



HAL
open science

Adaptation sensorimotrice à l'environnement gravitaire et compensation liée au vieillissement : analyse du contrôle moteur dans la population âgée

Robin Mathieu

► **To cite this version:**

Robin Mathieu. Adaptation sensorimotrice à l'environnement gravitaire et compensation liée au vieillissement : analyse du contrôle moteur dans la population âgée. Santé. Université Bourgogne Franche-Comté, 2024. Français. NNT : 2024UBFCK047 . tel-04866051

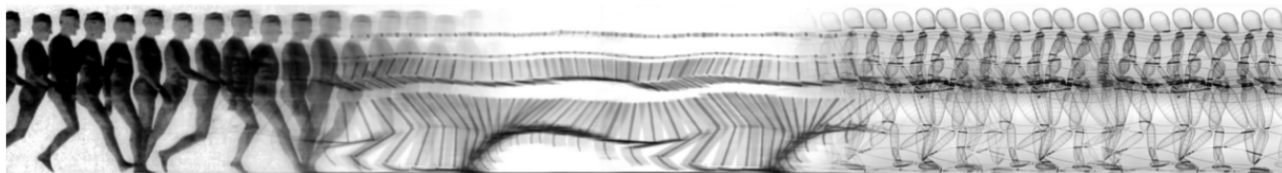
HAL Id: tel-04866051

<https://theses.hal.science/tel-04866051v1>

Submitted on 6 Jan 2025

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.



Université de Bourgogne

Faculté des Sciences du Sport - Unité de formation et de Recherche en Sciences et
Techniques des Activités Physiques et Sportives

Laboratoire INSERM U1093 - Cognition, Action et plasticité Sensorimotrice

THESE DE DOCTORAT

Adaptation sensorimotrice à l'environnement gravitaire et compensation liée au vieillissement : analyse du contrôle moteur dans la population âgée

Ecole doctorale n°554

Environnements-Santé

Doctorat en Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives

Par

Monsieur **ROBIN MATHIEU**

Thèse présentée et soutenue à Dijon, le 7 novembre 2024.

Composition du jury :

PR. JEAN-JACQUES TEMPRADO	RAPPORTEUR	Université d'Aix-Marseille
PR. THIBAUT DESCHAMPS	RAPPORTEUR	Université de Nantes
PR. FRANCE MOUREY	EXAMINATRICE	Université de Bourgogne
PR. JEAN-JACQUES ORBAN DE XIVRY	PRÉSIDENT	Katholieke Universiteit Leuven
PR. JÉRÉMIE GAVEAU	CO-DIRECTEUR DE THÈSE	Université de Bourgogne
PR. PATRICK MANCKOUNDIA	DIRECTEUR DE THÈSE	Université de Bourgogne



Avant-propos

Le **bonheur** se définit (sur Wikipédia) comme "*un état émotionnel agréable, équilibré et durable dans lequel se trouve quelqu'un qui estime être parvenu à la satisfaction des aspirations et désirs qu'il juge importants*". Pour beaucoup, c'est un idéal à atteindre, et il semblerait que toutes nos actions tendent vers cet objectif. En 2024, 71% des Français se disent heureux. Ce chiffre chute malheureusement à 50% lorsqu'il s'agit des doctorants. Le statut de doctorant est souvent perçu comme prestigieux, mais il est également associé à de nombreuses difficultés. Parmi celles-ci, la pression pour produire des résultats innovants dans un laps de temps restreint, ainsi que les incertitudes sur l'avenir professionnel. Pourtant, grâce aux personnes que je m'appête à citer, j'ai eu la chance de faire partie de la moitié heureuse. C'est pourquoi je tiens à exprimer ma profonde gratitude à toutes celles et ceux qui ont contribué à la réalisation de cette thèse.

Tout d'abord, je remercie sincèrement ma direction de thèse, le Pr. **Jérémie Gaveau** et le Pr. **Patrick Manckoundia**. Merci Jérémie pour m'avoir donné ta confiance, alors que je venais d'un autre domaine scientifique, pour tes conseils avisés et ton soutien indéfectible tout au long de cette thèse. Ta rigueur scientifique et tes retours sur mes travaux ont été des sources immenses d'enrichissement. Je souhaite également remercier les Prs **Jean-Jacques Temprado** et **Thibault Deschamps** pour avoir accepté d'évaluer ce travail. Je remercie de même le professeur **France Mourey** pour les échanges au cours de la thèse, cette vision du vieillissement transmise, et pour ce travail d'expertise. Je n'oublie pas le Pr. **Jean-Jacques Orban de Xivry** que je remercie chaleureusement pour l'accueil au sein de son laboratoire, son aide dans bien des domaines et son implication dans l'évaluation de cette thèse. Je tiens aussi à exprimer ma gratitude envers le laboratoire CAPS et son directeur le Pr. **Charalambos Papaxanthis** pour ses conseils, ses relectures, et pour les ressources mises à disposition, sans lesquels ces recherches n'aurait pas été possibles. Je remercie également tous les collaborateurs, **M. Pageaux**, **Mme. Thomas**, **M. Assadi**, **M. Poirier**, **Mme. Hilt**, **Mme. Ohayon**, pour leurs échanges enrichissants tout au long de cette aventure.

Je remercie bien sûr mes collègues du laboratoire, qui sont très vite devenus des amis en acceptant un ingénieur parmi les stapsiens. Merci **Antoine**, **Denis**, **Maël**, **Adrien**, **Pierre**, **Florian**, **Vincent**, **Mathilde**, **Léo**, **Adrien**...

Je n'oublie pas non plus mes **parents**, dont le soutien pendant ces huit dernières années a été sans faille, même lorsqu'ils ne comprenaient pas entièrement pourquoi je faisais ce que je faisais. Mes pensées vont également à ma sœur **Méline**, ainsi qu'à mon frère **Loïc**, sa compagne **Camille** et leur fille **Alice**. Les nombreux week-ends passés en leur

compagnie ont toujours été ressourçants. Merci également à **Pierre** et **Lauriane**, amis de longue date avec qui j'ai partagé non seulement une partie de mes études, mais surtout des vacances, Nouvel An, week-ends, anniversaires, treks ... qui m'ont permis de garder un équilibre.

Un dernier remerciement à **Emma** pour son soutien, ses relectures mais aussi sa compréhension face à l'équilibre parfois injuste que j'ai dû établir entre le temps passé avec elle et celui consacré au travail.

Communications

Ce travail a fait l'objet des communications suivantes :

■ Article accepté

Mathieu, R., Chambellant, F., Thomas, E., Papaxanthis, C., Hilt, P., Manckoundia, P., Mourey, F., & Gaveau, J. (2024). Comparing arm to whole-body motor control disambiguates age-related deterioration from compensation. *bioRxiv*, 2024.02.16.576683, ver. 6 peer-reviewed and recommended by **Peer Community In Health & Movement Sciences**. <https://doi.org/10.1101/2024.02.16.576683> Version disponible en annexe 4.3.

■ Articles à soumettre

Mathieu, R., Barbusse, D., Pageaux, B., Assadi, H., Papaxanthis, C., Mourey, F., & Gaveau, J. (2024). Metabolic cost demonstrates gravity-related effort minimization in arm movements control.

■ Articles en préparation

Mathieu, R., Barbusse, D., Mourey, F., & Gaveau, J. Stronger increase of effort with balance constraint in older compared to younger adults.

Mathieu, R., Poirier, G., Mourey, F., & Gaveau, J. Optimization criteria related to gravity decorrelated from its perception in young and older adults.

■ Autres publications et articles en préparation hors thèse

Poirier, G., Papaxanthis, C., Lebigre, M., Juranville, A., **Mathieu, R.**, Savoye-Laurens, T., Manckoundia, P., Mourey, F., & Gaveau, J. (2024). Aging decreases the lateralization of gravity-related effort minimization during vertical arm movements. <https://doi.org/10.1101/2021.10.26.465988> Version préprint disponible en annexe 4.3.

Barbusse, D., **Mathieu, R.**, White, O., & Gaveau, J. (2024). Kinematic optimization of the gravity forcefield : on the curvature of horizontal movements ?

Ohayon, A., Poirier, G., **Mathieu, R.**, Dupont, W., Bloin, J., Mourey, F., & Gaveau, J. (2024). Do movement-related cortical potentials differentiate optimal and suboptimal control in the gravity field? *En préparation*

■ Vulgarisations scientifiques

Mathieu, R., Mourey, F. (2024). Le vieillissement en motion capture : Les Volontaires S01E04. [podcast/le-vieillissement-en-motion-capture](#)

Mathieu, R., Barbusse, D. (2023). Capture du mouvement : prévenir les chutes. Nuit européenne des chercheurs Dijon, France

Barbusse, D., Mathieu, R. (2023). Capture ton mouvement ! Journée Nationale des Lycéens, Dijon, France

■ Communications orales

Mathieu, R., Mourey, F., & Gaveau, J. (2023). "Optimization criteria in healthy young people and healthy older adults during various movements", **Forthem** online webinar 2023

Mathieu, R., Chambellant, F., Thomas, E., Mourey, F., & Gaveau, J. (2023). "Optimization criteria in healthy young people and healthy older adults during various movements", Congrès de l'**ACAPS** 2023, Reims, France

Mathieu, R., Chambellant, F., Thomas, E., Papaxanthis, C., Manckoundia, P., Mourey, F., & Gaveau, J. (2024). "Targeting a specific motor control process reveals an age-related compensation that adapts movement to gravity environment", Colloque **Pour que vieillir soit une chance** 2024, Dijon, France

Mathieu, R., Barbusse, D., Chambellant, F., Thomas, E., Papaxanthis, C., Manckoundia, P., Mourey, F., & Gaveau, J. (2024). "Targeting specific motor control processes reveals an age-related compensation that adapts movement to balance constraints", **Forum des Jeunes Chercheurs** 2024, Dijon, France

Mathieu, R. (2024). "Motor control through healthy aging", Présentation invitée, **Sensorimoteur Superlab**, London, Canada

■ Présentations Posters

Mathieu, R., Mourey, F., & Gaveau, J. (2022). "Optimization criteria in healthy young people and healthy older adults during various movements", **Forum des Jeunes Chercheurs** 2022, Dijon, France

Mathieu, R., Barbusse, D., Levi-Chebat, A., & Gaveau, J. (2023). "Investigating metabolic cost to probe gravity-related effort minimization", **Forum des Jeunes Chercheurs** 2023, Besançon, France

Mathieu, R., Chambellant, F., Thomas, E., Mourey, F., & Gaveau, J. (2023). "Effet de l'âge sur l'adaptation de la fonction motrice à l'environnement gravitaire", Journées Annuelles de la Société de Gériatrie et de Gérontologie (**JASFGG**) 2023, Paris, France

Mathieu, R., Mourey, F., Papaxanthis, C., Assadi, H., & Gaveau, J. (2024). "Optimization criteria in healthy young people and healthy older adults during various movements", Society for the Neural Control of Movement (NCM) 2024, Dubrovnik, Croatie

Gaveau, J., **Mathieu, R.**, Chambellant, F., Thomas, E., Papaxanthis, C., Manckoundia, P., & Mourey, F. (2024). "Targeting a specific motor control process reveals an age-related compensation that adapts movement to gravity environment", Society for the Neural Control of Movement (NCM) 2024, Dubrovnik, Croatie

Missions complémentaires

Enseignement à l'UFR Staps de Dijon (155heures).

Encadrement du stage de Master 1 APA d'**Augustine LEVI-CHEBAT** intitulé "*Étude de la planification des mouvements du membre supérieur par analyse des gaz expirés : comparaison des bras dominant et non-dominant*"

Encadrement du stage de Master 2 APA d'**Augustine LEVI-CHEBAT** intitulé "*L'étude du coût métabolique pour évaluer la minimisation de l'effort lié à la gravité*"

Encadrement du stage de Master 1 APA d'**Amélie CALVIER** intitulé "*Effet de la contrainte d'équilibration sur le coût énergétique chez les individus âgés et jeunes*"

Stage auprès du Professeur **Jean-Jacques ORBAN De XIVRY** (KU Leuven) intitulé "*Do congruent or incongruent kinematic optimization conditions impact motor adaptation ?*"

TABLE DES MATIÈRES

Introduction	1
1 Cadre Théorique	11
1.1 Le contrôle sensorimoteur	13
1.1.1 Bases neurophysiologique du contrôle du mouvement	13
1.1.2 Types de contrôle du mouvement et modèles internes	23
1.1.3 Optimisation de la motricité	30
1.1.4 Équilibre & Mouvements plus complexes	39
1.2 Évolution du contrôle sensorimoteur au cours du vieillissement sain et pathologique	54
1.2.1 Mouvements & Perception : modifications au cours du vieillissement	54
1.2.2 Mécanisme de compensation lié au vieillissement	60
1.2.3 Mouvements membres supérieurs & Vieillessement	66
1.2.4 Mouvements plus complexes, Équilibre & Vieillessement	71
2 Problématique générale	85
2.1 Objectifs & Hypothèses	87
3 Contributions expérimentales	91
3.1 Étude 1 - Le coût métabolique démontre la minimisation de l'effort du bras	93
3.2 Étude 2 - La comparaison entre le contrôle moteur du bras et celui de l'ensemble du corps permet de distinguer la détérioration liée à l'âge de la compensation	115
3.3 Etude 3 - Augmentation plus forte de l'effort en cas de contrainte d'équilibre chez les adultes plus âgés que chez les plus jeunes	149
3.3.1 Stagiaire	163
3.4 Etude 4 - Les critères d'optimisation liés à la gravité sont dé-corrélés de sa perception chez les adultes jeunes et plus âgés	165
4 Discussion générale	185
4.1 Points clés à discuter	186
4.2 Perspectives	198
4.3 Conclusion	202
Bibliographie	203
Annexes	307

INTRODUCTION

Pourquoi étudier le vieillissement ?

La société contemporaine est en pleine transformation démographique, caractérisée par un vieillissement marqué de la population (Economic and Social Affairs 2022). Ce phénomène résulte d'une combinaison de facteurs, dont l'allongement de l'espérance de vie et la baisse des taux de natalité (Bloom et al. 2015). Avec une proportion croissante de personnes âgées dans la population, les implications de ce vieillissement deviennent un sujet de préoccupation majeur pour les politiques publiques, les systèmes de santé et les structures économiques. Pourtant, paradoxalement, la plupart des études sur le contrôle des mouvements se concentrent sur des participants jeunes, sains, voire sportifs. Le but de cette introduction est d'exprimer les intérêts de travaux intégrant des groupes de population plus âgés i) en faisant un état des lieux de cette transformation à l'échelle populationnelle, ii) en définissant ce qu'est le vieillissement d'un point de vue physiologique et enfin, iii) en abordant les défis liés à cette transformation de notre société.

Démographie

La situation démographique des personnes âgées est un domaine d'étude crucial, car il permet d'appréhender et d'anticiper la problématique du vieillissement de la population. Un indicateur largement utilisé pour caractériser cette problématique est l'espérance de vie. En Europe, la durée pendant laquelle un individu pouvait espérer vivre stagne des années 1770 jusqu'aux années 1870 autour de 35 ans (Dattani et al. 2023). Cela peut paraître relativement faible. En réalité, cette valeur est biaisée par la mortalité infantile qui était à cette période de plus de 15%. Puis une augmentation de l'espérance de vie à partir de la fin du 19ème siècle était observée pour des raisons que nous détaillerons par la suite, notamment grâce à une baisse de la mortalité des nouveau-nés. En France, l'espérance de vie continua de croître (voir Figure 1) pour passer à 66 ans après la seconde guerre mondiale et jusqu'à 82.5 ans aujourd'hui (Economic and Social Affairs 2022). La démographie à l'échelle mondiale suit cette même tendance avec un peu de retard. Elle atteint aujourd'hui environ 72 ans, les pays émergents comblant les écarts. L'évolution de l'espérance de vie dans les années à venir a été estimée. D'après les chercheurs et bien que différents scénarios existent, selon les projections jusqu'à 2100, tous s'accordent sur le fait que l'espérance de vie devrait continuer à augmenter pour atteindre 92 ans en France et 82 ans à l'échelle mondiale (voir Figure 1).

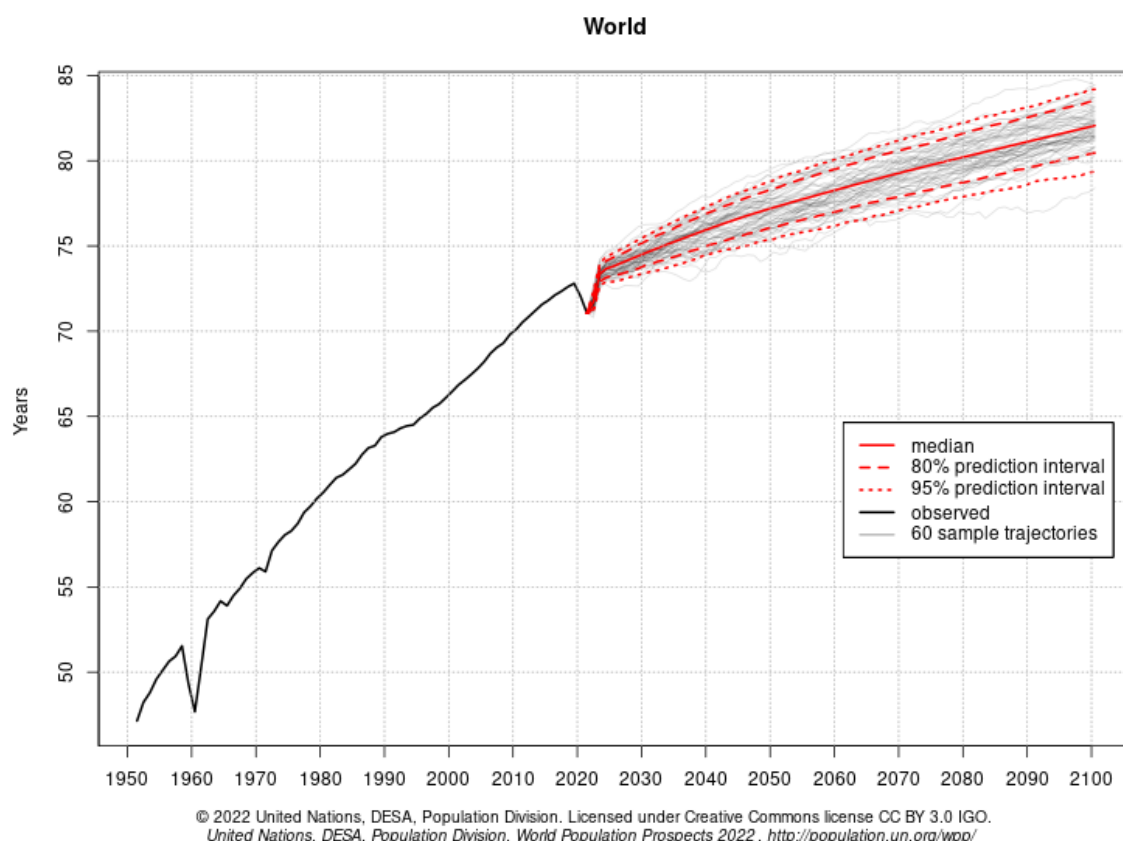


FIGURE 1 – **Estimation** (entre 1950 et 2021) **et prédiction** (jusqu'en 2100) de l'espérance de vie au niveau mondial, adapté de Economic and Social Affairs (2022).

