0.001$).

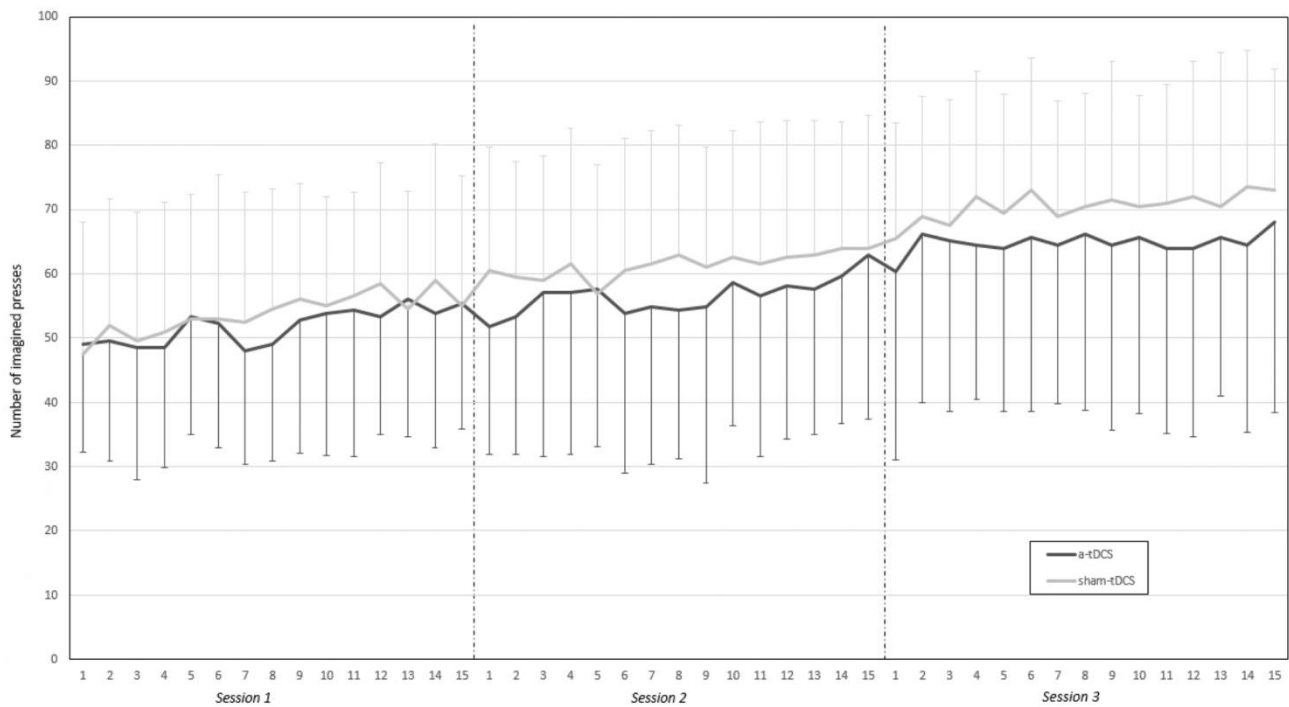


FIGURE 4. Mean (\pm SD) numbers of imagined presses during each block of MI in the three training sessions, in the *Sham* (light grey curve) and *Stim* (dark grey curve) groups. This number significantly increased between each session.

Task-specific MI ability

The analysis of the task-specific MI vividness showed a significant TEST effect ($\chi^2(6) = 18.82, p < 0.01, \eta^2 = 0.09$), but neither significant GROUP effect (GROUP $\chi^2(1) = 0.02, p = 0.87$) nor GROUP by TEST interaction ($\chi^2(6) = 4.91, p = 0.55$). For both groups, the vividness was better during post-test 1 and post-test 3 than during pre-test 1. Detailed data are presented in Table 3.

TABLE 3. Motor imagery vividness

Group	<i>Stim</i> group	<i>Sham</i> group
Pre-test 1	3.3 \pm 0.5	3.5 \pm 0.6
Post-test 1	3.8 \pm 0.7	3.9 \pm 0.6
Pre-test 2	3.6 \pm 1.0	3.4 \pm 0.7
Post-test 2	3.7 \pm 0.8	3.6 \pm 0.8
Pre-test 3	3.7 \pm 1.1	3.6 \pm 0.9
Post-test 3	3.9 \pm 0.9	3.8 \pm 0.8
Ret-test	3.4 \pm 0.8	3.7 \pm 0.9

Mean (\pm SD) self-reported MI vividness scores during all mental tests in the *Stim* and *Sham* groups. The scores could range from 1 (no perception of movement) to 5 (perception as clear/intense as during actual movement) and were calculated by averaging the visual and kinesthetic sub-scores.

The analysis of the isochrony indexes showed a significant TEST effect ($\chi^2(6) = 60.23, p < 0.001, \eta^2 = 0.02$), but no significant GROUP effect ($\chi^2(2) = 0.61, p = 0.43$) or GROUP by TEST interaction ($\chi^2(6) = 11.68, p = 0.07$). The temporal accuracy of MI was better in pre-test 1 (0.85 ± 0.19) and post-test 1 (0.80 ± 0.17) than in all other tests (mean = $0.69 \pm 0.20, p < 0.001$). Detailed isochrony indexes for both groups are reported in Table 4. The comparisons of these indexes with the reference value 1 showed that all were significantly lower than 1 ($p < 0.001$) except at pre-test 1 in the Sham group ($p = 0.11$), indicating that participants performed less presses mentally than physically.

TABLE 4. Temporal accuracy of MI

Group	<i>Stim</i> group	<i>Sham</i> group
Pre-test 1	0.77 ± 0.20	0.93 ± 0.16
Post-test 1	0.81 ± 0.19	0.80 ± 0.15
Pre-test 2	0.70 ± 0.18	0.73 ± 0.19
Post-test 2	0.69 ± 0.23	0.72 ± 0.17
Pre-test 3	0.66 ± 0.22	0.69 ± 0.20
Post-test 3	0.66 ± 0.20	0.74 ± 0.20
Ret-test	0.68 ± 0.21	0.66 ± 0.20

Mean (\pm SD) isochrony indexes during all mental tests in the *Stim* and *Sham* groups. The indexes were calculated by dividing the number of imagined presses to the number of executed presses. The closer the index to 1 the better the temporal accuracy of MI.

Complementary measures

The analysis of the self-reported levels of sleepiness did not reveal any significant GROUP effect ($\chi^2(1) = 0.76, p = 0.38$), SESSION ($\chi^2(2) = 5.20, p = 0.07$), or GROUP by SESSION interaction ($\chi^2(2) = 0.43, p = 0.80$). The analysis of sleep quality before each session did not show any significant GROUP effect ($\chi^2(1) = 0.00, p = 0.99$), SESSION ($\chi^2(2) = 1.87, p = 0.39$), or GROUP by SESSION interaction ($\chi^2(2) = 3.52, p = 0.17$). Finally, comparing sleep durations did not show any significant effect of GROUP ($\chi^2(1) = 0.01, p = 0.89$), SESSION ($\chi^2(2) = 1.67, p = 0.43$), or GROUP by SESSION interaction ($\chi^2(2) = 0.66, p = 0.71$).

4. DISCUSSION

This study primarily aimed to investigate the adjunct effects of a-tDCS over M1 on three MI sessions of a SFTT, in healthy young people. Results showed that both the *Stim* and *Sham* groups significantly improved motor performance during the first two training sessions (online gains) and kept performance at the same level between training sessions (offline consolidation), as well as after a 1-week retention phase. However, there was no significant differences in performance evolution between the two groups.

4.1. Effects of MI

Online learning

As expected, we observed significant performance improvement during the acquisition phase (first training session). This is consistent with numerous other studies, which have shown that a single MI session may

improve motor skills, either in sport and rehabilitation domains or with more fundamental protocols (see, for example, Driskell et al., 1994; Malouin & Richards, 2010; Schuster et al., 2011; Di Rienzo et al., 2016). Specifically, regarding explicit MSL of sequential finger tapping or opposition tasks with MI, our results fit well with a series of publications over the last 15 years (e.g., Avanzino et al., 2009; Debarnot et al., 2009; Saimpont et al., 2016; Bonassi et al., 2017, 2020). More innovative, we further showed that performance improvement was higher during the first day of training than the second, while it did not change during the third. Debarnot et al. (2019) had reported that three consecutive days of MI of a serial reaction time task improved performance each day, however, with no comparison of the magnitude of improvement. Bonassi et al. (2020) investigated motor changes during four sessions of MI of a sequential finger-opposition task over five consecutive days. They found significant performance improvement during the first learning stage (sessions 1 and 2 of training taken together) but not during the second (sessions 3 and 4 taken together). Our results thus corroborate previous results and extend their conclusion by providing detailed time course of performance changes within training sessions. Together, these data suggest that two or three consecutive training sessions are sufficient to reach a performance plateau, at least for sequential finger tasks. This fits well with Doyon's model of MSL showing that the greatest gains are observed during the first training session (Doyon & Benali, 2005; Doyon et al., 2018) and support the concept of functional equivalence between MIP and physical training (Holmes & Collins, 2001).

Offline learning

Another interesting finding is performance stabilisation between training sessions (each separated by 24h). This was rather unexpected. Indeed, most studies had previously shown that a 24h period without training including a night a sleep (as in this study) after a single MI session induced delayed performance gains, in SFTT (Debarnot et al., 2009, 2010, 2012), but also in arm-pointing (Debarnot et al., 2009), or sequential footstep task involving whole body movements (Freitas et al., 2020; Debarnot et al., 2022). It was argued that gains could be sleep-driven during the consolidation process since comparable intervals of time without sleep only led to performance stabilisation (Debarnot et al., 2009, 2020; Freitas et al., 2020). Conversely, other studies did not report offline gains after sleep, in a visuomotor sequential task (Debarnot et al., 2015), a serial reaction time task (Debarnot et al., 2019), and an arm pointing task (Ruffino et al., 2021). Further, in the study by Debarnot et al. (2019), performance stabilization occurred during the two consolidation periods they planned in their design (between day 1 and 2, then between day 2 and 3), as in the present study.

Several potential explanations may account for the lack of offline gains in our experiment. First, when participants' attention is mainly directed on task goal, offline gains could be observed after sleep, whereas it would not when it is focused on movement execution itself (Ruffino et al., 2021). Here, participants should perform first-person MI, by focusing on both kinesthetic and visual information related to actual movements. Their attention was thus driven to finger movements (movement-based component of the SFFT) rather than on the movement goal-based component. Second, the number of imagined presses during MI (dependent variable)

showed an asymptote around the 10th block (out of 15) of training. There was thus a potential ceiling effect/saturation during each training session, meaning that the benefits of consolidation could have already been achieved after MIIt /post-tests, preventing from further offline performance improvement (Ruffino et al., 2021). Finally, the effect of sleep on MSL through physical training could be smaller than generally accepted or even null (see Schmid et al., 2020; Pan & Rickard, 2015). It thus remains to further investigate the specific impact of sleep to better understand how offline gains may occur after MIIt.

One-week retention

Performance remained stable after one-week without additional training. To our knowledge, only one study had specifically assessed several days of retention after MIIt of a sequential finger task. Bonassi et al. (2020) found that performance remained stable between 3 and 10 days after four sessions of mental training. Thus, our results confirm the – relatively – long-term benefits of extensive MIIt when learning a new sequential task (Doyon & Benali, 2005; Doyon et al., 2018).