Une augmentation de l'espérance de vie a un impact direct sur la proportion de personnes âgées de plus de 65 ans dans la société. Soixante-cinq ans est un âge choisi arbitrairement dans la littérature pour des raisons historiques de départ à la retraite, mais aussi puisque ce serait à cet âge que le taux de maladies augmente significativement d'après Rubinow (Scherbov et Sanderson 2016). Nous utiliserons cet âge seuil pour l'ensemble de cette thèse, même si cet âge n'est plus aussi représentatif qu'il ne l'était (Scherbov et Sanderson 2016). La proportion de personnes âgées de plus de 65 ans en France devrait passer d'un quart de la population aujourd'hui, à plus d'un tiers en 2100. À l'échelle mondiale, elle passera d'environ 10% à un quart de la population (voir Figure 2, adapté de Economic and Social Affairs 2022). Nous le verrons, cette augmentation sans précédent constitue un défi majeur.

Nous avons parlé jusqu'ici d'espérance de vie sans prendre en compte les conditions dans lesquelles est atteint ce grand âge. Il est important d'avoir à l'esprit que l'espérance de vie en bonne santé est dissociée de l'espérance de vie brute. En effet, l'apparition de pathologies ou des déclin physiques/cognitifs (même dissociés de maladies) sont des facteurs

pouvant limiter la réalisation de tâches de la vie courante. L'espérance de vie en bonne santé prend en compte ces aspects. En France, cette espérance spécifique est aujourd'hui de 76 ans (6.5 ans de moins que l'espérance de vie globale). À noter qu'il semble que l'espérance de vie en bonne santé ait tendance à moins augmenter que l'espérance de vie globale (Dattani et al. 2023).

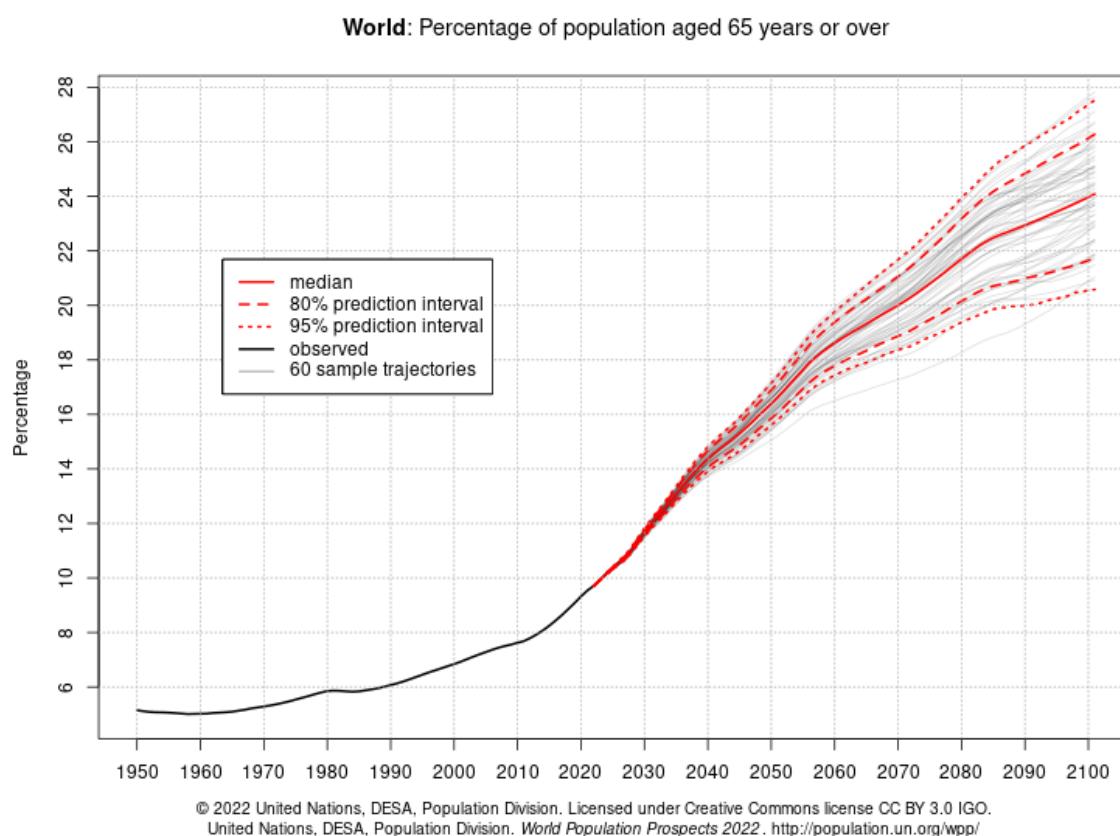


FIGURE 2 – **Estimation** (entre 1950 et 2021) **et prédiction** (jusqu'en 2100) de la proportion de seniors au niveau mondial, adapté de Economic and Social Affairs (2022).

Poças et al. 2020 ont tenté de déterminer quels facteurs contribuaient à cette augmentation de l'espérance de vie. En utilisant un modèle et les données des années 1990 aux années 2016, ils ont pu mettre en avant quatre principaux facteurs au niveau individuel : i) facteur socio-économique, lié au niveau de vie, aux ressources financières, au niveau d'éducation (Joumard et al. 2008, Pocas et Soukiazis 2011, Chetty et al. 2016), permettant l'obtention d'emplois plus sûrs avec de meilleures conditions de travail, ii) facteur exposition à la pollution, lié principalement aux particules fines et décrit dans une étude de Cakmak et al. (2018). Ces derniers auteurs ont suivi pendant 20 ans (1991-2011) une cohorte, et ont pu montrer que l'exposition aux particules de pollution atmosphérique était associée à un risque accru

de mortalité par cancer du poumon et par cardiopathie ischémique, iii) facteur génétique, lié principalement à l'absence de gène de mort prématurée (Hjelmberg et al. 2006), les auteurs suggèrent que les facteurs génétiques pourraient expliquer jusqu'à 30% des variations des durées de vie (Kerber et al. 2001 ; Perls 2003), iv) facteur lié aux habitudes de vie, les auteurs mettent en avant les méfaits de la sédentarité, d'un régime alimentaire riche en acides gras saturés, d'un manque d'interaction sociale, de l'apparition d'un diabète, ainsi que de l'abus d'alcool et de tabac. D'autres facteurs sociaux, comme la facilité à accéder à des soins de qualité, les progrès médicaux (dont la baisse de la mortalité infantile) ou les politiques de dépistages de pathologies ont bien sûr aussi un impact.

Nous avons donc une augmentation sans précédent de l'espérance de vie liée à une multitude de critères, associée à une augmentation de la proportion de seniors dans la société en raison de la baisse du taux de natalité. Ce déclin est un phénomène observé dans de nombreux pays (voir Figure 3, adapté de Economic and Social Affairs 2022), particulièrement dans les nations développées. Plusieurs facteurs contribuent à cette tendance, notamment l'évolution des rôles des femmes dans la société, l'accès accru à l'éducation et à la contraception, ainsi que des changements dans les aspirations individuelles et familiales. Les jeunes générations privilégient souvent la stabilité professionnelle et financière avant de fonder une famille, ce qui retarde l'âge du premier enfant. De plus, le coût élevé de l'éducation et du logement décourage certaines personnes d'avoir plusieurs enfants (Bongaarts 2009).

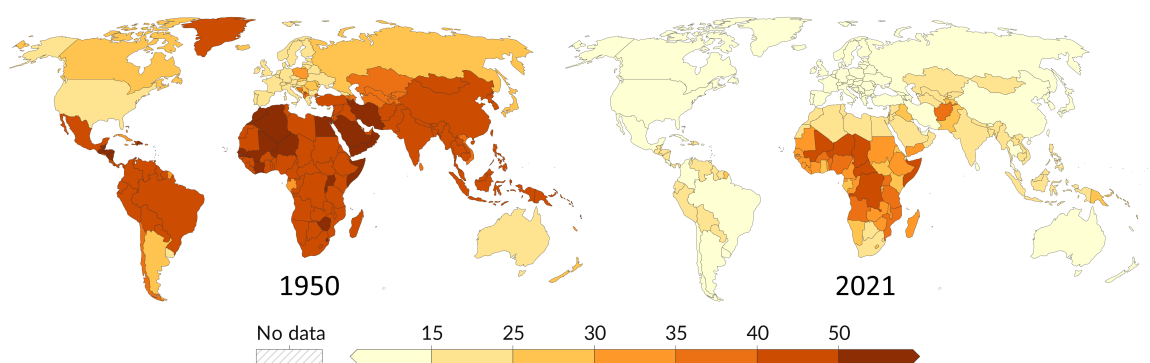


FIGURE 3 – **Nombre de naissances** vivantes survenues au cours de l'année 1950 et 2021, pour 1 000 personnes (Economic and Social Affairs 2022).

Il semble inévitable que nous assisterons à un vieillissement de la population, mais qu'est-ce que le vieillissement ?

Définition du vieillissement

Le vieillissement physiologique se réfère aux changements progressifs et naturels du corps humain avec l'avancée en âge. Ces changements affectent diverses fonctions corporelles et sont généralement associés à une diminution progressive de la capacité de l'organisme à maintenir l'homéostasie, c'est-à-dire la stabilité de son environnement interne (Behr et al. 2023). Les auteurs indiquent aussi l'importance de dissocier le vieillissement chronologique du vieillissement biologique puisqu'il s'agit de deux choses distinctes. Le premier fait référence à l'âge calendaire comptabilisant le temps passé sur Terre depuis la naissance. L'âge biologique lui se rapporte au large éventail de fonctions physiques, physiologiques et cognitives et à leur maintien. Ils sont tous deux provoqués par des processus moléculaires et cellulaires (World Health Organization 2015). La définition même du vieillissement fait débat au sein de la communauté (Cohen et al. 2020).

Ce qui semble sûr, c'est que de nombreux déclinis sont inhérents au vieillissement. Relatif au système cardio-vasculaire, une baisse des capacités cardiaques, ainsi qu'un épaissement des parois artérielles favorisant les caillots et une augmentation de la pression artérielle perturbant le flux sanguin et d'oxygène sont observés (North et Sinclair 2012). Les évolutions du système musculosquelettique montrent qu'après 50 ans, 1 à 2 % de la masse musculaire est perdue chaque année, la réduisant de 50 % entre 20 et 80 ans (Wang et Bai 2012). L'ostéoporose, qui fragilise les os, est fréquente chez les seniors et peut entraîner directement ou indirectement des incapacités (Curtis et al. 2015). Au niveau sensoriel, les déficiences augmentent avec l'âge, affectant vision, audition, goût, odorat et toucher, dues à des changements périphériques et centraux, réduisant la qualité de vie et l'indépendance (Goble et al. 2009, Zalewski 2015, Saftari et Kwon 2018).

Si le vieillissement est à l'origine de déclinis, il ne s'accompagne pas nécessairement de pathologie associée. Lepers et Mourey (2022) évoquaient une forme de «vieillesse réussie» qui tendrait vers un vieillissement purement physiologique auquel les problèmes liés à la sédentarité, la malnutrition et la maladie seraient absents. Ces «athlètes Masters» auraient la chance d'être dans cette catégorie grâce à une activité principalement d'endurance ayant été pratiquée pendant de longues années. Les auteurs insistent tout de même sur la nécessité de combiner ces entraînements d'endurance à du renforcement musculaire pour limiter la perte de force musculaire (Chambers et al. 2020).

Les défis du vieillissement de la population

Bloom et al. (2015) expliquent dans leur revue que le vieillissement de la population représente une problématique inquiétante, principalement en raison du fait que la société n'est pas pensée pour les populations âgées et les changements démographiques. Ils présentent trois défis majeurs (social, médical et économique) que nous détaillerons, puis nous nous pencherons sur une problématique spécifique qu'est la chute et qui se retrouve au sein de chacun de ces défis.

Le vieillissement de la population représente un défi social majeur. On compte aujourd'hui en France 600 000 résidents d'établissements d'hébergement pour personnes âgées dépendantes (EHPAD). Ce chiffre est en hausse car on observe un vieillissement de la population, mais aussi, car les mœurs ont changé. Il y a 70 ans, la prise en charge des personnes âgées dépendait largement des familles. Les structures d'accueil institutionnelles pour personnes âgées étaient beaucoup moins courantes, et la solidarité intergénérationnelle jouait un rôle central. Si les EHPAD garantissent un accès aux soins, une certaine sécurité et un soulagement pour les familles, ils représentent aussi un coût important et l'institutionnalisation peut être vécue comme un abandon. Cela peut engendrer des conflits intergénérationnels. D'autres sources de conflit existent, comme le fait que les personnes âgées sont par définition moins productives et bénéficient pour la majorité d'un système de retraite ou sont moins à l'aise avec .

Le vieillissement de la population met une pression croissante sur les systèmes de santé et de retraite, engendrant un défi économique important. Cette situation entraîne une augmentation des dépenses publiques en soins de santé, de pensions et de services sociaux, nécessitant des financements substantiels. Parallèlement, la réduction de la population active limite la croissance économique, car moins de travailleurs contribuent à la production et au financement des systèmes de protection sociale.

Le vieillissement de la population représente un défi médical considérable, nécessitant une adaptation des systèmes de santé pour répondre aux besoins spécifiques des personnes âgées. Avec l'augmentation de l'espérance de vie, les maladies chroniques telles que le diabète, l'hypertension artérielle, les pathologies cardiovasculaires et les affections neurodégénératives deviennent plus fréquentes, entraînant une demande accrue en soins de longue durée et en services spécialisés. La gestion de la polyopathie complique le diagnostic et le traitement, nécessitant une approche multidisciplinaire et coordonnée. Les infrastructures de soins doivent également être adaptées, avec une augmentation des capacités des établissements comme les EHPAD et le développement des services de soins à domicile. Enfin, le vieillissement de la population impose une pression financière croissante sur les

systèmes de santé, exigeant des politiques de santé publique efficaces pour garantir l'accès aux soins de qualité tout en maîtrisant les coûts.

Au cœur de ces défis, on peut trouver la problématique spécifique de la chute. Rien qu'en France, la chute représente 100 000 hospitalisations et 10 000 décès par an. C'est aussi l'incident menant le plus à la dépendance. Au-delà des répercussions sur le plan humain, les chutes coûtent à la société 2 milliards d'euros, dont 1,5 milliard pour le seul système d'assurance-maladie français. Des plans "Antichute" voient le jour pour tenter de limiter les conséquences des chutes. C'est dans ce cadre qu'est né le plan national antichute des personnes âgées en 2022, présenté par Mme Bourguignon, alors ministre chargée de l'Autonomie. Ce plan est basé sur 5 axes pour : i) repérer les risques, ii) aménager le lieu de vie, iii) apporter des aides techniques, iv) promouvoir l'activité physique, et v) développer la téléassistance. L'objectif principal de ce plan est de réduire de 20% la mortalité des chuteurs seniors.

Le plan anti-chute présenté précédemment évoque les causes principales des chutes. Les rapports font état de deux causes principales : des capacités sensorielles altérées et des **troubles moteurs**. Les recherches sur le contrôle moteur des personnes âgées montrent que la mobilité est non seulement influencée par le déclin musculaire, mais également par des altérations du système nerveux central (SNC). Ces altérations, bien que souvent subtiles, jouent un rôle majeur dans la perte d'autonomie. Par exemple, selon A. L. Rosso et al. (2013), le SNC est souvent négligé dans l'étude des limitations fonctionnelles, mais il contribue de manière significative aux problèmes de mobilité chez les personnes âgées sans pathologies neurologiques apparentes. Cette idée est appuyée par Sorond et al. (2015), qui souligne que la mobilité est un indicateur clé d'un vieillissement réussi et que le déclin de la fonction motrice est lié à des changements cérébraux sous-jacents. Ce déclin ne se manifeste pas nécessairement par des maladies, mais par des modifications subtiles du SNC qui affectent la coordination motrice.

Une autre publication, de Robinovitch et al. (2013), rapporte une observation de la chute de centaines de résidents d'EHPAD. Après avoir décortiqué les enregistrements vidéo de ces accidents, ils en sont venus à la conclusion que dans la majorité des cas, l'incident survenait suite à un **mauvais contrôle du mouvement** plutôt qu'à un obstacle ou une distraction comme on aurait pu l'attendre.

En outre, Studenski (2011) démontre que la vitesse de marche est non seulement un indicateur de performance motrice, mais aussi un prédicteur fiable de la survie chez les adultes âgés. Leur analyse sur plus de 34 000 personnes montre que chaque augmentation de 0,1 m/s de la vitesse de marche est associée à une amélioration significative des taux de

survie. Cela souligne l'importance de maintenir un bon contrôle moteur et une vitesse de marche adéquate pour prolonger l'indépendance et la longévité.

De plus, Sprague et al. (2021) explore l'impact des changements de niveau d'énergie subjective sur la mobilité et la mortalité. Leur étude longitudinale montre que même une petite diminution de l'énergie perçue est associée à une augmentation du risque de mobilité réduite et de mortalité. Cela suggère que le déclin de l'énergie physique pourrait être un médiateur important entre la perte de contrôle moteur et la réduction de la mobilité, accentuant l'importance de comprendre comment le contrôle moteur et la perception de l'énergie interagissent avec le vieillissement.

Ainsi, les recherches actuelles démontrent clairement que le contrôle moteur des personnes âgées est un domaine d'étude essentiel. Non seulement il permet de mieux comprendre les processus de mobilité et d'autonomie, mais il ouvre également la voie à des interventions préventives. Une meilleure intégration des aspects neuronaux, comme le préconisent A. Rosso et al. (2022), pourrait conduire à des stratégies de réhabilitation plus efficaces, visant à ralentir ou à prévenir le déclin fonctionnel et à améliorer la qualité de vie des personnes âgées. En définitive, étudier le contrôle moteur des personnes âgées est crucial pour prévenir la perte d'autonomie et répondre aux enjeux liés à un vieillissement en bonne santé.