4.2. Absence of a-tDCS effects

We did not show any advantage of a-tDCS over M1 during MIIt, either for online or offline learning. This contrasts with previous studies showing learning benefits when MIIt is combined with a-tDCS over M1, compared to sham-tDCS, in the acquisition of a writing task (Foerster et al., 2013), a SFTT (Saimpont et al., 2016) or a postural task (Saruco et al., 2017, 2018). Using an implicit serial reaction time task, Debarnot et al. (2019) further reported that combining a-tDCS over M1 during MIIt over three training sessions to increased online performance gains in the first session and offline gains between the two others. However, Sobierajewicz et al. (2019) concluded that a-tDCS did not boost MIIt of a discrete Go/NoGo task. Also, in a design similar to ours, learning by observation keypresses sequences across four consecutive days while receiving a-tDCS over M1, did not facilitate MSL, compared to sham stimulation (Apšvalka et al., 2018). So, why did a-tDCS not increase the gains of MIIt in the present study?

Stimulation density

It may be supposed that the lack of tDCS effect might be due to weak stimulation intensity (current density = 0.06 mA/cm² for an anode size of 25 cm²). Nevertheless, we used one of the most frequent tDCS design in studying motor learning by physical training (Patel et al., 2019). We applied anode over M1 and cathode over the supraorbital region for a stimulation duration between 13 and 15 min (Debarnot et al., 2019; Foerster et al., 2013; Saimpont et al., 2016; Sobierajewicz et al., 2019). However, we decreased stimulation intensity to 1.5 mA (instead of 2 mA), to limit potential discomfort. In their meta-analysis on MSL and a-tDCS over M1, Hashemirad et al. (2016) reported that the highest effect size was found by Kantak et al. (2012), who selected a smaller electrode (8 cm²) thus resulting in a 0.125 mA/cm² current density. Follow-up work on MIIt and a-tDCS should investigate the use of smaller electrodes/higher current intensities to concentrate the current on the targeted brain region.

Targeted brain region

The lack of tDCS effects is not likely due to difficulties in imagining finger movements since our participants self-reported, on average, moderately to clear/intense perception of movements during MI, and none of them rated under 2/5 on the MI vividness scale. It is however possible that they did not recruit M1 during MI, as its involvement appears not systematic during MI (see Héту et al., 2013) and was not controlled here. Even with physical training, the role of M1 during MSL is not fully understood, some studies having reported either no change or a decrease in M1 activity during the acquisition phase (Floyer-Lea & Matthews, 2005; Toni et al., 1998). Hence, it might be too schematic to expect that enhancing M1 excitability alone will improve MSL. In line, the review by di Rienzo et al. (2016) showed that, beyond M1, MI increased activation in cortical areas larger than M1 (premotor cortex, middle temporal gyrus, occipital cortex, cerebellum and fusiform gyrus, event in subcortical structures, e.g. thalamus and basal ganglia). The roles of the premotor cortex and supplementary motor area in motor learning, and their connections with M1, is well-documented (e.g. Grafton et al., 1994; Ungerleider et al., 2002; Floyer-Lea & Matthews, 2005; Hardwick et al., 2013). It would thus be interesting to test the effects of stimulating these areas, alone or simultaneously with M1. We may hypothesize that it could boost MI effect, as showed for physical and observational training (Hupfeld et al., 2017; Wade & Hammond, 2015).

Probing tDCS effects

Finally, showing no a-tDCS effects bring additional information to a set of results with misidentified impact of tDCS in MSL (e.g. Kang & Paik, 2011; Bortoletto et al., 2015; Vancleef et al., 2016; Hashemirad et al., 2016), as well as in other tasks, e.g. working memory or language (see Apšvalka et al., 2018). These conflicting results, even in paradigms where effects had previously been shown, add to the growing scepticism regarding the causal role of tDCS in enhancing performance. Given likely publication bias and poor reproducibility in electrical stimulation studies (Héroux et al., 2017), reporting an absence of results, thus provides a less biased estimate of the potential effects that tDCS may have on behaviour, on the one hand, and on motor performance, on the other.

4.3. Task specific MI ability

A secondary objective of this study was to investigate task-specific MI ability and its evolution through MI. First, the self-reported vividness scores improved during the first training session and remained better at the end of training (pre-test 3) than at the beginning (pre-test 1). This result corroborates those of previous studies showing improved vividness through MI (e.g. Rodgers et al., 1991; Ruffino et al., 2017). Conversely, Saimpont et al. (2013) did not show any significant changes in the KVIQ scores after extensive MI over several weeks. However, the KVIQ measures general MI vividness, with uncontextualized movements. In the present study, task-specific MI vividness was improved by repeating more specific movements (mental, but also physical, during the tests). Second, the temporal accuracy of MI was better during the first training session – with the isochrony index close to 1 – than during the other training and retention sessions. More precisely, participants mentally performed less key-presses than physically except during the first pre-test in the sham group. We had

Targeted brain region

The lack of tDCS effects is not likely due to difficulties in imagining finger movements since our participants self-reported, on average, moderately to clear/intense perception of movements during MI, and none of them rated under 2/5 on the MI vividness scale. It is however possible that they did not recruit M1 during MI, as its involvement appears not systematic during MI (see Héту et al., 2013) and was not controlled here. Even with physical training, the role of M1 during MSL is not fully understood, some studies having reported either no change or a decrease in M1 activity during the acquisition phase (Floyer-Lea & Matthews, 2005; Toni et al., 1998). Hence, it might be too schematic to expect that enhancing M1 excitability alone will improve MSL. In line, the review by di Rienzo et al. (2016) showed that, beyond M1, MI increased activation in cortical areas larger than M1 (premotor cortex, middle temporal gyrus, occipital cortex, cerebellum and fusiform gyrus, event in subcortical structures, e.g. thalamus and basal ganglia). The roles of the premotor cortex and supplementary motor area in motor learning, and their connections with M1, is well-documented (e.g. Grafton et al., 1994; Ungerleider et al., 2002; Floyer-Lea & Matthews, 2005; Hardwick et al., 2013). It would thus be interesting to test the effects of stimulating these areas, alone or simultaneously with M1. We may hypothesize that it could boost MI effect, as showed for physical and observational training (Hupfeld et al., 2017; Wade & Hammond, 2015).

Probing tDCS effects

Finally, showing no a-tDCS effects bring additional information to a set of results with misidentified impact of tDCS in MSL (e.g. Kang & Paik, 2011; Bortoletto et al., 2015; Vancleef et al., 2016; Hashemirad et al., 2016), as well as in other tasks, e.g. working memory or language (see Apšvalka et al., 2018). These conflicting results, even in paradigms where effects had previously been shown, add to the growing scepticism regarding the causal role of tDCS in enhancing performance. Given likely publication bias and poor reproducibility in electrical stimulation studies (Héroux et al., 2017), reporting an absence of results, thus provides a less biased estimate of the potential effects that tDCS may have on behaviour, on the one hand, and on motor performance, on the other.

4.3. Task specific MI ability

A secondary objective of this study was to investigate task-specific MI ability and its evolution through MI. First, the self-reported vividness scores improved during the first training session and remained better at the end of training (pre-test 3) than at the beginning (pre-test 1). This result corroborates those of previous studies showing improved vividness through MI (e.g. Rodgers et al., 1991; Ruffino et al., 2017). Conversely, Saimpont et al. (2013) did not show any significant changes in the KVIQ scores after extensive MI over several weeks. However, the KVIQ measures general MI vividness, with uncontextualized movements. In the present study, task-specific MI vividness was improved by repeating more specific movements (mental, but also physical, during the tests). Second, the temporal accuracy of MI was better during the first training session – with the isochrony index close to 1 – than during the other training and retention sessions. More precisely, participants mentally performed less key-presses than physically except during the first pre-test in the sham group. We had

anticipated an opposite pattern of results since physical training during pre- and post-tests was supposed to refine motor predictions by updating the sensory feedback of movements, and thus lead to better temporal similarity between actual execution and MI after training (Saimpont et al., 2021). Actual times underestimation during MI could arise from task complexity (Guillot & Collet, 2005).

4.4. Limits

We did not include a control group with no MI. Thus, performance gains during training sessions could result from physical practice alone during the pre- and post-tests. This is however unlikely as we had a high percentage (89%) of mental practice (both during MI and the mental tests) compared to physical practice. It would nevertheless be interesting to test different ratios of MI and physical training (see Schuster et al., 2011, for a review). This would contribute determining those which would lead to the highest gains. Second, while self-reported qualities and quantities of sleep were within normal ranges, we did not assess sleep characteristics with objective measures. Given the potential role of sleep on motor consolidation after MI, it should be more objectively assessed in future protocols.

4.5. Conclusion

To sum up, three consecutive daily sessions of a-tDCS over M1 during MI did not facilitate motor learning of sequential finger movements. Future studies should better investigate the optimal conditions for combining a-tDCS to MI, notably by better focusing the current and targeting other brain regions of the motor network involved in MSL. Our results, however, underlined the need of performing several sessions of MI to better improve motor performance. This should be kept in mind when proposing MI-based training in applied contexts (e.g. clinical, sports or educational contexts).

REFERENCES

- Apšvalka, D., Ramsey, R., & Cross, E. S. (2018). Anodal tDCS over Primary Motor Cortex Provides No Advantage to Learning Motor Sequences via Observation. *Neural Plasticity*, 2018, e1237962. <https://doi.org/10.1155/2018/1237962>
- 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>
- Bakker, M., Verstappen, C. C. P., Bloem, B. R., & Toni, I. (2007). Recent advances in functional neuroimaging of gait. *Journal of Neural Transmission*, 114(10), 1323–1331. <https://doi.org/10.1007/s00702-007-0783-8>
- 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>
- Bonassi, G., Lagravinese, G., Bisio, A., Ruggeri, P., Pelosin, E., Bove, M., & Avanzino, L. (2020). Consolidation and retention of motor skill after motor imagery training. *Neuropsychologia*, 143, 107472. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2020.107472>
- Bortoletto, M., Pellicciari, M. C., Rodella, C., & Miniussi, C. (2015). The Interaction With Task-induced Activity is More Important Than Polarization: A tDCS Study. *Brain Stimulation*, 8(2), 269–276. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2014.11.006>
- 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>
- Corsi, P. M. (1973). *Human memory and the medial temporal region of the brain* (Vol. 34, p. 891). ProQuest Information & Learning.