Ce manuscrit commencera par une revue de la littérature sur la motricité (partie 1.1.1) et son évolution avec le vieillissement (partie 1.2). La problématique de la thèse sera alors énoncée (partie 2). Les contributions expérimentales menées dans le cadre de cette thèse (partie 3) seront par la suite présentées. Enfin, tous les résultats seront discutés par rapport à la littérature existante avant de conclure et de proposer des perspectives de recherche (partie 4).

Première partie

Cadre théorique

CADRE THÉORIQUE

Le contrôle sensorimoteur, processus par lequel le système nerveux central coordonne les mouvements du corps, est essentiel à la réalisation de tâches quotidiennes. Avec l'avancée en âge, des altérations significatives surviennent dans ces mécanismes de contrôle, impactant la fluidité et la précision des mouvements par exemple. La compréhension des changements liés au vieillissement dans le contrôle moteur est cruciale pour développer des stratégies visant à améliorer la qualité de vie des personnes âgées. Cette partie de la thèse explorera d'une part les fondements neurophysiologiques du contrôle moteur et, d'autre part, les effets du vieillissement sur ces processus. Le but étant de mettre en lumière les pistes d'utilisation d'outils fin du contrôle moteur dans un cadre de diagnostic ou de réhabilitation.

1.1	Le contrôle sensorimoteur	13
1.1.1	Bases neurophysiologique du contrôle du mouvement . .	13
	Système musculosquelettique	13
	Système nerveux	15
	Intégration sensorielle	16
	Contraction musculaire pour la réalisation d'un mouvement	19
	Contraintes liées aux mouvements	22
1.1.2	Types de contrôle du mouvement et modèles internes . .	23
	Contrôle par rétroaction	23
	Contrôle par proaction et combinaison	23
	Modèles internes	24
	Apprentissage & Adaptation sensorimotrice	27
1.1.3	Optimisation de la motricité	30
	Théorie du contrôle optimal	30
	Effort & Contrôle optimal	32
1.1.4	Équilibre & Mouvements plus complexes	39
	Définition de l'équilibre	40
	Afférences sensorielles pour l'équilibre	41
	Efférences pour l'équilibre et stratégie d'équilibration . .	43
	La marche	45
	Mouvements corps entier	49
1.2	Évolution du contrôle sensorimoteur au cours du vieillissement sain et pathologique	54
1.2.1	Mouvements & Perception : modifications au cours du vieillessement	54
	Évolutions musculosquelettiques	54
	Évolutions du système nerveux	57
	Évolutions perceptives	58
1.2.2	Mécanisme de compensation lié au vieillissement	60
	Définition de la compensation	61
	La compensation sensorimotrice	63
1.2.3	Mouvements membres supérieurs & Vieillessement	66
	Adaptation sensorimotrice générale	66
	Intégration de la gravité	69
1.2.4	Mouvements plus complexes, Équilibre & Vieillessement .	71
	Évolution de la posture	71
	La marche	74
	Corps entier	78
2.1	Objectifs & Hypothèses	87

1.1 Le contrôle sensorimoteur

Le contrôle sensorimoteur est un domaine vaste et se réfère à "*l'étude de la genèse et de la régulation des comportements moteurs produits par l'interaction du système nerveux avec le reste du corps*" (Wolpert et Flanagan 2001). Après avoir rappelé les bases du mouvement humain, cette section explorera les différents types de contrôle du mouvement puis la théorie du contrôle optimal, en s'intéressant spécifiquement à l'optimisation des mouvements du membre supérieur. Enfin, nous décrirons la motricité de mouvements plus complexes mettant en jeu notamment l'équilibre et tous les segments du corps.

1.1.1 Bases neurophysiologique du contrôle du mouvement

Cette première partie introduira et définira les principaux systèmes mis en jeu : musculosquelettique et nerveux. Puis sera abordée la gestion des différents signaux sensoriels pour finalement discuter des contraintes internes à la réalisation de mouvements.

Systeme musculosquelettique

Le plus gros système du corps humain est composé d'os (environ 206 à l'âge adulte et 350 à la naissance formant la base rigide du corps et protégeant les organes), de muscles (639 en moyenne, les principaux sont représentés sur la Figure 1.1), de tendons, de ligaments et de tissus cartilagineux. On différencie les muscles striés squelettiques (biceps par exemple), des muscles striés cardiaques et des muscles lisses (muscles du système digestif par exemple), ces derniers ayant des fonctionnements différents. Dans le cadre de cette thèse, nous nous concentrerons sur les muscles striés squelettiques. Le système musculosquelettique permet principalement le maintien du corps en position statique dans l'environnement, via des activités musculaires posturales, mais aussi la réalisation de mouvements autour d'articulations (environ 300). La complexité du système musculosquelettique permet une infinité de mouvements différents.

Le muscle est à l'origine du mouvement grâce à sa capacité à produire de la force lors de sa contraction (nous détaillerons le processus de contraction dans la partie 1.1.1). Cette force génère un moment au niveau des articulations, ce qui permet la rotation des segments autour de ces articulations, produisant ainsi le mouvement. Le corps est capable de plus ou moins contracter un muscle et donc de générer un moment plus ou moins important. Ce moment dépend aussi de la distance entre le centre de rotation de l'articulation (point bleu

sur la Figure 1.2) et le point d'application de la force musculaire (point vert sur la Figure 1.2), ainsi que de l'angle d'application de cette force (voir angle α sur la Figure 1.2). C'est un cas simple dit **statique**.

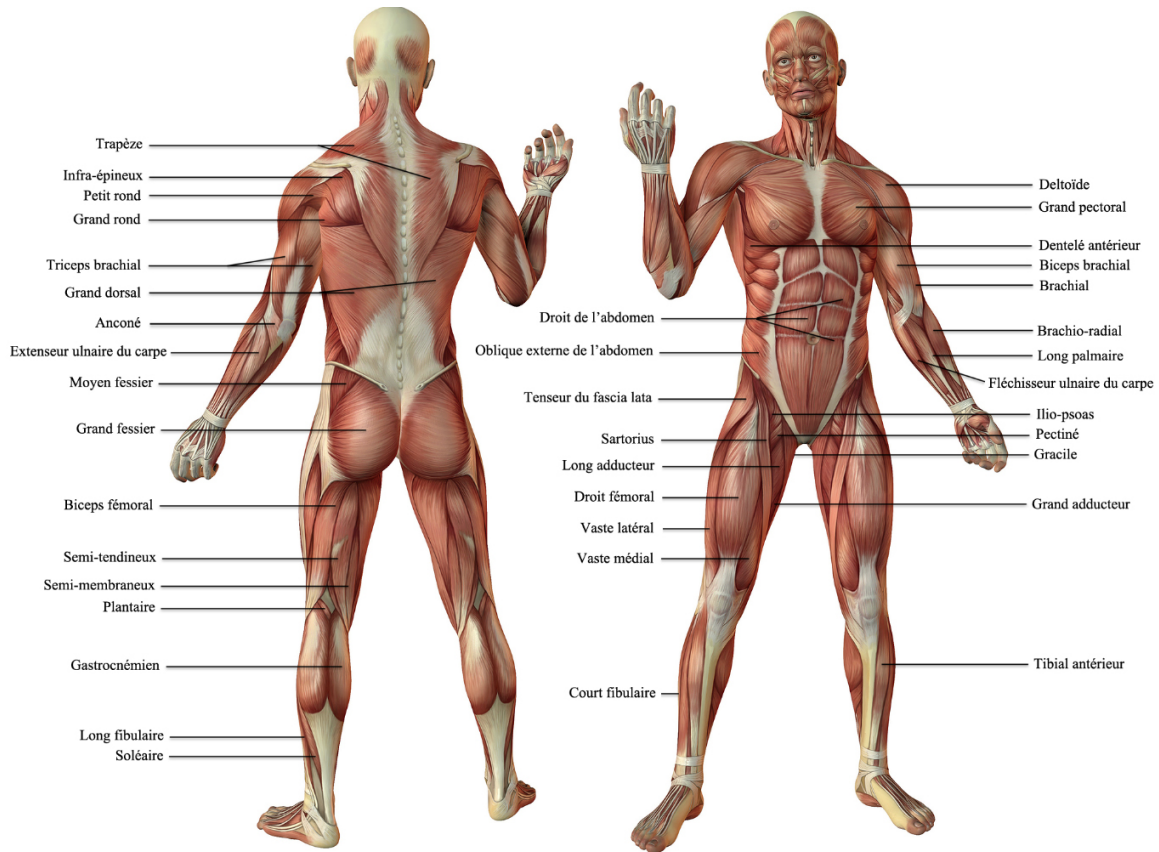


FIGURE 1.1 – **Illustration du système musculosquelettique.** Y sont indiqués les principaux muscles du corps humain.

D'autres éléments sont à prendre en compte pour une analyse **dynamique**, notamment le moment de frottement articulaire, et l'inertie créée par la mise en mouvement d'une masse. Ainsi la vitesse et l'accélération doivent être intégrées au problème de contrôle. L'équation du mouvement à un seul degré de liberté est alors la suivante avec le moment musculaire τ :

$$\tau = I.\ddot{\theta} + B.\dot{\theta} + GT(\theta, \gamma)$$

avec l'angle d'amplitude (θ), l'inclinaison du plan de mouvement par rapport à l'horizontale (γ), le moment d'inertie (I), le coefficient de frottement visqueux ($B=0,87$, comme utilisé par Nakano et al. 1999) et le couple gravitationnel $GT(\theta, \gamma)$.

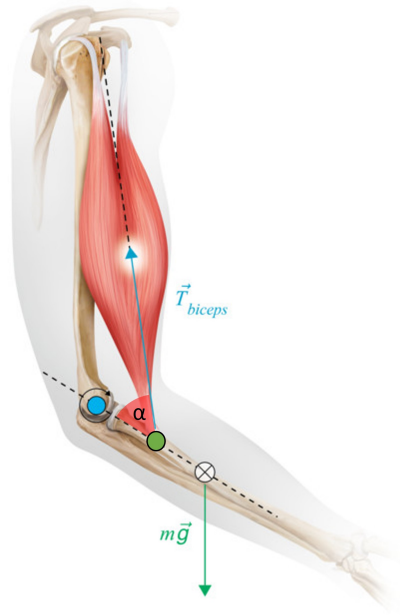


FIGURE 1.2 – **Illustration du principe fondamental de la statique** appliqué à une contraction simple du biceps.

Système nerveux

Le système nerveux humain est composé de l'encéphale, de la moelle épinière, des nerfs et des ganglions nerveux (Kandel et al. 2021). On distingue souvent le système nerveux central (cerveau et moelle épinière) du système nerveux périphérique (nerfs et ganglions). Le système nerveux est responsable de toutes les actions volontaires, involontaires, conscientes ou inconscientes. Son rôle est de transmettre des signaux entre le cerveau/la moelle épinière jusqu'aux différentes parties du corps. Le système nerveux est en lien avec le système musculosquelettique par l'intermédiaire des motoneuronnes.

L'encéphale, au sens large, est l'organe le plus complexe connu. Il est composé de cinq principales régions (Figure 1.3, Kandel et al. 2021), qui sont : le télencéphale (structure principale), le diencephale (structure plus profonde et impliquée notamment dans les tâches involontaires ou inconscientes), le mésencéphale (structure sous le diencephale et impliquée dans des fonctions élémentaires comme l'attention ou le réveil), le cervelet (structure plus imposante que les deux précédentes et situé postérieurement, il est largement admis qu'il est impliqué dans le contrôle du mouvement et l'apprentissage), et enfin le bulbe rachidien (dernière structure avant la moelle épinière, impliqué dans des fonctions vitales comme le rythme cardiaque ou la respiration). Le télencéphale est la partie principale et regroupe les différents lobes (frontal, pariétal, occipital et temporal) ainsi que la substance blanche. Le cerveau a notamment comme rôle de traiter les informations sensorielles.

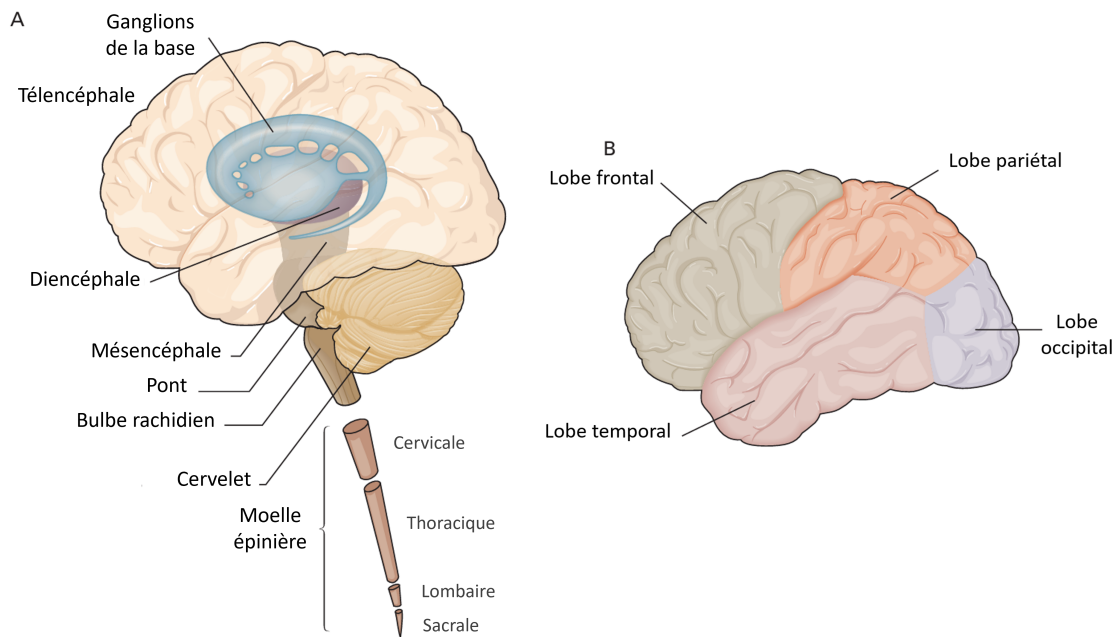


FIGURE 1.3 – **Organisation de l'encéphale.** A. Les sept principales parties du cerveau. B. Les quatre lobes du télencéphale.

Intégration sensorielle

L'environnement joue un rôle important dans le cadre du contrôle moteur. En effet, pour la réalisation correcte d'un mouvement, le corps doit capter des informations. Par exemple, l'information visuelle de la position d'une tasse de café pour la saisir. Les informations sensorielles peuvent provenir d'une multitude de sens (Kandel et al. 2021). La vision, l'audition, le toucher, le goût, l'odorat, la proprioception (perception de la position des différentes parties du corps), la perception vestibulaire (sensation de mouvement et d'équilibre), la sensibilité thermique (capacité à évaluer son activité physiologique) et la douleur sont considérés comme étant les principaux. L'intégration sensorielle est un processus par lequel le cerveau prend en compte les informations sensorielles de son environnement.

Chaque sens est associé à des récepteurs qui ont le rôle de détecter des modifications de l'environnement, mais ils ne peuvent pas tout capter, et ce n'est d'ailleurs pas le but. Les sens sont calibrés pour déceler des changements sur une plage optimale (Kandel et al. 2021). Par exemple, la vue est limitée à certaines longueurs d'onde (380 nm à 710 nm environ), il en est de même pour l'ouïe qui est limitée entre 20 Hz et 20000 Hz. Une fois cette détection faite, les récepteurs transmettent ces informations via des signaux électriques. Ils initient des potentiels d'action, des impulsions électriques traversent alors des nerfs (optique, olfactif, auditif ...) pour atteindre le cerveau. Les potentiels d'action voyagent alors vers le tha-

lamus (à l'exception des signaux olfactifs) pour un traitement préliminaire. De là, et pour un premier traitement fondamental, les signaux atteignent des cortex spécifiques propres à chaque sens (cortex visuel primaire V1, cortex somatosensoriel primaire S1 ou encore cortex auditif primaire A1, par exemple, voir Figure 1.4). D'autres zones corticales prennent ensuite le relais pour une intégration plus fine, ce sont les zones dites "secondaires" puis "associatives".

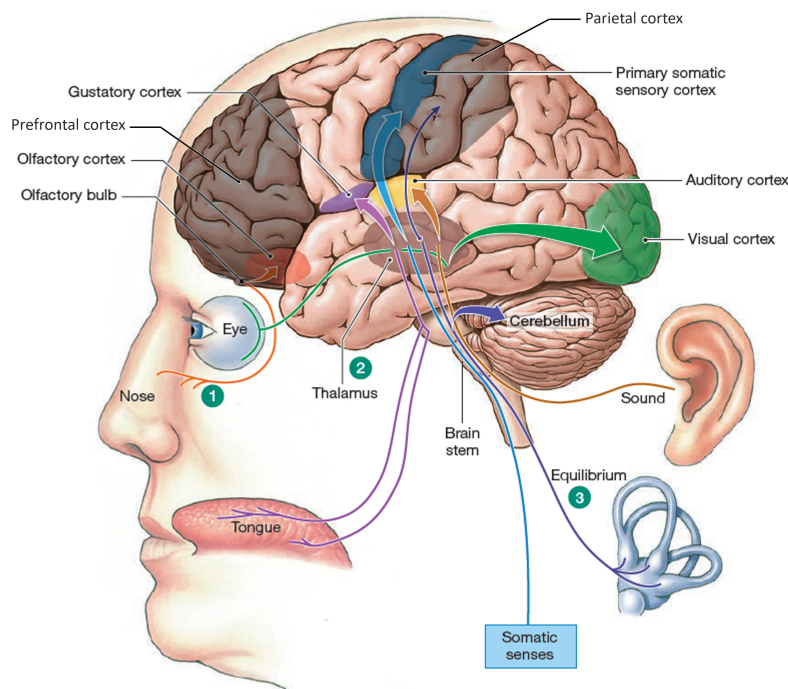


FIGURE 1.4 – Zones du cerveau impliquées dans l'intégration sensorielle.

Le cortex pariétal et le cortex préfrontal finalisent le traitement des signaux sensoriels (Kandel et al. 2021). Le cortex pariétal, en prenant appui sur les informations provenant des différents sens, construit une perception cohérente de l'espace et des objets, et il est essentiel pour la coordination motrice et la navigation spatiale. Le cortex préfrontal, quant à lui, intervient dans les fonctions exécutives en utilisant les informations sensorielles intégrées pour la prise de décision, la planification et la régulation des comportements complexes. Ensemble, ces régions permettent une interprétation et une utilisation sophistiquées des informations sensorielles pour guider nos actions et nos réponses cognitives.