- Debarnot, U., Abichou, K., Kalenzaga, S., Sperduti, M., & Piolino, P. (2015). Variable motor imagery training induces sleep memory consolidation and transfer improvements. *Neurobiology of Learning and Memory*, *119*, 85–92. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2014.12.010>
- Debarnot, U., Castellani, E., Guillot, A., Giannotti, V., Dimarco, M., & Sebastiani, L. (2012). Declarative interference affects off-line processing of motor imagery learning during both sleep and wakefulness. *Neurobiology of Learning and Memory*, *98*(4), 361–367. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2012.10.009>
- 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. <https://doi.org/10.1093/sleep/32.12.1559>
- Debarnot, U., Di Rienzo, F., Daligault, S., & Schwartz, S. (2020). Motor Imagery Training During Arm Immobilization Prevents Corticomotor Idling: An EEG Resting-State Analysis. *Brain Topography*, *33*(3), 327–335. <https://doi.org/10.1007/s10548-020-00763-8>
- Debarnot, U., Maley, L., Rossi, D. D., & Guillot, A. (2010). Motor interference does not impair the memory consolidation of imagined movements. *Brain and Cognition*, *74*(1), 52–57. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2010.06.004>
- Debarnot, U., Metais, A., Digonet, G., Freitas, E., Blache, Y., & Saimpont, A. (2022). Sleep dependent consolidation of gross motor sequence learning with motor imagery. *Psychology of Sport and Exercise*, *61*, 102216. <https://doi.org/10.1016/j.psychsport.2022.102216>
- Debarnot, U., Neveu, R., Samaha, Y., Saruco, E., Macintyre, T., & Guillot, A. (2019). Acquisition and consolidation of implicit motor learning with physical and mental practice across multiple days of anodal tDCS. *Neurobiology of Learning and Memory*, *164*, 107062. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2019.107062>
- 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://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnhum.2016.00315>
- 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>
- 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>
- Floyer-Lea, A., & Matthews, P. M. (2005). Distinguishable Brain Activation Networks for Short- and Long-Term Motor Skill Learning. *Journal of Neurophysiology*, *94*(1), 512–518. <https://doi.org/10.1152/jn.00717.2004>
- Foerster, Á., Rocha, S., Wiesiolek, C., Chagas, A. P., Machado, G., Silva, E., Fregni, F., & Monte-Silva, K. (2013). Site-specific effects of mental practice combined with transcranial direct current stimulation on motor learning. *European Journal of Neuroscience*, *37*(5), 786–794. <https://doi.org/10.1111/ejn.12079>
- Freitas, E., Saimpont, A., Blache, Y., & Debarnot, U. (2020). Acquisition and consolidation of sequential footstep movements with physical and motor imagery practice. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, *30*(12), 2477–2484. <https://doi.org/10.1111/sms.13799>
- Gandiga, P. C., Hummel, F. C., & Cohen, L. G. (2006). Transcranial DC stimulation (tDCS): A tool for double-blind sham-controlled clinical studies in brain stimulation. *Clinical Neurophysiology: Official Journal of the International Federation of Clinical Neurophysiology*, *117*(4), 845–850. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2005.12.003>
- Gao, Q., Duan, X., & Chen, H. (2011). Evaluation of effective connectivity of motor areas during motor imagery and execution using conditional Granger causality. *NeuroImage*, *54*(2), 1280–1288. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.08.071>
- Goodwill, A., Reynolds, J., Daly, R., & Kidgell, D. (2013). Formation of cortical plasticity in older adults following tDCS and motor training. *Frontiers in Aging Neuroscience*, *5*. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnagi.2013.00087>
- Grafton, Scot. T., Woods, R. P., & Tyszka, M. (1994). Functional imaging of procedural motor learning: Relating cerebral blood flow with individual subject performance. *Human Brain Mapping*, *1*(3), 221–234. <https://doi.org/10.1002/hbm.460010307>
- 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>
- Halakoo, S., Ehsani, F., Hosnian, M., Zoghi, M., & Jaberzadeh, S. (2020). The comparative effects of unilateral and bilateral transcranial direct current stimulation on motor learning and motor performance: A systematic review of literature and meta-analysis. *Journal of Clinical Neuroscience*, *72*, 8–14. <https://doi.org/10.1016/j.jocn.2019.12.022>
- Hanakawa, T., Dimyan, M. A., & Hallett, M. (2008). Motor Planning, Imagery, and Execution in the Distributed Motor Network: A Time-Course Study with Functional MRI. *Cerebral Cortex*, *18*(12), 2775–2788. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhn036>
- Hardwick, R. M., Rottschy, C., Miall, R. C., & Eickhoff, S. B. (2013). A quantitative meta-analysis and review of motor learning in the human brain. *NeuroImage*, *67*, 283–297. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.11.020>
- Hashemirad, F., Zoghi, M., Fitzgerald, P. B., & Jaberzadeh, S. (2016). The effect of anodal transcranial direct current stimulation on motor sequence learning in healthy individuals: A systematic review and meta-analysis. *Brain and Cognition*, *102*, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2015.11.005>
- Héroux, M. E., Loo, C. K., Taylor, J. L., & Gandevia, S. C. (2017). Questionable science and reproducibility in electrical brain stimulation research. *PLOS ONE*, *12*(4), e0175635. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175635>