Les contributions expérimentales qui vont être présentées par la suite découlent d'une théorie selon laquelle les humains seraient capables d'utiliser les effets de la gravité. Cette théorie sera discutée par la suite, mais il semble donc important de discuter de notre capacité à "sentir" cette gravité. Selon Dakin et Rosenberg (2018), la gravité serait perçue en utilisant principalement les informations visuelles, proprioceptives et vestibulaires. En effet, si

le système vestibulaire semble être le sens le plus à même de réaliser cette tâche, il donne des informations ambiguës pour différencier une accélération d'une inclinaison. D'autres sens seraient alors utilisés pour avoir une représentation précise de la gravité. Dans ce sens, une théorie largement répandue (Ernst et Banks 2002 ; Ernst et Bühlhoff 2004 ; Seilheimer et al. 2014) propose que notre cerveau serait capable de combiner les informations des différents sens pour se représenter l'environnement de manière cohérente. Selon cette théorie, la plupart de nos capacités sensorielles serait à chaque fois le résultat d'une combinaison de plusieurs sens, on parle d'intégration multi-sensorielle.

Il existe des tests permettant de quantifier la capacité des participants à percevoir correctement la verticale, et donc la gravité (voir Figure 1.5, Pérennou et al. 2005). La "Verticale Visuelle Subjective" (VVS ou SVV en anglais) est l'une de ces mesures. Le participant est isolé de tous repères verticaux et doit remettre à la verticale une droite plus ou moins inclinée. Il existe des variantes de ce test. Par exemple, le participant doit annoncer dans quel sens la droite est inclinée plutôt que de remettre la droite à la verticale. Le contexte peut aussi être manipulé pour complexifier la tâche (Witkin et Asch 1948). Le "Rod-and-Frame" est une de ces variantes, il repose sur l'utilisation d'une tige (ou d'une droite sur un écran) et d'un cadre, cela permet à l'expérimentateur de faire varier le cadre de référence visuel du participant et de tester ainsi l'effet sur sa perception de la verticale. Dans tous les cas, ce test est largement basé sur la vision. Il existe aussi des tests dit haptiques, ou tactiles, permettant de mesurer la "Verticale Haptique Subjective" (VHS ou SHV en anglais). Ils consistent à demander aux participants de remettre à la verticale un cylindre sans vision à l'aide de leur main. La proprioception et le toucher sont les sens principalement impliqués dans cette tâche. Enfin, il est possible de mesurer la "Verticale Posturale Subjective" (VPS ou SPV en anglais). L'idée est alors d'être capable de se remettre droit après avoir été incliné, cette fois-ci, toujours sans repère visuel. Le système vestibulaire est alors principalement engagé. Ces tests permettent de mettre en avant l'utilisation d'un sens mais la représentation découle tout de même d'une combinaison. En effet, Bronstein et al. (2003) ont montré que chez les patients souffrant de lésions au niveau vestibulaire, la perception de la verticale visuelle était faussée, alors que la verticale haptique restait intacte. Ces informations sensorielles permettant la perception de la verticale sont prises en compte et traitées dans certaines régions spécifiques du cerveau.

Rousseau et al. (2021) ont demandé à des participants de réaliser des mouvements verticaux et horizontaux de la main en enregistrant l'activité cérébrale à l'aide d'un IRM. En contrastant l'activité cérébrale des mouvements verticaux à celle des horizontaux, les auteurs ont pu montrer que l'insula était particulièrement impliquée dans la réalisation des mouvements verticaux lorsqu'il n'y a pas de signaux visuels. Les auteurs ont aussi pu re-

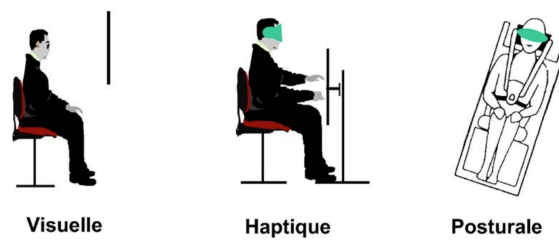


FIGURE 1.5 – **Verticale subjective.** Différentes modalités de mesurer la verticale subjective.

produire des résultats connus par rapport à l'activation de certaines zones cérébrales liées au système vestibulaire (le cortex prémoteur, le cortex insulaire bilatéral, le cortex somatosensoriel primaire gauche, l'hippocampe bilatéral, le cortex cingulaire dorso-postérieur, le cortex préfrontal gauche, le gyrus temporal moyen bilatéral et le cervelet antérieur) comme Bottini et al. (1994) et Bense et al. (2001) avaient déjà pu le montrer.

Un autre paradigme a été utilisé pour investiguer les recrutements corticaux par rapport à la gravité. Les participants ont observé la chute d'objets (Lacquaniti et al. 2013, Indovina et al. 2005) pendant l'enregistrement de l'activité cérébrale à l'aide d'un IRM. Plusieurs conditions ont été testées en faisant varier la vitesse de chute pour simuler différentes "gravités" (négative ou positive). L'insula s'est trouvée être à nouveau particulièrement recrutée lorsque la chute de l'objet correspondait à une chute naturelle que la gravité aurait pu engendrer. La jonction temporo-pariétale s'est aussi révélée recrutée.

Une fois l'environnement représenté correctement, le corps peut alors se déplacer. Pour cela il contracte les muscles striés squelettiques.

Contraction musculaire pour la réalisation d'un mouvement

La réalisation d'un mouvement débute dans le cerveau, où de nombreuses zones se coordonnent pour générer les commandes motrices adaptées. Les cortex préfrontal et pariétal donnent une représentation de l'environnement au cortex prémoteur et à l'aire motrice supplémentaire qui seront ensuite recrutés dans le cadre de mouvements complexes ou de l'organisation de séquences. Les ganglions de la base et le cervelet ont un rôle d'ajustement. Enfin, le cortex moteur primaire génère un potentiel d'action directement envoyé aux muscles via des neurones moteurs supérieurs, qui traversent le tronc cérébral et descendent la moelle épinière par les voies corticospinales (cerveau et moelle épinière). Au bout de la moelle épinière et avant de passer au nerf périphérique, le signal excite un motoneurone, qui transmet l'influx nerveux via les nerfs périphériques jusqu'à la fibre musculaire cible (Perrier 2013).

Pour comprendre comment se déroule une contraction au niveau musculaire, il est nécessaire de disséquer le muscle (voir Figure 1.6). On observe qu'un muscle est composé de faisceaux de fibres musculaires (un motoneurone innerve une centaine de fibres musculaires au niveau du biceps), qui à leur tour sont formées de myofibrilles. C'est à ce niveau que se produit la contraction musculaire. Chaque myofibrille est constituée d'une multitude de sarcomères capables de se raccourcir. Ces sarcomères sont composés de plusieurs protéines, notamment la myosine, l'actine, la titine, la troponine et la tropomyosine. La commande venant du nerf périphérique provoque une dépolarisation de la membrane musculaire, conduisant à la libération de calcium par le réticulum sarcoplasmique. Le calcium se lie à la troponine, entraînant un changement de la tropomyosine et libérant l'actine. Les têtes de myosine peuvent alors se lier à l'actine, formant des ponts croisés et utilisant l'énergie de l'ATP (adénosine triphosphate, molécule porteuse d'énergie) pour faire glisser les filaments d'actine, raccourcissant ainsi le sarcomère et produisant la contraction (Tortora et al. 2022). La relaxation musculaire se produit lorsque le calcium est pompé pour retourner dans le réticulum sarcoplasmique et que les sites actifs sur l'actine sont de nouveau masqués par la tropomyosine. Une contraction musculaire est le résultat du travail de plusieurs motoneuronnes pouvant innerver jusqu'à 500 000 fibres musculaires dans le cas du biceps brachial.

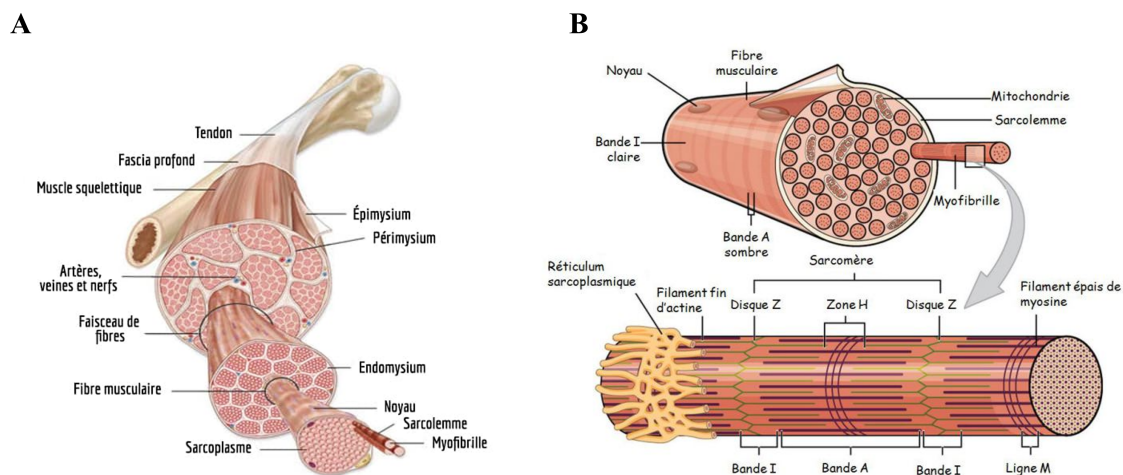


FIGURE 1.6 – **Dissection de muscle squelettique strié humain.** A. Premier et B. second niveau de dissection.

Il est possible de mesurer cette activité musculaire. En effet, le phénomène de dépolarisation de la membrane musculaire fait entrer des ions sodium (chargés négativement) à l'intérieur de la cellule et libère des ions potassium (chargés positivement). Une fois un "po-

tentiel d'action" (seuil d'ions sodium) atteint, une repolarisation a lieu et restaure l'équilibre de repos. Ces échanges d'ions, par définition, chargés électriquement, génèrent une faible tension électrique. Il est possible, en positionnant des électrodes en surface du muscle, de mesurer et quantifier cette activité (Konrad 2006). Des chercheurs ont évalué la position idéale des électrodes à utiliser pour les principaux muscles du corps (Barbero et al. 2012). Une fois l'activité EMG enregistrée, il est nécessaire de traiter ce signal. Plusieurs étapes sont classiquement réalisées : rectification (transformation des valeurs négatives en valeurs positives), filtre (suppression des fréquences ne correspondant pas à de l'activité physiologique, inférieures à 30 Hz ou supérieures à 300 Hz), intégration ("Root-Mean-Square, récupération de l'enveloppe du signal, voir Figure 1.7 A). Il est important de noter que le niveau d'activité électrique mesuré n'est pas directement lié au niveau de force produit. En effet, Place et al. (2006) ont demandé à des participants de maintenir un niveau électromyographique constant de l'activité des quadriceps en maintenant une contraction isométrique d'extension du genou (voir Figure 1.7 C). Ils ont pu observer une diminution du couple produit au cours du temps (environ 2 minutes) alors que le niveau électromyographique était bien maintenu. Dans la même idée, Anders et al. (2008) ont demandé à des participants de produire plusieurs niveaux de force (en % de leur force maximum) et ont mesuré l'activité électromyographique. Ils ont pu montrer que l'activité EMG n'était pas linéairement corrélée au niveau de force (voir Figure 1.7 B). Cette technique sera largement utilisée dans le cadre des expériences en lien avec cette thèse.

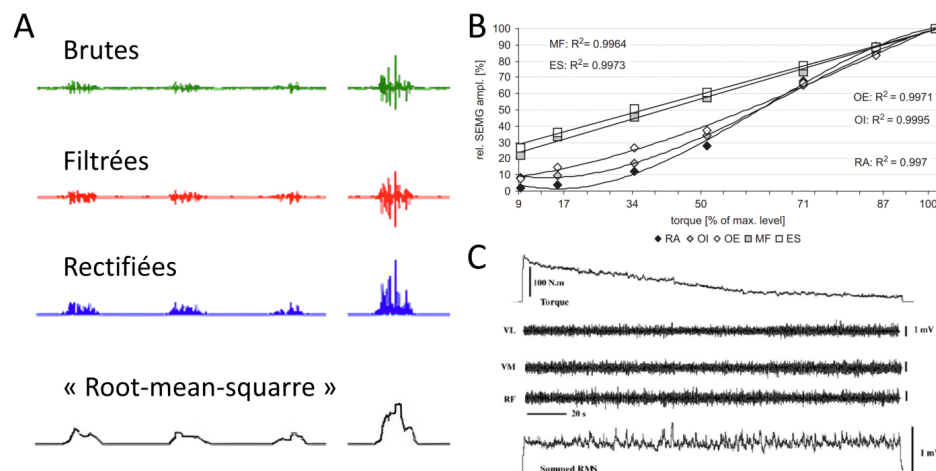


FIGURE 1.7 – **Traitement et limites de l'électromyographie.** A. Illustration du post-traitement en trois étapes des données électromyographiques. B. Lien non linéaire en EMG et niveau de force, adapté de Anders et al. (2008). C. Baisse de couple pendant le maintien d'un niveau EMG constant, adapté de Place et al. (2006).

Contraintes liées aux mouvements

Nous avons vu que le corps doit prendre en compte son environnement (contraintes externes) pour réaliser un mouvement. Mais il doit aussi prendre en compte des contraintes internes. Franklin et Wolpert (2011) ont mis en avant cinq contraintes à gérer. i) La **redondance**, la complexité du corps humain a été décrite dans les sections précédentes. Ce grand nombre d'articulations, de muscles et d'os permet une infinité de mouvements possibles pour atteindre une cible. Comment choisir ? ii) Le **bruit** et l'**incertitude**, notre système nerveux est en fait un système électrique et, comme tout système électrique, il est sujet au bruit (Faisal et al. 2008). Il a été montré que le bruit contamine la planification des mouvements, la perception de notre environnement, et la commande descendante. Comment le corps fait-il pour prendre en compte ce bruit ? iii) Les **délais**, les commandes descendant du cerveau jusqu'aux muscles, par exemple, ne se déplacent pas instantanément. En effet, on parle de délai électromécanique. Ce délai dépend de plusieurs paramètres comme la distance entre le muscle et le cerveau, il se situe autour de 100 ms. Ce délai concerne la contraction musculaire (délai électro-mécanique), mais toutes les autres fonctions du corps présentent également des délais. Les informations visuelles prennent du temps pour passer de l'œil au cerveau, pour être traitées et enfin pour qu'elles bénéficient à la planification d'un mouvement adapté. Selon la tâche à réaliser, les chercheurs ont trouvé qu'il fallait en moyenne 225 ms pour cliquer sur un bouton après un stimulus visuel (Welford et Brebner 1980), 175 ms après un stimulus auditif (Kemp 1973) et 150 ms pour réagir à une pression tactile (Galton 1890). Comment le cerveau gère l'ensemble de ces délais ? iv) La **non-stationnarité**, le fait que notre corps évolue à court terme (dû à la fatigue par exemple) mais aussi de manière naturelle tout au long de notre vie. Nos segments s'allongent pendant l'enfance, par exemple, et notre force baisse lors du vieillissement (Lindle et al. 1997). Les commandes nerveuses doivent s'adapter à ces changements. v) La **non-linéarité**, l'idée ici est que le niveau de la commande motrice descendante n'évolue pas de manière linéaire avec le niveau de force produit. Mais il existe plusieurs autres relations non-linéaires comme les propriétés mécaniques des tendons (Zajac 1989). Comment le corps peut-il prévoir ces relations complexes à l'avance ?

Franklin et Wolpert (2011) proposent que le cerveau utilise cinq mécanismes computationnels pour limiter l'impact de ces difficultés : le contrôle optimal par rétroaction, le contrôle par impédance, le contrôle prédictif, la théorie de la décision bayésienne et l'apprentissage sensorimoteur. Ensemble, ces mécanismes de calcul permettraient un comportement sensorimoteur habile et fluide. Nous détaillerons certains de ces processus dans la partie suivante.

1.1.2 Types de contrôle du mouvement et modèles internes

Cette partie sera consacrée à la description de processus assurant le contrôle de la motricité. Nous détaillerons quatre processus impliqués dans le contrôle du mouvement volontaire : le contrôle par rétroaction, le contrôle par proaction, les modèles internes, et enfin l'adaptation sensorimotrice.

Contrôle par rétroaction

Le contrôle par rétroaction (ou boucle fermée) est un mode de fonctionnement théoriquement simple, qui fonctionne par retours sensoriels. L'idée est de contrôler l'état de l'effecteur en permanence et d'envoyer des commandes motrices adaptées. C'est un type de contrôle du mouvement permettant d'être précis grâce aux corrections possibles. Le point faible de ce type de contrôle est sa lenteur. L'utilisation des retours sensoriels nécessite leur attente, leur traitement, et le renvoi de nouvelles commandes correctrices.

Prenons l'exemple d'un mouvement très lent en direction d'une cible (plusieurs secondes). Sachant que le délai approximatif pour utiliser les informations visuelles est d'environ 200 ms, il sera possible de corriger petit à petit le mouvement jusqu'à atteindre correctement la cible.

Les aires cérébrales impliquées dans le contrôle d'un mouvement par rétroaction seraient, selon Seidler et al. (2004) le cortex sensorimoteur ipsilatéral, plusieurs régions du cerebellum et le thalamus.

Pour compenser la lenteur du mécanisme rétroactif, un autre type de contrôle est utilisé. Il n'est pas sujet aux délais, c'est le contrôle prédictif.

Contrôle par proaction et combinaison

Le contrôle par proaction (ou boucle ouverte) désigne un mode de fonctionnement pour lequel les retours sensoriels n'ont pas le temps d'être traités. L'idée est donc d'envoyer des commandes en prédisant leurs effets. Si l'on connaît à la fois l'état actuel du corps et la commande motrice descendante, on peut estimer l'état suivant du corps.

De nombreux mouvements nécessitent l'utilisation de ce mode de contrôle. En effet, si la plupart des mouvements dure plus de 200 ms la première phase d'initiation et d'accélération reste à prédire. Prenons l'exemple de mouvements de pointage verticaux simples à un seul degré de liberté qui ont été largement étudiés (voir Figure 1.8, Gaveau et Papaxanthis

2011, Gaveau et al. 2014, Gaveau et al. 2016, Gaveau et al. 2021, Poirier et al. 2022). Ces mouvements rapides (≈ 400 ms) ne peuvent bénéficier d'une correction qu'à partir de la moitié du mouvement. Mais la seconde moitié d'un mouvement dépend largement de son initiation. De plus, Gaveau et Papaxanthis (2011) et Gaveau et al. (2021) ont montré que l'adaptation de la planification survenait dans les 80 premières millisecondes du mouvement. C'est pourquoi il a été proposé que ce type de mouvement soit largement contrôlé par proaction. Des modèles internes sont alors nécessaires pour générer une commande motrice permettant de prendre en compte les effets de la gravité sur le bras, le moment inertiel engendré par l'accélération du mouvement ou encore les frottements internes de l'articulation de l'épaule.

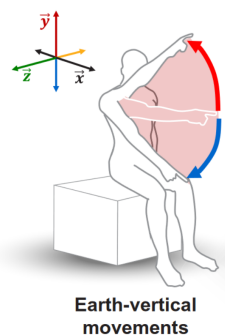


FIGURE 1.8 – **Illustration d'un mouvement de pointage** vertical simple à un seul degré de liberté. Il s'agit d'une rotation autour de l'articulation de l'épaule avec le coude et le poignet fixés. Adapté de Gaveau et al. (2021).

Dans la plupart des actions de la vie de tous les jours, les deux systèmes (proaction et rétroaction) sont utilisés de manière simultanée (voir Figure 1.9). Un contrôleur de type proaction génère une commande motrice pour la réalisation d'un mouvement. Les erreurs qui surviennent au cours du mouvement ne sont corrigées qu'une fois les délais passés. Après ce laps de temps, les états souhaité et détecté peuvent être comparés pour générer un signal d'erreur, qui contribue à potentiellement produire une nouvelle commande motrice.

Modèles internes

Un modèle interne serait selon Wolpert et al. (1995) "un réseau neuronal qui imite le comportement d'un processus naturel". Cette idée n'est pas nouvelle, elle était déjà développée il y a plus de 70 ans et a eu une première définition par Craik (1943) : "If the organism carries a 'small-scale model' of external reality and of its own possible actions within its head, it is able to try out various alternatives, conclude which is the best of them, react to future situations

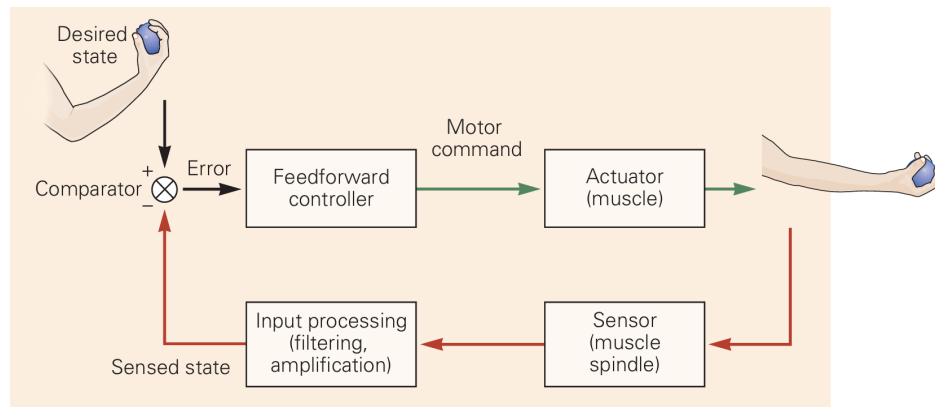


FIGURE 1.9 – **Combinaison des modèles proactif et rétroactif** pour la réalisation d'un mouvement simple. Adapté de Kandel et al. (2021).

before they arise, utilize the knowledge of past events in dealing with the present and future, and in every way to react in a much fuller, safer, and more competent manner to the emergencies which face it. L'idée étant que des réseaux neuronaux seraient capables de représenter la biomécanique du corps humain ou les lois physiques qui régissent notre monde et pourraient tester des actions dans le modèle avant leur réalisation dans le "vrai" monde. Trois types de modèles existent, les modèles internes directs, les modèles internes inverses (voir Figure 1.10) et les modèles caractérisant l'environnement extérieur (Miall et Wolpert 1996).

Le modèle direct (ou prédictif ou "Forward model" sur la Figure 1.10) a pour fonction de prédire les futurs états (position, vitesse ...) ainsi que les conséquences sensorielles d'un mouvement en utilisant une copie de la commande motrice avant que le mouvement ne soit produit. Cette copie, couplée à l'état actuel, permet ainsi de prédire l'état futur de l'effecteur. De plus, ce modèle utilise la connaissance de l'état initial et une copie de la commande motrice pour prédire les conséquences sensorielles de l'action sur la base de l'état futur estimé par le modèle interne.

Le modèle inverse (dit aussi "contrôleur" sur la Figure 1.10), utilise les informations sensorielles pour déterminer la position réelle et actuelle du corps, mais aussi la position désirée. Ces informations sont les entrées pour déterminer les commandes motrices nécessaires pour passer de l'état actuel à l'état désiré. Par exemple, dans une tâche de flexion du bras, la position souhaitée du bras ainsi que sa position actuelle sont introduites dans le modèle inverse, et le modèle inverse génère les commandes motrices nécessaires pour contrôler le bras et l'amener dans la configuration souhaitée : une contraction du biceps principalement.

Ces deux types de modèles internes ne sont pas à dissocier puisqu'ils fonctionnent en-

semble (voir Figure 1.10). Le modèle inverse détermine les commandes motrices qui produiront un mouvement, tel qu'une flexion du bras. Une commande motrice descendante agit sur le système musculo-squelettique pour produire le mouvement. Une copie de la commande motrice est transmise à un modèle direct qui simule l'interaction entre le système moteur et l'environnement, permettant ainsi de prédire et d'anticiper les conséquences du mouvement.

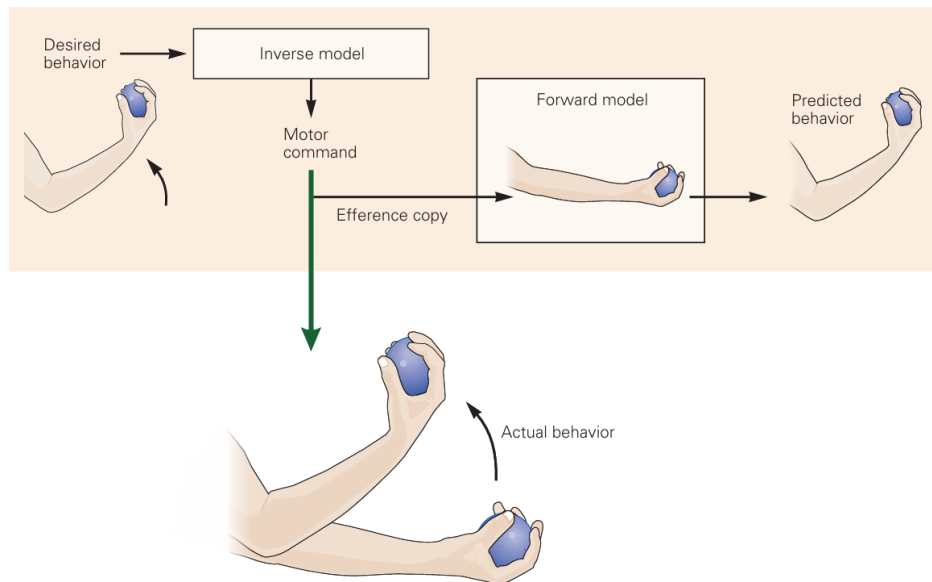


FIGURE 1.10 – **Fonctionnement combiné des modèles internes.** Les modèles inverse et direct fonctionnent de pair dans cet exemple de flexion du coude. Adapté de Kandel et al. (2021).

Les modèles internes dont le rôle est de définir l'environnement ont été décrits par O. White et al. (2020) et Famié et al. (2022). Famié et al. (2022) présente un modèle interne du frottement d'un objet sur une surface, tandis que les revues de O. White et al. (2020) et de Lackner et DiZio (2000) présentent le modèle interne propre à la force de gravité. Ce cas spécifique nous intéresse particulièrement dans le cadre de la thèse. Un certain nombre de preuves ont été publiées quant à l'existence de ce modèle. Plusieurs expériences portant sur la chute d'objets (McIntyre et al. 2001 ; Zago et al. 2008 ; Senot et al. 2005 ; Senot et al. 2012) ont permis d'avancer sur la question. L'idée ici était d'estimer correctement la dynamique d'objets chutant pour les attraper. Les chercheurs ont utilisé différentes vitesses en jouant sur la gravité (1g, 0g). Les mouvements visant à intercepter les objets accélérés par la gravité terrestre classique (1g) étaient correctement coordonnés. A l'inverse, l'interception des objets chutant en 0g n'était pas correctement réalisée. Même après un entraînement intensif en 0g, l'interception se faisait toujours trop tôt, constituant une preuve que les informations visuelles ne sont pas suffisantes pour réaliser cette tâche et qu'un modèle interne existe et

calcule le temps de chute. D'autres chercheurs ont travaillé sur la perception de certaines postures pour mettre en avant l'existence d'un modèle interne propre à la gravité. Laurens et al. (2013) et Rosenberg et Angelaki (2014), entre autres, ont étudié la capacité de macaques à traiter les informations sur l'accélération ou sur l'inclinaison en enregistrant l'activité cérébrale à l'aide de mesures électrophysiologiques. Ils ont pu montrer que certains neurones encodent de la même manière des accélérations réelles ainsi que des accélérations erronées simulées. Ces résultats supportent à nouveau l'existence d'un modèle interne de la gravité.

Les aires cérébrales impliquées dans un mouvement tendant vers un mode de contrôle prédictif seraient selon Seidler et al. (2004) le cortex moteur primaire, le cortex prémoteur et les ganglions de la base.

Ces modèles internes servent à contrôler nos mouvements. Deux grands types de contrôles de mouvements existent.

De nombreux éléments évoluent au cours de la vie, notamment les mensurations du corps humain. Les modèles internes doivent donc se recalibrer constamment via un apprentissage.

Apprentissage & Adaptation sensorimotrice

Un autre processus permet de contrer les difficultés inhérentes aux mouvements, il s'agit de l'apprentissage. Il se définit comme la formation d'un nouveau schéma moteur par une pratique récurrente (Bastian 2008). Ce schéma, une fois appris, peut être immédiatement rappelé. Dans le champ du contrôle moteur, l'apprentissage est différent de l'adaptation. Néanmoins, la répétition d'adaptation peut mener à un apprentissage (un étalonnage nouveau et permanent du contrôle moteur). L'adaptation peut se définir selon T. A. Martin et al. (1996) comme une *"modification d'un mouvement d'un essai à l'autre sur la base d'un retour d'information sur les erreurs, lorsque les critères suivants sont remplis. Premièrement, le mouvement conserve son identité d'action spécifique (par exemple « atteindre ») mais change en termes d'un ou plusieurs paramètres (par exemple le modèle de force ou de direction). Deuxièmement, le changement se produit avec la répétition ou la pratique du comportement et est progressif sur quelques minutes ou quelques heures. Troisièmement, une fois adapté, l'individu ne peut pas retrouver le comportement antérieur; au lieu de cela, il présente des « séquelles » et doit « désadapter » le comportement par la pratique, de la même manière progressive et continue, pour revenir à l'état d'origine."*

Ce processus d'adaptation sensorimotrice a largement été utilisé dans le domaine du contrôle moteur pour comprendre le fonctionnement du cerveau. L'adaptation a été étudiée

avec tous types de mouvements, mais particulièrement avec des mouvements du membre supérieur. Un paradigme, abondamment utilisé, consiste à demander à des participants de pointer des cibles avec la poignée d'un robot (voir Figure 1.11 A), et de perturber le mouvement. Les participants ne voient pas leur main, mais un curseur la représentant sur un écran. La perturbation peut être simplement visuelle, le curseur peut alors se dissocier de la position réelle de la main (voir Figure 1.11 B, gauche). Un autre type de perturbation largement utilisé consiste à appliquer une force perpendiculaire à l'axe du mouvement (voir Figure 1.11 B, droite). Dans les deux cas, les participants peuvent alors adapter la trajectoire et la vitesse du mouvement, mais aussi le recrutement musculaire. On peut alors observer le phénomène d'adaptation résultant d'une combinaison entre stratégie explicite et stratégie implicite (voir Figure 1.11 C).

Un autre paradigme, qui se veut plus écologique, consiste à étudier des mouvements de pointage verticaux libres, comme illustré sur la Figure 1.11 D. En modifiant l'environnement gravitaire (1g et 0g), on peut aussi observer le processus d'adaptation. Par exemple, Gaveau et al. (2016) ont demandé à des participants de réaliser une tâche de pointage pendant des phases d'apesanteur (causées par les paraboles d'un avion spécifiquement équipé pour) et dans un environnement normal. Ils ont pu observer une modification de l'organisation temporelle des mouvements (voir Figure 1.11 E et F). Une expérience similaire avait été menée en laboratoire et consistait à réaliser ces mouvements de manière normale et en mettant le participant à l'envers (Barbusse et al. 2024).

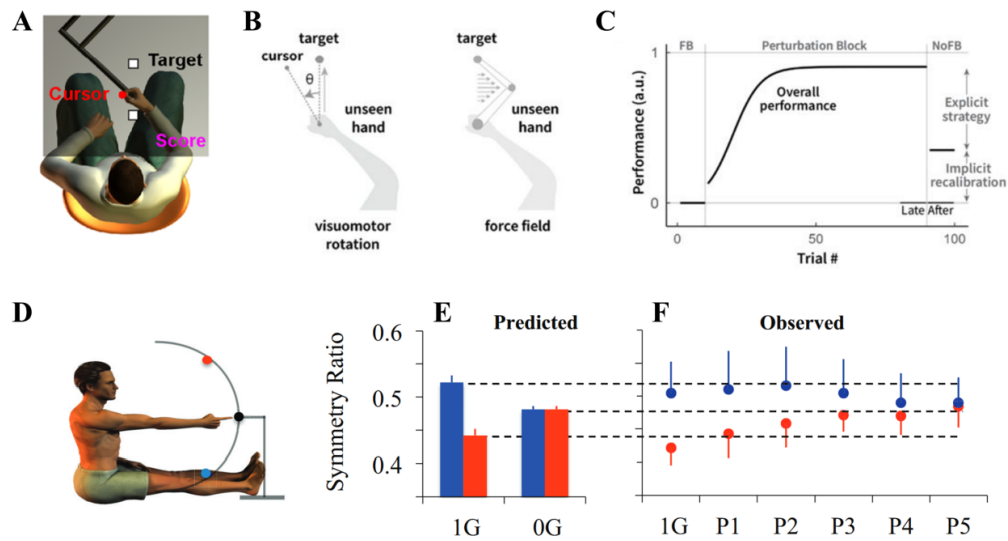


FIGURE 1.11 – **Étude de l'adaptation** **A.** Tâche classique de pointage réalisée avec un robot pouvant perturber le mouvement. **B.** Perturbation visuelle (gauche) et perturbation à l'aide d'un champ de force (droite). **C.** Courbe d'adaptation classique mêlant des stratégies explicite et implicite. **D.** Tâche de pointage à un degré de liberté adapté au vols paraboliques. **E.** Organisation temporelle de mouvement de pointage libre prédite par un modèle. **F.** Évolution de l'organisation temporelle au fur et à mesure des paraboles mettant le participant en apesanteur. Adapté de Izawa et Shadmehr (2011), Cisneros et al. (2024) et Gaveau et al. (2016)

Ces mécanismes permettent la réalisation de mouvements que nous qualifions classiquement comme "*réussis ou encore optimaux*". Mais que sont vraiment des mouvements réussis? Qu'est-ce l'optimalité du mouvement?

1.1.3 Optimisation de la motricité

Bien que le système musculosquelettique soit complexe et permette une infinité de mouvements possibles, les êtres vivants suivent des trajectoires qui se répètent de manière reproductible d'après Morasso (1981). Des chercheurs ont essayé de comprendre pourquoi nos mouvements présentent une telle régularité (Harris et Wolpert 1998; Flash et Hogan 1985). Si on demande à quelqu'un d'attraper une tasse, il y a de fortes chances qu'il le fasse comme la plupart des gens et de la même manière s'il doit le faire plusieurs fois. On dit que nos mouvements sont stéréotypés, mais pourquoi bougerions-nous de telle manière ? Peut-être parce que ce serait la meilleure manière de le faire ? Quels critères sont sélectionnés par le cerveau pour décider qu'un mouvement est meilleur qu'un autre ? Nous verrons dans cette partie la théorie du contrôle optimal, puis le cas spécifique lié à l'optimisation de l'effort.

Théorie du contrôle optimal

De nombreuses études ont rapporté l'aspect stéréotypé de nos mouvements (Morasso 1981; Shadmehr et Wise 2005; Boessenkool et al. 1998; Torricelli et al. 2023; Atkeson et Hollerbach 1985; Hollerbach et Flash 1982; Abend et al. 1982; Soechting et Lacquaniti 1981). Les auteurs ont pu observer des mouvements de pointage très reproductibles, avec des profils de vitesse et des trajectoires quasi-rectilignes très similaires. Berardelli et al. (1996) se sont intéressés à l'activité musculaire et ont fait le même constat. L'explication avancée la plus probable est liée à l'optimisation du mouvement. L'idée centrale est la suivante : parmi l'infinité de mouvements (trajectoires, activations musculaires...) satisfaisant l'atteinte d'un objectif, un mouvement est plus avantageux que les autres. Selon Todorov (2006), le cerveau aurait évolué pour générer des comportements efficaces. Les stratégies de contrôle du mouvement pourraient donc être expliquées par le théorie du contrôle optimal.

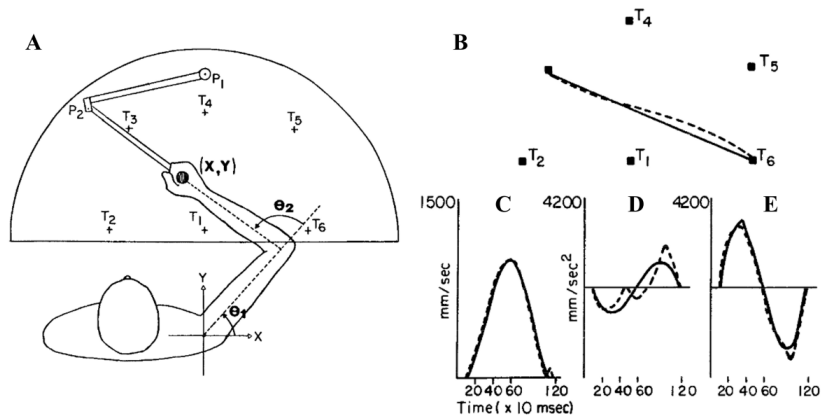


FIGURE 1.12 – **Preuve de contrôle optimal de la motricité.** A. Tâche de pointage horizontale réalisée avec un robot. B. Trajectoire simulée par le modèle (ligne continue) et réelle (ligne pointillée). C. Profil de vitesse simulé par le modèle (ligne continue) et réel (ligne pointillée). Et D. et E. Profil d'accélération décomposé selon les deux axes (D. axe Y et E. axe X), simulé par le modèle (ligne continue) et réel (ligne pointillée). Adapté de Flash et Hogan (1985).