- 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 & Biobehavioral Reviews*, 37(5), 930–949. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2013.03.017>
- 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>
- Hupfeld, K. E., Ketcham, C. J., & Schneider, H. D. (2017). Transcranial direct current stimulation (tDCS) to the supplementary motor area (SMA) influences performance on motor tasks. *Experimental Brain Research*, 235(3), 851–859. <https://doi.org/10.1007/s00221-016-4848-5>
- Jackson, P. L., Lafleur, M. F., Malouin, F., Richards, C., & Doyon, J. (2001). Potential role of mental practice using motor imagery in neurologic rehabilitation. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, 82(8), 1133–1141. <https://doi.org/10.1053/apmr.2001.24286>
- Jackson, P. L., Lafleur, M. F., Malouin, F., Richards, C. L., & Doyon, J. (2003). Functional cerebral reorganization following motor sequence learning through mental practice with motor imagery. *NeuroImage*, 20(2), 1171–1180. [https://doi.org/10.1016/S1053-8119\(03\)00369-0](https://doi.org/10.1016/S1053-8119(03)00369-0)
- Jeannerod, M., & Decety, J. (1995). Mental motor imagery: A window into the representational stages of action. *Current Opinion in Neurobiology*, 5(6), 727–732. [https://doi.org/10.1016/0959-4388\(95\)80099-9](https://doi.org/10.1016/0959-4388(95)80099-9)
- Kang, E. K., & Paik, N.-J. (2011). Effect of a tDCS electrode montage on implicit motor sequence learning in healthy subjects. *Experimental & Translational Stroke Medicine*, 3(1), 4. <https://doi.org/10.1186/2040-7378-3-4>
- Kantak, S. S., Mummidisetty, C. K., & Stinear, J. W. (2012). Primary motor and premotor cortex in implicit sequence learning – evidence for competition between implicit and explicit human motor memory systems. *European Journal of Neuroscience*, 36(5), 2710–2715. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2012.08175.x>
- Lacourse, M. G., Turner, J. A., Randolph-Orr, E., Schandler, S. L., & Cohen, M. J. (2004). Cerebral and cerebellar sensorimotor plasticity following motor imagery-based mental practice of a sequential movement. *Journal of Rehabilitation Research and Development*, 41(4), 505–524. <https://doi.org/10.1682/jrrd.2004.04.0505>
- Lotze, M., Montoya, P., Erb, M., Hülsmann, E., Flor, H., Klose, U., Birbaumer, N., & Grodd, W. (1999). Activation of Cortical and Cerebellar Motor Areas during Executed and Imagined Hand Movements: An fMRI Study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 11(5), 491–501. <https://doi.org/10.1162/089892999563553>
- Maclean, A. W., Fekken, G. C., Saskin, P., & Knowles, J. B. (1992). Psychometric evaluation of the Stanford Sleepiness Scale. *Journal of Sleep Research*, 1(1), 35–39. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2869.1992.tb00006.x>
- Malouin, F., & Richards, C. L. (2010). Mental Practice for Relearning Locomotor Skills. *Physical Therapy*, 90(2), 240–251. <https://doi.org/10.2522/ptj.20090029>
- Malouin, F., Richards, C. L., Jackson, P. L., Lafleur, M. F., Durand, A., & Doyon, J. (2007). The Kinesthetic and Visual Imagery Questionnaire (KVIQ) for Assessing Motor Imagery in Persons with Physical Disabilities: A Reliability and Construct Validity Study. *Journal of Neurologic Physical Therapy*, 31(1), 20–29. <https://doi.org/10.1097/01.NPT.0000260567.24122.64>
- McAvinue, L. P., & Robertson, I. H. (2008). Measuring motor imagery ability: A review. *European Journal of Cognitive Psychology*, 20(2), 232–251. <https://doi.org/10.1080/09541440701394624>
- Munzert, J., & Zentgraf, K. (2009). Motor imagery and its implications for understanding the motor system. In M. Raab, J. G. Johnson, & H. R. Heekeren (Eds.), *Progress in Brain Research* (Vol. 174, pp. 219–229). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(09\)01318-1](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(09)01318-1)
- Muthalib, M., Besson, P., Rothwell, J., & Perrey, S. (2018). Focal Hemodynamic Responses in the Stimulated Hemisphere During High-Definition Transcranial Direct Current Stimulation. *Neuromodulation: Journal of the International Neuromodulation Society*, 21(4), 348–354. <https://doi.org/10.1111/ner.12632>
- Nitsche, M. A., Cohen, L. G., Wassermann, E. M., Priori, A., Lang, N., Antal, A., Paulus, W., Hummel, F., Boggio, P. S., Fregni, F., & Pascual-Leone, A. (2008). Transcranial direct current stimulation: State of the art 2008. *Brain Stimulation*, 1(3), 206–223. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2008.06.004>
- Nitsche, M. A., & Paulus, W. (2011). Transcranial direct current stimulation – update 2011. *Restorative Neurology and Neuroscience*, 29(6), 463–492. <https://doi.org/10.3233/RNN-2011-0618>
- Nyberg, L., Eriksson, J., Larsson, A., & Marklund, P. (2006). Learning by doing versus learning by thinking: An fMRI study of motor and mental training. *Neuropsychologia*, 44(5), 711–717. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2005.08.006>
- 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)
- Olsson, C.-J., Jonsson, B., Larsson, A., & Nyberg, L. (2008). Motor Representations and Practice Affect Brain Systems Underlying Imagery: An fMRI Study of Internal Imagery in Novices and Active High Jumpers. *The Open Neuroimaging Journal*, 2(1). <https://doi.org/10.2174/1874440000802010005>
- 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>
- Patel, R., Ashcroft, J., Patel, A., Ashrafian, H., Woods, A. J., Singh, H., Darzi, A., & Leff, D. R. (2019). The Impact of Transcranial Direct Current Stimulation on Upper-Limb Motor Performance in Healthy Adults: A Systematic Review and Meta-Analysis. *Frontiers in Neuroscience*, 13, 1213. <https://doi.org/10.3389/fnins.2019.01213>
- Reis, J., & Fritsch, B. (2011). Modulation of motor performance and motor learning by transcranial direct current stimulation. *Current Opinion in Neurology*, 24(6), 590–596. <https://doi.org/10.1097/WCO.0b013e32834c3db0>