Étudier le contrôle optimal nécessite un ensemble d'outils mathématiques, avec notamment des fonctions de coûts. L'idée est alors d'enregistrer des données expérimentales de mouvements et d'essayer d'en déduire une fonction de coût selon laquelle le comportement observé est optimal. Flash et Hogan (1985), par exemple, ont demandé à des participants de réaliser des mouvements horizontaux en tenant la poignée d'un bras robotisé (voir Figure 1.12 A). Ils ont pu observer des mouvements avec des trajectoires quasi linéaires et avec des profils de vitesse en forme de cloche (voir Figure 1.12 B, C, D et E). Ces caractéristiques étaient relativement bien prédites par un modèle de minimisation de la secousse (fluidité du mouvement).

De nombreux autres auteurs ont utilisé ce cadre pour étudier le contrôle du mouvement. Uno et al. (1989) et Nakano et al. (1999), en utilisant les variations de couples comme critère de minimisation, ont pu reproduire la cinématique du bras. Harris et Wolpert (1998) ont utilisé un modèle de minimisation de la variance et ont pu retrouver les données expérimentales (cinématiques et électromyographiques) de mouvements des yeux et du bras. Ben-Itzhak et Karniel (2008) ont utilisé l'accélération comme critère à minimiser pour le même type de mouvements. Enfin, Körding et Wolpert (2004), pour la même tâche, ont constaté qu'un modèle de minimisation de l'erreur permettait aussi la reproduction des données empiriques. Parmi ces multiples modèles qui semblent plus ou moins bien reproduire les données expérimentales, un autre critère a été utilisé. Il s'agit de l'effort. Les travaux de cette thèse se sont particulièrement intéressés à la minimisation de l'**effort**.

Effort & Contrôle optimal

Dans le cadre de cette thèse, l'effort correspondra à deux choses relativement distinctes.

Premièrement, et d'un **point de vue physiologique**, l'effort peut faire référence à la consommation d'énergie du corps. Les muscles, via leurs contractions, sont des organes consommateurs de molécules d'ATP. Ces molécules proviennent de la dégradation des glucides, lipides et protéines à l'aide d'oxygène (Meléndez-Hevia et al. 1996). Lors de tâches physiques peu intenses et durant plusieurs minutes, le processus aérobie est principalement sollicité. La demande en énergie augmente progressivement et provoque une hausse de la consommation d'oxygène. Ce n'est pas le cas pour des tâches très intenses et de durée très courte, pour lequel le processus anaérobie sera le plus mis en jeu. Ce processus n'a pas besoin d'oxygène. Dans le cas de tâches aérobies, il est possible de mesurer la consommation d'énergie à l'aide du volume d' O_2 utilisé (Brockway 1987; Beaver et al. 1981).

Deuxièmement, l'effort peut faire référence à **l'effort perçu**. Marcora (2010) reprenant les idées de Borg (1962) définit l'effort comme "*la sensation consciente de la difficulté, de la charge et de la pénibilité d'une tâche physique*". Cette sensation est dissociée de la douleur, de l'ennui ou de l'inconfort. Il est donc possible de mesurer la perception de l'effort de participants réalisant des tâches physiques en utilisant des échelles. Les plus connues (voir Figure 1.13) étant : i) la RPE (Rating of Perceived Exertion). C'est une échelle allant de 6 à 20 (Borg 1998). ii) La CR10 est une échelle allant de 0 à 10 mais pouvant aller au delà de 10 (Borg 1998). iii) La CR100 est une évolution de la CR10 allant de 0 à 100 permettant une mesure plus précise (Pageaux 2016). Les bases neurophysiologiques sous-tendant la capacité des participants à percevoir leur effort font encore débat. Un modèle présenté, entre autres, par Pageaux (2016), Pageaux et Gaveau (2016) et Bergevin et al. (2021), propose que les participants auraient accès à une copie des commandes motrices. Ils pourraient ainsi précisément estimer le niveau d'engagement. Le niveau de preuve semble cependant limité à des études corrélant l'effort, mesuré de manière physiologique (via de l'électromyographie et les ondes corticales liées à l'effort : les ondes MRCP), à la perception de l'effort de participants pendant des tâches où les différences de charges étaient accessibles consciemment (De Morree et Marcora 2015).

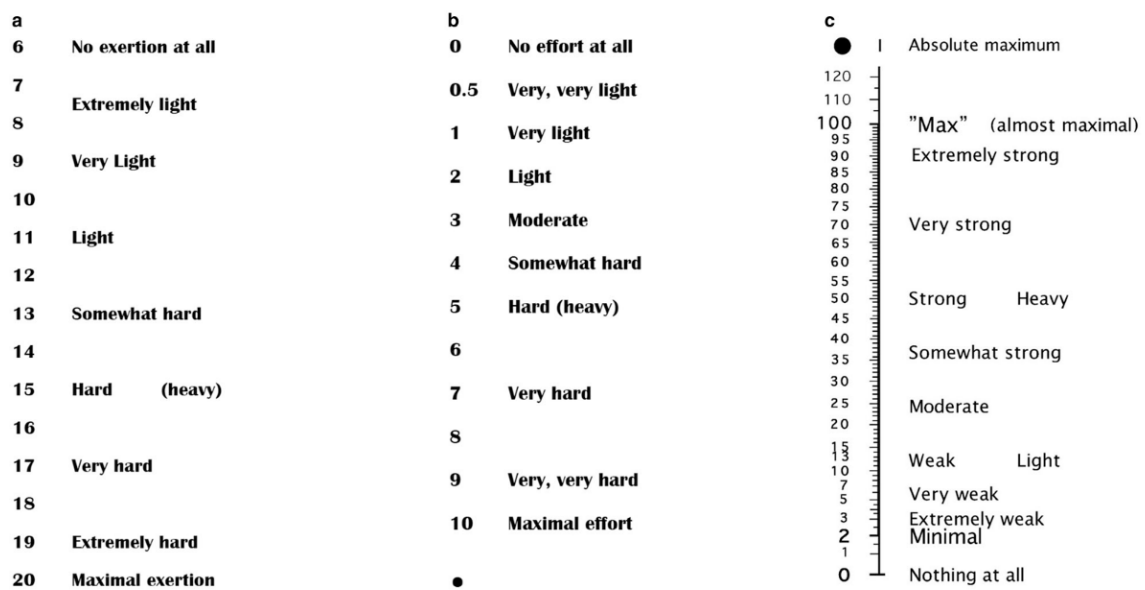


FIGURE 1.13 – Échelles de mesures de la perception de l’effort. A. "RPE scale", échelle présentée par Borg (1998). B. Échelle CR10, présentée par Borg (1998). C. Échelle CR100, présentée par De Morree et Marcora (2015). Ces échelles ont leur équivalents validés en français, ou en cours de validation.

La mesure de l’effort (physiologique) a été beaucoup utilisée dans le cadre d’études sur les patterns de marche (Zarrugh et al. 1974; Maxwell Donelan et al. 2001; Srinivasan et Ruina 2006; Bertram et Ruina 2001; Atzler et Herbst 1927; Alexander 1996; Selinger et al. 2015; Finley et al. 2013). Il en ressort que l’humain est capable de choisir les paramètres de marche les moins consommateurs d’énergie. Il est même capable d’adapter son pattern de marche si on change artificiellement la biomécanique de ses genoux (Selinger et al. 2015) ou si on le fait marcher sur un tapis roulant avec des bandes allant à des vitesses différentes sous chaque pied (voir Figure 1.14, Finley et al. 2013). Après une augmentation immédiate de l’effort physiologique due à la perturbation mécanique, l’adaptation permet de baisser à nouveau la consommation d’énergie. Cette baisse n’atteint cependant pas le niveau de base observé pré et post perturbation.

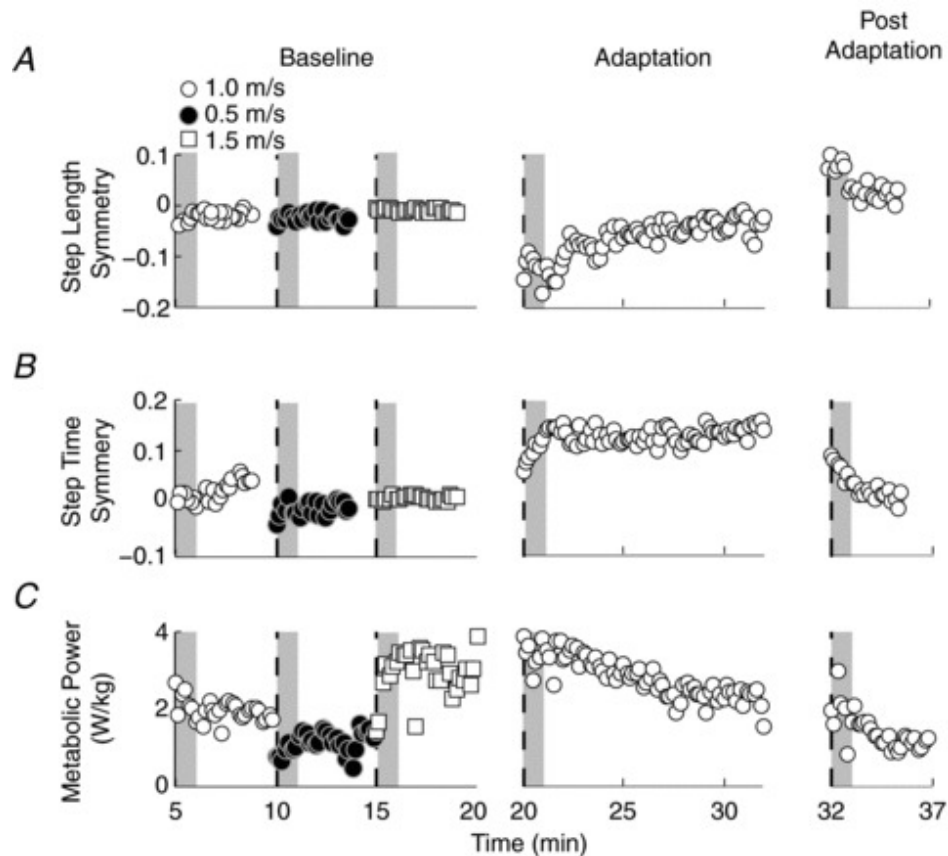


FIGURE 1.14 – **Minimisation du coût énergétique via un changement de pattern dans une tâche d’adaptation.** A. Évolution de la symétrie de la longueur de pas. B. Évolution de la symétrie du temps de pas. C. Évolution de la dépense énergétique. Adapté de Finley et al. (2013).

Il a été rapporté à de nombreuses reprises dans la littérature que le corps minimise l’effort (Taniai et Nishii 2015; Admiraal et al. 2004; Alexander 1997; Nelson 1983; Soechting et al. 1995). Pourtant, seul, il a été rapporté que l’effort n’est pas le meilleur critère pour la reproduction de données expérimentales selon Todorov (2004) et Nelson (1983) (voir Figure 1.15). Il est nécessaire de l’associer à d’autres coûts (Berret et al. 2011) comme la secousse (Todorov 2004). Si le corps humain a des raisons évidentes de minimiser l’effort investi dans une tâche, ce n’est pas le cas de la minimisation de la secousse. Pourtant, pris seul, la minimisation de la secousse peut très bien reproduire certaines données empiriques (Lacquaniti et al. 1983; Todorov et Jordan 1998; Smeets et Brenner 1999).

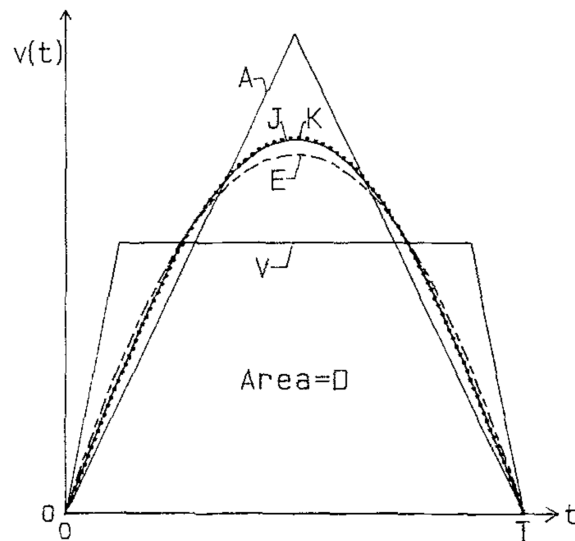


FIGURE 1.15 – **Comparaison des profils de vitesse** pour le même temps et la même distance de mouvement qui seraient optimaux par rapport à cinq coûts : **A.** accélération minimale (ligne continue), **E.** énergie minimale (ligne pointillée), **J.** secousse minimale (ligne continue), **K.** rigidité constante (ligne pointillée), et **V.** vitesse pic minimum (ligne continue). Adapté de Nelson (1983).

C'est dans ce contexte qu'a été développé un modèle "smooth-effort" (Berret et al. 2008b ; Gaveau et al. 2014) pour des mouvements de pointage libre du membre supérieur (voir tâche de pointage Figures 1.8, 1.16 D et 1.17 A). Ce coût, composite donc, prend en compte la secousse ainsi que le travail absolu des forces (directement lié à l'effort). Ce modèle a permis d'aller plus loin dans la reproduction des données empiriques. En effet, au-delà des trajectoires ou des profils de vitesse relativement bien reproduits par les autres modèles, des critères très fins ont pu être retrouvés. Premièrement, d'un point de vue cinématique, on peut observer une asymétrie directionnelle sur les profils de vitesses verticaux qu'on ne trouve pas sur des mouvements horizontaux (Gaveau et Papaxanthis 2011 ; Gaveau et al. 2014 ; Gaveau et al. 2016 ; Gaveau et al. 2021 ; Poirier et al. 2022). Le pic de vitesse des mouvements vers le haut intervient plus tôt que le pic de vitesse des mouvements vers le bas. Cette asymétrie (voir Figure 1.16 A, B) a été correctement reproduite par le modèle "smooth-effort" (voir Figure 1.16 C, D). De plus, seul le modèle intégrant une composante liée à l'effort a bien présenté l'asymétrie directionnelle, les modèles de minimisation de la secousse, de minimisation de la variance et de minimisation de variation du couple prédisant la même trajectoire indépendamment de la direction du mouvement (Berret et al. 2008b ; Gaveau et al. 2014). Les auteurs ont proposé que cette asymétrie pouvait permettre d'allonger les phases pendant lesquelles la gravité peut aider le mouvement, les phases d'accélération des mouvements vers le bas et les phases de décélération des mouvements vers le haut.

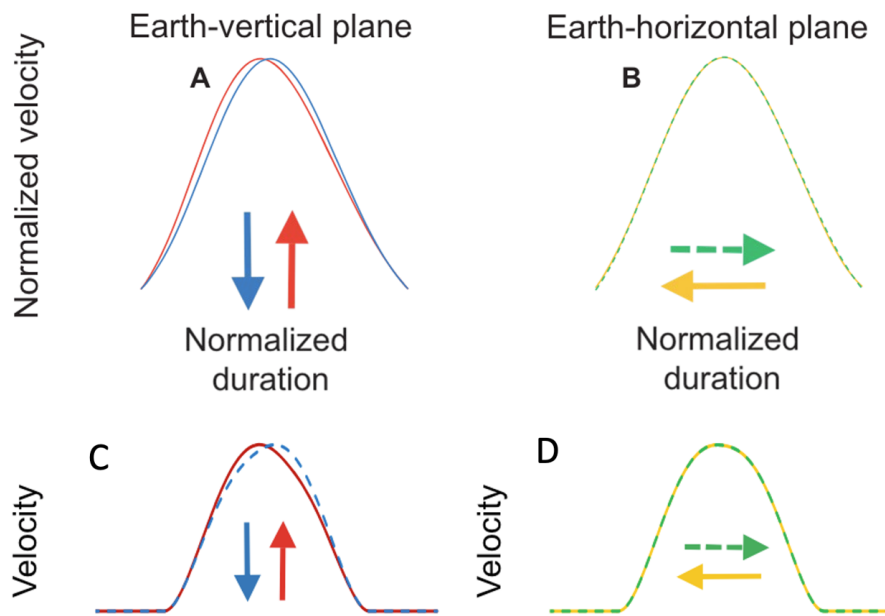


FIGURE 1.16 – **Profils de vitesses expérimentaux et modélisés.** Profils de vitesses pour des mouvements de bras à un seul degré de liberté. **A.** Données expérimentales de mouvements verticaux (rouge : vers le haut, bleu : vers le bas). Ces profils présentent une asymétrie directionnelle **B.** Données expérimentales de mouvements horizontaux (vert : vers la droite, jaune : vers la gauche). Les profils sont symétriques **C.** Données modélisées de mouvements verticaux. **D.** Données modélisées de mouvements horizontaux. Les modélisations ont été faites à l'aide du modèle "*smooth-effort*". Adapté de Gaveau et al. (2021).

Deuxièmement, ce modèle de coûts composites a permis de prédire un second critère fin de la motricité, cette fois-ci au niveau de l'activité électromyographique. Les auteurs ont calculé la composante phasique de l'activité musculaire en retranchant l'activité tonique (estimée de manière linéaire entre les phases stables avant et après le mouvement, voir Figure 1.17) à l'activité musculaire totale.