- Rodgers, W., Hall, C., & Buckolz, E. (1991). The effect of an imagery training program on imagery ability, imagery use, and figure skating performance. *Journal of Applied Sport Psychology*, 3(2), 109–125. <https://doi.org/10.1080/10413209108406438>
- Ruffino, C., Papaxanthis, C., & Lebon, F. (2017). Neural plasticity during motor learning with motor imagery practice: Review and perspectives. *Neuroscience*, 341, 61–78. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2016.11.023>
- 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(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-81994-y>
- Saimpont, A., Malouin, F., Durand, A., Mercier, C., di Rienzo, F., Saruco, E., Collet, C., Guillot, A., & Jackson, P. L. (2021). The effects of body position and actual execution on motor imagery of locomotor tasks in people with a lower-limb amputation. *Scientific Reports*, 11(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-93240-6>
- Saimpont, A., Malouin, F., Tousignant, B., & Jackson, P. L. (2013). Motor Imagery and Aging. *Journal of Motor Behavior*, 45(1), 21–28. <https://doi.org/10.1080/00222895.2012.740098>
- Saimpont, A., Malouin, F., Tousignant, B., & Jackson, P. L. (2015). Assessing motor imagery ability in younger and older adults by combining measures of vividness, controllability and timing of motor imagery. *Brain Research*, 1597, 196–209. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2014.11.050>
- Saimpont, A., Mercier, C., Malouin, F., Guillot, A., Collet, C., Doyon, J., & Jackson, P. L. (2016). Anodal transcranial direct current stimulation enhances the effects of motor imagery training in a finger tapping task. *The European Journal of Neuroscience*, 43(1), 113–119. <https://doi.org/10.1111/ejn.13122>
- Saruco, E., Di Rienzo, F., Nunez-Nagy, S., Rubio-Gonzalez, M. A., Debarnot, U., Collet, C., Guillot, A., & Saimpont, A. (2018). Optimal Combination of Anodal Transcranial Direct Current Stimulations and Motor Imagery Interventions. *Neural Plasticity*, 2018, e5351627. <https://doi.org/10.1155/2018/5351627>
- Saruco, E., Di Rienzo, F., Nunez-Nagy, S., Rubio-Gonzalez, M. A., Jackson, P. L., Collet, C., Saimpont, A., & Guillot, A. (2017). Anodal tDCS over the primary motor cortex improves motor imagery benefits on postural control: A pilot study. *Scientific Reports*, 7(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-00509-w>
- Saucedo Marquez, C., Zhang, X., Swinnen, S., Meesen, R., & Wenderoth, N. (2013). Task-Specific Effect of Transcranial Direct Current Stimulation on Motor Learning. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnhum.2013.00333>
- Schmid, D., Erlacher, D., Klostermann, A., Kredel, R., & Hossner, E.-J. (2020). Sleep-dependent motor memory consolidation in healthy adults: A meta-analysis. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 118, 270–281. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2020.07.028>
- Schuster, C., Hilfiker, R., Amft, O., Scheidhauer, A., Andrews, B., Butler, J., Kischka, U., & Ettlin, T. (2011). Best practice for motor imagery: A systematic literature review on motor imagery training elements in five different disciplines. *BMC Medicine*, 9(1), 75. <https://doi.org/10.1186/1741-7015-9-75>
- Sobierajewicz, J., Jaśkowski, W., & Van der Lubbe, R. H. J. (2019). Does Transcranial Direct Current Stimulation Affect the Learning of a Fine Sequential Hand Motor Skill with Motor Imagery? *Journal of Motor Behavior*, 51(4), 451–465. <https://doi.org/10.1080/00222895.2018.1513395>
- Thair, H., Holloway, A. L., Newport, R., & Smith, A. D. (2017). Transcranial Direct Current Stimulation (tDCS): A Beginner's Guide for Design and Implementation. *Frontiers in Neuroscience*, 11. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnins.2017.00641>
- 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>
- Ungerleider, L. G., Doyon, J., & Karni, A. (2002). Imaging Brain Plasticity during Motor Skill Learning. *Neurobiology of Learning and Memory*, 78(3), 553–564. <https://doi.org/10.1006/nlme.2002.4091>
- Vancleef, K., Meesen, R., Swinnen, S. P., & Fujiyama, H. (2016). TDCS over left M1 or DLPFC does not improve learning of a bimanual coordination task. *Scientific Reports*, 6, 35739. <https://doi.org/10.1038/srep35739>
- Wade, S., & Hammond, G. (2015). Anodal transcranial direct current stimulation over premotor cortex facilitates observational learning of a motor sequence. *European Journal of Neuroscience*, 41(12), 1597–1602. <https://doi.org/10.1111/ejn.12916>
- Williams, S. E., Cooley, S. J., & Cumming, J. (2013). Layered Stimulus Response Training Improves Motor Imagery Ability and Movement Execution. *Journal of Sport and Exercise Psychology*, 35(1), 60–71. <https://doi.org/10.1123/jsep.35.1.60>
- 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>
- Zhang, H., Xu, L., Wang, S., Xie, B., Guo, J., Long, Z., & Yao, L. (2011). Behavioral improvements and brain functional alterations by motor imagery training. *Brain Research*, 1407, 38–46. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2011.06.038>

Annexe 2 | Tableaux des caractéristiques des participants – Étude VASTIM.

Tableau 1 | Caractéristiques des participants par groupe de pratique.

	CTRL	PIM	PIM+PP	PP	Statistiques
N	16	30	32	30	
Sexe (F/H)	10/6	20/10	20/12	20/10	$\chi^2 (3) = 0.20; p=0.98$
Age	72,34 (4,00)	72,19 (3,74)	73,00 (4,61)	71,53 (3,57)	$F_{(104,3)} = 0.70; p=0.55$
IMC	24,10 (5,49)	24,07 (2,65)	24,28 (3,79)	23,41 (2,22)	$F_{(104,3)} = 0.36; p=0.78$
Cognitif					
MMSE	29,75 (0,45)	29,60 (0,72)	29,56 (0,56)	29,33 (1,09)	$W_{(108,3)} = 2.29; p=0.52$
Corsi	4,31 (0,70)	4,43 (0,86)	4,63 (0,83)	4,63 (0,85)	$W_{(108,3)} = 2.50; p=0.48$
Education	13,69 (2,91)	15,03 (2,58)	14,06 (2,37)	14,97 (3,18)	$F_{(104,3)} = 1.39; p=0.25$
Dépression/Anxiété					
GDS	4,44 (3,12)	3,10 (2,84)	5,03 (4,23)	4,20 (3,46)	$F_{(104,3)} = 1.60; p=0.19$
BAI	5,30 (4,32)	4,50 (5,44)	4,32 (3,86)	4,18 (4,20)	$F_{(63,3)} = 0.15; p=0.93$
Latéralité					
Main	0,99 (0,05)	0,95 (0,10)	0,88 (0,31)	0,94 (0,11)	$W_{(108,3)} = 3.47; p=0.32$
Pied	9,88 (8,23)	14,07 (5,72)	12,05 (6,46)	12,17 (5,71)	$F_{(104,3)} = 1.57; p=0.20$
Capacités physiques					
MAQ	51,81 (55,67)	51,59 (32,15)	43,42 (40,89)	55,09 (53,31)	$F_{(104,3)} = 0.37; p=0.77$
TUG	8,45 (1,20)	8,45 (1,58)	8,81 (1,41)	8,64 (1,35)	$F_{(104,3)} = 0.34; p=0.80$
Capacités d'imagerie					
KVIQ		33,63 (5,77)	34,28 (6,34)		$t_{(60)} = -0.42; p=0.67$
KVIQ_V		18,07 (4,65)	17,91 (4,00)		$t_{(60)} = 0.15 ; p=0.88$
KVIQ_K		15,57 (3,70)	16,38 (4,73)		$t_{(60)} = -0.75; p=0.45$
Ratio		1,04 (0,19)	1,13 (0,23)		$F_{(88,3)} = -1.58; p=0.12$

Tableau 2 | Sommeil et état d'éveil avant le début de la tâche digitale en fonction des groupes.