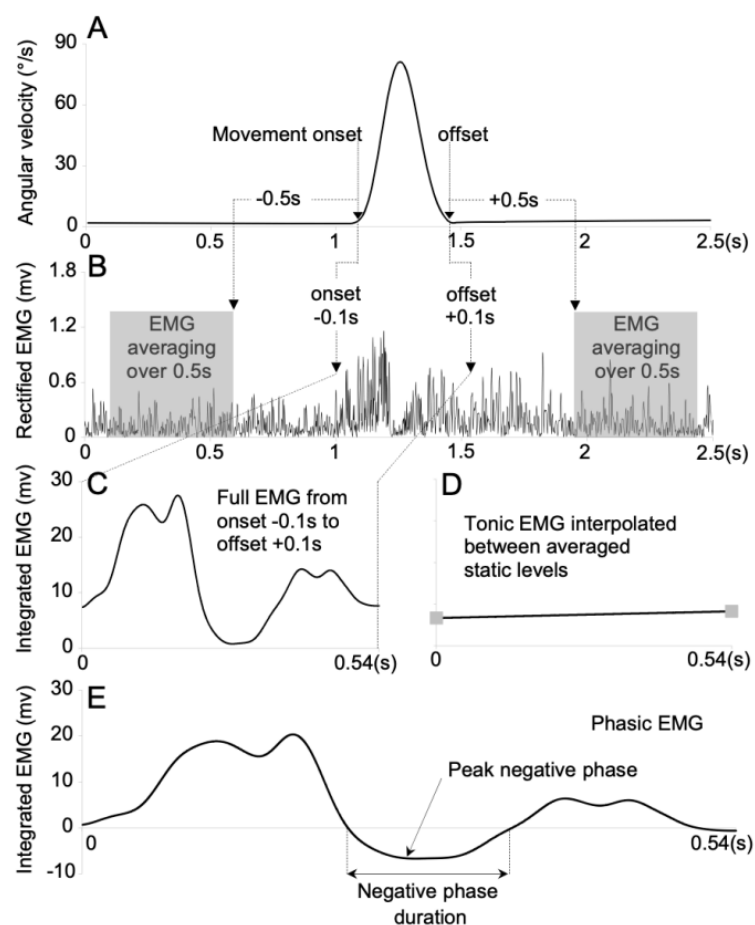


FIGURE 1.17 – **Illustration de l'analyse EMG.** Procédure de séparation de la composante tonique et phasique des EMG. **A.** Le début et la fin du mouvement ont été détectés sur le profil de vitesse. **B.** Activité EMG brute avec les moments clés dont les phases stables avant et après le mouvement en grisé. **C.** EMG complet intégré correspondant au mouvement du bras. **D.** Composante tonique de l'EMG obtenue par interpolation linéaire entre les valeurs intégrées enregistrées lorsque le participant attendait à la cible initiale et la cible finale (phases stables grisées, panel B) **E.** Composante phasique de l'EMG obtenue en soustrayant la composante tonique (D) de l'EMG complet (C). Adapté de Gaveau et al. (2021).

Les auteurs ont alors pu observer des phases de négativité sur ce signal phasique pendant les mouvements verticaux. Ces phases n'ont pas été observées lors de mouvements horizontaux. Ces périodes de négativité signifient que le niveau d'activation musculaire est alors inférieur au niveau nécessaire pour compenser la gravité. La gravité participerait alors en partie à la réalisation du mouvement. Dans le cas d'un mouvement vers le bas (en bleu sur les Figures 1.8 et 1.18 A), la phase de négativité intervient dans la première moitié du mouvement, l'accélération. Pendant cette phase, la gravité peut être utilisée pour accélérer le mouvement. Dans le cas d'un mouvement vers le haut (en rouge sur les Figures 1.8 et 1.18), on observe une période dans la seconde moitié du mouvement, la décélération. A nou-

veau, la gravité est exploitée pour décélérer le mouvement. En prenant appui sur la bonne reproduction des données empiriques par un modèle de minimisation de l'effort-secousse (voir Figure 1.18 C et D), les auteurs ont proposé que ce comportement serait choisi par le cerveau pour minimiser l'effort investi dans la tâche.

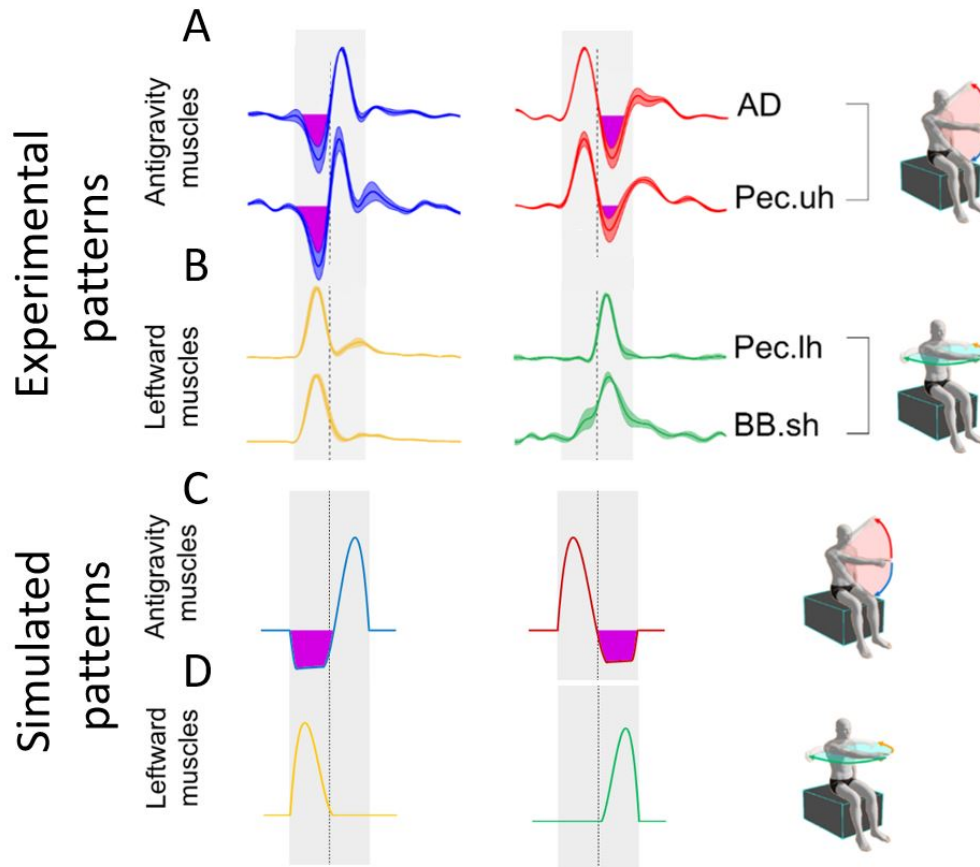


FIGURE 1.18 – Profils d’activité électromyographique expérimentaux et modélisés. Profils électromyographiques de phasique des muscles antigravitaires (AD : Dectoïde antérieur et Pec.uh : Faisceau claviculaire du grand pectoral) pour les mouvements verticaux (panel **A**) et des muscles agonsites (Pec.lh : Longue portion du grand pectoral et BB.sh : courte portion du biceps brachial) pour les mouvements horizontaux (panel **B**), pour des mouvements de bras à un seul degré de liberté. **A.** Données expérimentales de mouvements verticaux (rouge : vers le haut, bleu : vers le bas). **B.** Données expérimentales de mouvements horizontaux (vert : vers la droite, jaune : vers la gauche). **C.** Données modélisées de mouvements verticaux. **D.** Données modélisées de mouvements horizontaux. Adapté de Gaveau et al. (2021).

Nous avons vu les mécanismes et les outils propres à des mouvements relativement simples. Quel est l’état de la littérature sur des mouvements plus complexes, intégrant notamment des questions d’équilibre ?

1.1.4 Équilibre & Mouvements plus complexes

L'étude de mouvements de bras simples permet de poser des questions précises en contrôlant largement l'environnement. Une des limites d'expériences de la sorte est la généralisation parfois compliquée des résultats (Tsay et al. 2024b). A l'inverse, certaines expériences très proches d'activités de la vie quotidienne manquent de contrôle et l'interprétation des résultats s'en voit limitée (voir Figure 1.19). Récemment et pour combler ce déficit, Tsay et al. (2024b) recommandent de i) réaliser des études comparatives pour évaluer les différences du comportement dans un laboratoire par rapport au comportement dans le "vrai" monde, ii) utiliser des nouvelles technologies pour limiter l'impact du contrôle imposé par le laboratoire ; ils proposent par exemple l'utilisation de systèmes portables permettant des mouvements plus naturels, iii) utiliser des outils de productions participatifs (permettant de plus larges échantillons avec des participants différents). C'est dans ce contexte qu'il nous a semblé important de généraliser les résultats connus sur le bras à des mouvements plus écologiques et donc plus complexes. Ces mouvements sont, par définition, liés à l'équilibre. Nous verrons donc dans cette partie les fondements de l'équilibration, puis nous nous pencherons sur le contrôle de mouvements impliquant une contrainte d'équilibration importante.

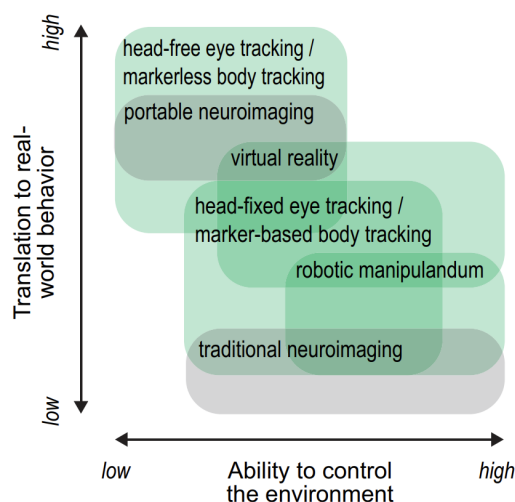


FIGURE 1.19 – Les différents paradigmes expérimentaux utilisés en neurosciences sensori-motrices humaines varient en fonction de leur niveau de contrôle expérimental (axe x) et de leur validité écologique (axe y). Adapté de Fookien et al. (2023).

Définition de l'équilibre

Pollock et al. (2000) proposa une définition de l'équilibre : "Le terme équilibre, tel qu'il est utilisé en mécanique, est défini comme l'état d'un objet lorsque la résultante des actions de charge (forces ou moments) agissant sur lui est nulle (première loi de Newton)." La capacité d'un objet à s'équilibrer dans une situation statique est liée à la position de son centre de masse (également appelé centre de gravité ou C.G. sur la Figure 1.20) et au polygone de sustentation. Si la projection du centre de gravité (centre de pression ou C.P. sur la Figure 1.20) d'un objet se situe à l'intérieur de ce dernier, l'objet est équilibré. Cette définition s'applique tout à fait aux êtres vivants. Chez l'humain, présentant une posture verticale particulièrement érigée comparé à la plupart des autres mammifères (voir Figure 1.20), l'équilibration implique le contrôle d'un centre de masse relativement haut au-dessus d'un polygone de sustentation restreint (Winter 1995).

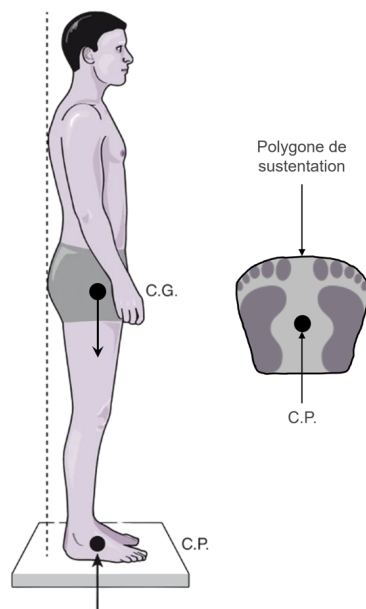


FIGURE 1.20 – **Posture érigée des humains.** La posture statique debout implique de conserver son centre de pression (C.P : projection du centre de gravité C.G. au sol) au sein du polygone de sustentation. Adapté de Péninou et Colné (2018).

Le maintien en équilibre du corps humain est un processus constamment sollicité. On distingue deux types d'équilibre :

1. L'équilibre statique : la capacité à contrôler les oscillations posturales du corps sans déplacer les points d'appui (Massion 1992, 1994, 1998). En effet, les perturbations causées par la respiration ou les battements cardiaques doivent être compensées puisque les structures passives ne peuvent le faire (Woodhull et al. 1985). Le centre de pression

se déplace donc continuellement au sein du polygone de sustentation.

2. L'équilibre dynamique : incluant nécessairement une notion de déplacement. Dans ce cas, le centre de masse du corps ne reste pas au sein du polygone de sustentation selon Winter (1995).

Afférences sensorielles pour l'équilibre

Trois systèmes sensoriels sont principalement impliqués dans la gestion de l'équilibre : i) Le système vestibulaire, ii) le système visuel et iii) le système somatosensoriel (Peterka 2002; Forbes et al. 2018). Ces systèmes, ensemble, doivent permettre le bon contrôle de l'équilibre. L'importance relative de chaque signal sensoriel et de leur intégration dans le contrôle est un processus flexible (Peterka 2018; Rasman et al. 2018). En effet, les participants adoptent un comportement différent lorsque leurs sens sont isolés. Par exemple, le balancement postural est plus important lorsque la vision est empêchée, la détection via la somesthésie d'une modification est alors plus simple. Il est néanmoins admis que le système somatosensoriel joue un rôle important (Horak et Diener 1994). De plus, Forbes et al. (2018) insistent sur l'importance de l'utilisation de la combinaison des différents sens pour maintenir l'équilibre.

Dans le cas de l'équilibre, la sensibilité tactile, qui fait partie du système somatosensoriel, est permise par des mécano-récepteurs plantaires. Ils sont capables de donner des informations par rapport à la douleur, la chaleur, mais aussi et surtout, par rapport à leur environnement. Ils peuvent par exemple, fournir des renseignements sur le milieu extérieur et sur l'état et la nature du support (Maurer et al. 2001). Il a été montré qu'une baisse de cette sensibilité impliquait un moins bon équilibre postural (Wu et Madigan 2014).

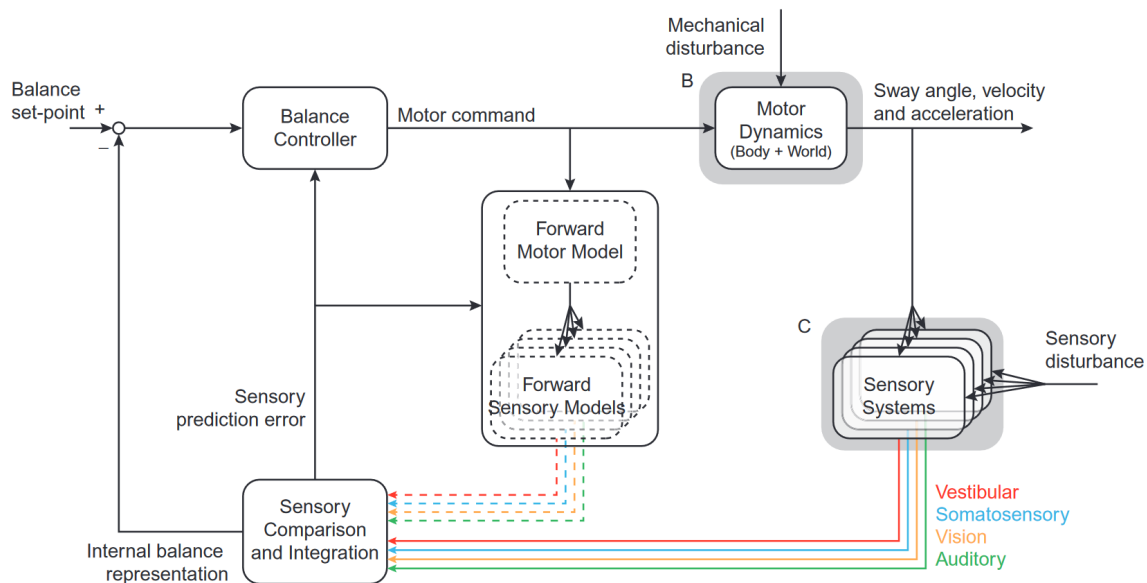


FIGURE 1.21 – **Modèle de gestion de l'équilibre** et les liens avec les commandes motrices, les retours sensoriels, les prédictions et les représentations internes. Adapté de Forbes et al. (2018).

La gestion de ces informations sensorielles au niveau cortical a été rapportée par Kuo (2005), Haggerty et al. (2017), Kuo (1995), Van Der Kooij et al. (2001), Kiemel et al. (2006), Carver et al. (2005) et Mouchnino et al. (2015) (voir Figure 1.21). Un modèle interne serait impliqué dans la gestion de l'équilibre et fonctionnerait comme une combinaison de contrôles par rétroaction et par proaction, comme illustré sur la Figure 1.21. Pour être dans un état d'équilibre, le cerveau enverrait des commandes musculaires qui provoqueraient une correction de la posture ou son maintien. Une copie de cette commande serait envoyée dans un modèle prédictif des conséquences pour être ensuite comparée aux signaux perçus par le système sensoriel. La représentation interne de l'état actuel s'en voit actualisée et le contrôleur de l'équilibre peut alors renvoyer des commandes motrices. Cette boucle permet d'expliquer l'équilibre statique ou l'équilibre statique perturbé mais ne permet pas d'expliquer la gestion de l'équilibre dynamique dans des tâches volontaires plus complexes comme la marche.

Le système nerveux central est impliqué dans la gestion de l'équilibre à plusieurs stades (Pérennou 2012). Premièrement, au niveau de la moelle épinière, des boucles réflexes (dites à courtes latences, quelques dizaines de millisecondes) permettent de s'opposer à l'allongement musculaire et donc de maintenir une posture statique (Loram 2015; Rosenbaum 2010). Ce mécanisme n'est néanmoins pas suffisant à lui seul. C'est pourquoi le tronc cérébral intervient lui aussi. Cette partie participe à la gestion du recrutement des muscles

posturaux (Pérennou 2012). Enfin, des recherches suggèrent un rôle au niveau cortical (Pratt et al. 1994). En effet, un animal ayant subi une lésion au niveau de la portion médiane du tronc cérébral peut supporter son propre poids, mais sa capacité à se stabiliser reste limitée. Cela suggère que les circuits reliant le tronc cérébral à la moelle épinière ne sont pas suffisants pour assurer la stabilisation.

Efférences pour l'équilibre et stratégie d'équilibration

Pour compléter la compréhension des mécanismes engagés dans la gestion de l'équilibre, il est également essentiel de discuter du rôle des effecteurs corporels et des stratégies adoptées pour l'équilibration.

Le rôle des muscles est central dans l'équilibration. Nombre d'entre eux sont impliqués (voir Figure 1.22), dont les muscles de la jambe. À l'arrière de celle-ci, le muscle soléaire (qui fait partie du triceps sural), innervé par le nerf tibial, est crucial pour le maintien de la posture. Il travaille avec les muscles gastrocnémiens pour la flexion plantaire de la cheville. À l'avant de la jambe, les muscles innervés par le nerf péronier profond sont responsables de la flexion dorsale de la cheville, avec principalement le tibialis antérieur. Les muscles recrutés ne sont pas les mêmes selon l'axe d'équilibre auquel on s'intéresse.