	CTRL	PIM	PIM+PP	PP	Statistiques
N	14	29	31	28	
Sommeil					
Quantité (h)	6.61 (1.29)	6.70 (1.05)	7.13 (1.08)	6.76 (1.14)	$F_{(98,3)} = 1.08; p=0.36$
Qualité	3.50 (0.85)	3.86 (0.91)	3.81 (0.79)	3.86 (0.93)	$W_{(102,3)} = 1.91; p=0.59$
Eveil					
Eveil	2.00 (0.87)	1.41 (0.73)	1.84 (0.82)	1.71 (0.93)	$F_{(98,3)} = 2.00; p=0.12$
Anxiété					
Anxiété	0.64 (0.93)	1.86 (2.49)	2.55 (3.47)	1.82 (2.46)	$F_{(98,3)} = 1.62; p=0.19$

Tableau 3 | Sommeil et état d'éveil avant le début de la tâche locomotrice en fonction des groupes

	CTRL	PIM	PIM+PP	PP	Statistiques
N	15	29	31	28	
Sommeil					
Quantité (h)	6.82 (1.13)	6.94 (0.98)	6.73 (0.94)	6.91 (0.91)	$F_{(99,3)} = 0.27; p=0.85$
Qualité	3.66 (0.81)	3.93 (0.84)	3.90 (0.60)	3.61 (0.74)	$W_{(103,3)} = 3.43; p=0.33$
Eveil					
Eveil	1.93 (0.88)	1.48 (0.63)	1.80 (0.98)	1.75 (0.87)	$F_{(99,3)} = 1.22; p=0.31$
Anxiété					
Anxiété	0.80 (0.42)	1.96 (2.64)	2.23 (2.82)	1.82 (2.69)	$F_{(99,3)} = 1.07; p=0.37$

Tableau 4 | Caractéristiques des participants par groupe de pratique et groupe de STCC

	PIM anodale	PIM placebo	PIM+PP anodale	PIM+PP placebo	PP anodale	PP placebo	Statistiques
N	16	14	16	16	15	15	
Sexe (F/H)	11/5	9/5	10/6	10/6	11/4	9/6	$\chi^2 (5) = 0.85; p=0.98$
Age	72,22 (4,17)	72,14 (3,32)	72,74 (4,66)	73,27 (4,70)	71,02 (3,28)	72,04 (3,89)	$F_{(86,5)} = 0.53; p=0.75$
IMC	24,51 (2,31)	23,55 (2,98)	23,28 (3,47)	25,32 (3,91)	23,28 (2,34)	23,55 (2,18)	$F_{(86,5)} = 1.26; p=0.29$
Cognitif							
MMSE	29,71 (0,61)	29,50 (0,82)	29,69 (0,48)	29,44 (0,63)	29,40 (0,74)	29,27 (1,39)	$W_{(92,5)} = 3.07; p=0.69$
Corsi	4,64 (0,74)	4,25 (0,93)	4,56 (0,81)	4,69 (0,87)	4,60 (0,74)	4,67 (0,98)	$W_{(92,5)} = 2.68; p=0.75$
Education	14,43 (2,21)	15,56 (2,83)	14,19 (2,66)	13,94 (2,11)	15,00 (2,78)	14,93 (3,63)	$F_{(86,5)} = 0.76; p=0.58$
Dépression/Anxiété							
GDS	2,71 (2,49)	3,44 (3,16)	3,94 (3,04)	6,13 (5,02)	3,33 (2,79)	5,07 (3,92)	$W_{(92,5)} = 9.89; p=0.08$
BAI	3,30 (4,47)	6,50 (6,83)	3,25 (2,43)	5,09 (4,59)	4,33 (4,15)	4,08 (4,41)	$F_{(86,5)} = 0.53; p=0.78$
Capacités physiques							
MAQ	59,64 (39,05)	44,55 (23,74)	40,32 (26,71)	46,53 (52,17)	58,52 (69,45)	51,66 (32,21)	$W_{(92,5)} = 5.70; p=0.34$
TUG	7,62 (1,12)	9,18 (1,59)	8,36 (1,41)	9,26 (1,30)	8,93 (1,73)	8,38 (0,83)	$F_{(86,5)} = 3.10;$ $p=0.01^{28}$
Capacités d'imagerie							
KVIQ	32,36 (6,55)	34,75 (4,93)	36,76 (4,49)	31,81 (7,05)			$F_{(58,3)} = 2.39; p=0.08$
KVIQ_V	18,00 (5,33)	18,13 (4,15)	19,13 (3,12)	16,69 (4,50)			$F_{(58,3)} = 0.86; p=0.46$
KVIQ_K	14,36 (4,31)	16,63 (2,80)	17,63 (3,69)	15,13 (5,41)			$F_{(58,3)} = 1.90; p=0.13$
Ratio	0,99 (0,14)	1,09 (0,21)	1,11 (0,22)	1,16 (0,25)			$F_{(52,3)} = 1.50; p=0.22$
Éveil tâche digitale	1,25 (0,58)	1,69 (1,03)	1,60 (0,63)	1,63 (0,81)	1,57 (0,76)	1,40 (0,74)	
Éveil tâche locomotrice	1,63 (0,72)	1,62 (0,72)	1,33 (0,62)	1,63 (0,81)	1,93 (0,73)	1,67 (0,72)	

²⁸ Les participants du groupe PIM placebo sont plus lents que ceux du groupe PIM anodale ($p=0.02$) et ceux du groupe PIM+PP placebo ($p=0.02$).