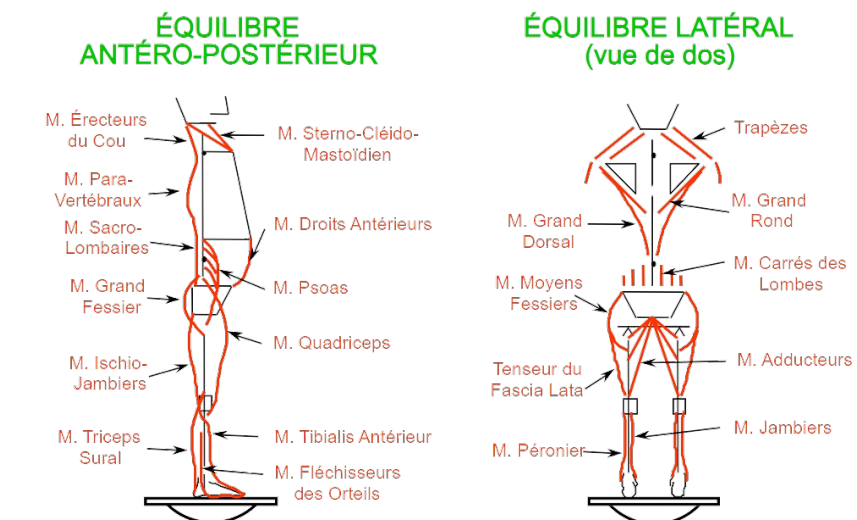


FIGURE 1.22 – **Groupes musculaires** impliqués dans l'équilibre orthostatique. Adapté de Le Goïc (2014).

L'équilibre dans la direction antéro-postérieure est généralement modélisé à l'aide d'un pendule simple inversé (Forbes et al. 2018). Ce modèle suppose que l'oscillation de tout le

corps se produit uniquement au niveau des chevilles, d'où l'importance des muscles des jambes (un modèle plus complexe, double pendule, est nécessaire pour prendre en compte le mouvement des hanches dans le cas de perturbations). Lorsque le centre de masse est situé en avant des chevilles, un couple de flexion plantaire de la cheville doit être généré par les muscles du triceps sural. Cette action est nécessaire pour contrebalancer le couple de basculement dû à la gravité et empêcher le corps de tomber. Deux sources de couple à la cheville contribuent à cet équilibre : un couple actif (lié à l'activité musculaire) et un couple passif (lié à la raideur des muscles et tendons). Woodhull et al. (1985) ont montré que le couple passif ne suffisait pas à maintenir l'équilibre. C'est pourquoi les muscles fléchisseurs plantaires se contractent de manière rapide et intermittente pour fournir un couple suffisant et maintenir le corps en équilibre (Forbes et al. 2018).

L'équilibre dans le plan sagittal est plus simple en raison du nombre de degrés de liberté réduit. Un modèle biomécanique utilisé pour l'équilibre médiolatéral utilise un pendule inversé double, formé par les deux jambes et le bassin (Forbes et al. 2018). Le contrôle médiolatéral de la posture implique principalement les muscles abducteurs et adducteurs des hanches. La largeur de la position des pieds a un impact significatif sur la biomécanique. Une position plus large augmente la taille du polygone de sustentation, renforçant la stabilité.

De manière plus globale, on note l'existence de trois stratégies posturales. i) Stratégie dite de cheville. Son objectif est de maintenir l'équilibre en cas de petites perturbations sur une surface stable (Peterka 2002 ; Winter 1995 ; Maurer et al. 2006). La personne reste alignée verticalement avec ses membres inférieurs et son torse, en gardant une rotation rigide autour des chevilles pour éviter le mouvement des autres articulations comme les genoux. Cette stabilité est assurée par les muscles de la jambe (Cattagni et al. 2016 ; Di Giulio et al. 2009). ii) Stratégie dite de hanche. Cette méthode est utilisée lorsque le centre de masse doit se déplacer rapidement pour contrebalancer une perturbation importante (Aftab et al. 2012). Elle implique une inclinaison du torse, ce qui désaxe les membres inférieurs par rapport au torse. Cette stratégie utilise à la fois les muscles de la cheville et ceux de la hanche, par exemple, la flexion dorsale combinée avec l'extension de la hanche ou la flexion plantaire combinée avec la flexion de la hanche. iii) Stratégie du pas de rattrapage. Cette méthode est appliquée lors de perturbations extrêmes (Mesure et Crémieux 1998). Pour éviter de tomber, la personne fait un pas en avant ou en arrière. Le choix et la mise en œuvre de ces stratégies dépendent des conditions environnementales, des capacités fonctionnelles de l'individu et de son expérience personnelle (Horak 2006 ; Zanon et Kelso 1992).

Cette approche de l'équilibre a permis d'améliorer la compréhension de la gestion de l'équilibre et notamment celle du balancement postural. Ce modèle a permis de montrer

que ce dernier est dû à des estimations bruitées du modèle interne dans la boucle de rétroaction plutôt qu'à des processus exploratoires en dehors de la boucle de rétroaction, comme d'autres l'ont proposé (Carpenter et al. 2010). Malgré ces avancées dans la compréhension de la gestion de l'équilibre, la posture statique représente peu les contraintes de situations plus écologiques. C'est en partie pour cela que Rizzato et al. (2021) se sont intéressés aux liens entre tests posturaux statiques et tests posturaux dynamiques. L'idée des tests dynamiques est d'inclure une perturbation à laquelle le participant devra s'adapter. L'étude conclut qu'il n'y a pas de corrélations entre les résultats des tests statiques et des tests dynamiques, recommandant donc de ne pas se centrer sur un unique test de l'équilibre.

Si l'équilibre "pur" a été bien étudié, qu'en est-il des tâches dynamiques plus proches des actions de la vie de tous les jours, comme la marche ?

La marche

L'étude de la marche est cruciale, car les dysfonctionnements à ce niveau peuvent altérer la qualité de vie. La marche consiste à placer son centre de gravité en avant, ce qui provoque un déséquilibre volontaire, que les membres inférieurs compensent en alternant leurs actions. La locomotion repose sur un circuit spinal capable de générer le schéma locomoteur de base, bien que des signaux provenant d'autres niveaux puissent l'initier, l'arrêter ou le diriger. Ce schéma moteur est bien documenté chez les participants sains et est reconnu pour sa grande reproductibilité (Winter 1987 ; Ivanenko et al. 2006), même si l'on peut observer des signatures motrices fines (Hug et al. 2019). La Figure 1.23 présente le schéma d'activation des 25 principaux muscles impliqués dans la marche. Il a été récemment démontré que les signatures d'activation musculaire, détectées à partir des signaux EMG, sont robustes à différentes vitesses de marche, sauf à très basse vitesse où les stratégies de contrôle moteur diffèrent. Cela suggère de faire preuve de prudence lors de l'évaluation de la marche lente par rapport à une base de données normative obtenue à des vitesses plus élevées (Sarcher et al. 2024).

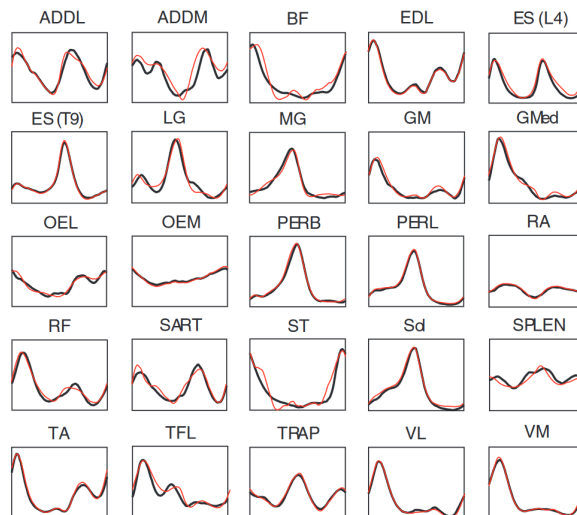


FIGURE 1.23 – **Schéma moteur de la locomotion.** Profil d'activation musculaire pendant la marche de participants sains. Adapté de Ivanenko et al. (2006) et Winter (1987).

La marche est aussi bien décrite d'un point de vue cinématique. En effet, le cycle classique de marche a largement été présenté (voir Figure 1.24 A, Perry et Burnfield 2010 ; Gage 1990 ; Leal-Junior et Frizera-Neto 2022 ; Fukuchi et al. 2019 ; Riglet et al. 2024). Un cycle temporel de marche débute au moment du contact entre le talon et le sol (0%) et se termine lorsque ce même talon rentre à nouveau en contact avec le sol (100%). Le cycle de marche se divise en deux phases principales : la phase d'appui et la phase d'oscillation, représentant respectivement environ 60% et 40% du cycle. Au cours du cycle, il y a également deux périodes de double appui, chacune occupant environ 10% du temps total. La première période de double appui se produit au moment du contact initial, aidant à réduire progressivement la vitesse du centre de masse. La seconde période de double appui se situe au milieu du cycle de marche, lorsque le pied opposé touche le sol, ce qui prépare la phase d'oscillation en accélérant le mouvement la cuisse du même côté. Trois paramètres de marche sont classiquement mesurés : i) la fréquence de pas, qui correspond au nombre de pas par minute, ii) la longueur de pas, qui correspond à la distance parcourue par un pied par rapport au pied opposé (à dissocier de la longueur de foulée qui correspond à la distance parcourue entre deux touchés de talon du même pied, voir Figure 1.24 B), iii) la largeur de foulée, qui correspond à l'écart suivant l'axe médio-latéral des pieds. La largeur de foulée est importante, car elle joue sur la taille du polygone de sustentation et est donc liée à l'équilibre. Enfin, la vitesse de marche est calculée de la manière suivante :

$$Vitesse = Longueur\ de\ pas \times Fréquence\ de\ pas$$

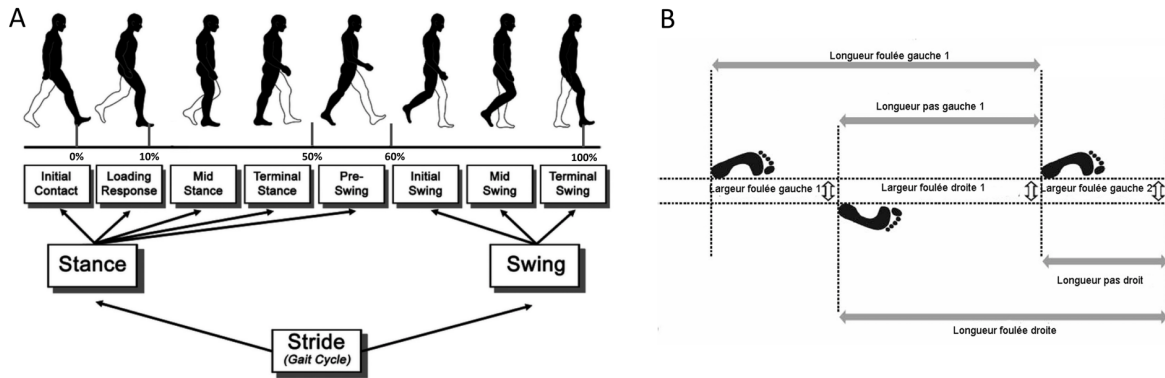


FIGURE 1.24 – **Cinématique de la marche.** A. Illustration du cycle de marche et B. Détails des foulées.

Des analyses cinématiques précises ont permis d'analyser de manière fine l'évolution angulaire au niveau des chevilles, des genoux et des hanches lors de la marche (voir Figure 1.25, Fukuchi et al. 2019 ; Riglet et al. 2024). L'évolution de ces angles semble reproductible. On peut observer sur la Figure 1.25 la comparaison entre plusieurs sets de données. Un consensus clair se dégage avec une flexion de la cheville dorsale maximale autour de 50% et une flexion plantaire vers 65%. On note une flexion de genou maximale au trois quarts du cycle ($\approx 60^\circ$) et enfin une flexion de la hanche maximale en début et fin de cycle atteignant environ 35° . Enfin, en comparant la première ligne et la troisième ligne de la Figure 1.25, on peut constater que la marche sur tapis ne modifie pas de manière significative l'évolution angulaire des articulations de participants jeunes et sains.

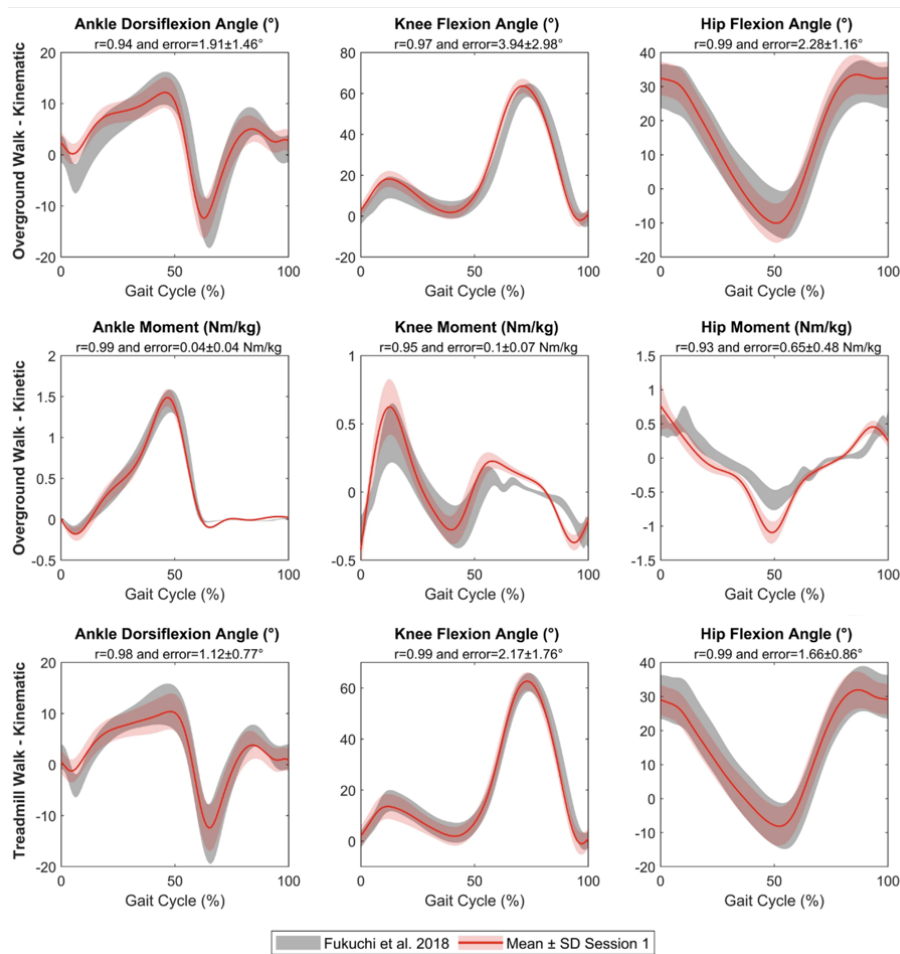


FIGURE 1.25 – **Cinématique.** Cinématique et cinétique des membres inférieurs lors de la marche sur sol et sur tapis roulant . Adapté de Riglet et al. (2024).

Nous l'avons abordé précédemment, la marche est probablement réalisée de manière à en limiter le coût énergétique (Zarrugh et al. 1974; Maxwell Donelan et al. 2001; Srinivasan et Ruina 2006; Bertram et Ruina 2001; Atzler et Herbst 1927; Alexander 1996; Selinger et al. 2015; Finley et al. 2013). Plusieurs théories existent pour modéliser cela. (Saunders et al. 1953) stipulent que la locomotion serait gérée à l'aide de six principaux facteurs explicatifs : la rotation du bassin, l'inclinaison du bassin, les flexions du genou et de la hanche, l'interaction du genou et de la cheville et le déplacement latéral du bassin. Ensemble, ils permettraient le maintien du centre de masse le long d'une ligne (voir Figure 1.26 A). Une seconde théorie (Cavagna et al. 1976) propose que la marche pourrait être modélisée par un simple pendule inversé et le corps déplacerait alors le centre de masse suivant des arches (centrées sur les chevilles) de manière répétée (voir Figure 1.26 B).

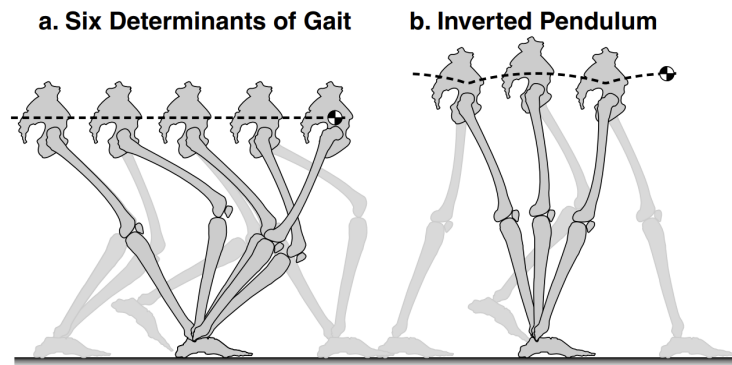


FIGURE 1.26 – **Théories de la marche humaine.** A. Les six déterminants de la marche, la théorie favorise une trajectoire aplatie. B. Théorie du pendule inversé stipule que la jambe d'appui est maintenue relativement droite pendant l'appui simple, fonctionnant comme un pendule inversé. Adapté de Kuo (2007).

Kuo et ses collaborateurs, notamment, ont beaucoup travaillé sur la modélisation de la marche (Kuo 1995, 2002, 2005, 2007). Ils ont pu trancher sur cette question en montrant que i) la théorie du maintien du centre de masse le long d'une ligne impliquait une augmentation du travail musculaire et des besoins en force, ii) la théorie du pendule inversé ne peut correctement prédire la marche puisqu'elle n'implique que très peu de force et de travail musculaire. Ils proposent l'utilisation d'un modèle dynamique qui s'appuie sur la théorie du pendule inversé.

La marche est intéressante puisque très représentative des mouvements du quotidien. Néanmoins, c'est un mouvement automatique (Clark 2015) qui ne répond pas aux mêmes problématiques que d'autres mouvements mettant en jeu un contrôle volontaire plus important. Que savons-nous de la motricité de mouvements volontaires complexes mettant en jeu l'équilibre ?

Mouvements corps entier

Les mouvements volontaires du corps entier, souvent étudiés dans le cadre de la recherche sur le contrôle moteur, représentent une opportunité importante pour comprendre la complexité de la coordination et de l'interaction des différents segments corporels. En se focalisant sur les principes de la synergie musculaire, de l'adaptation posturale et de la planification motrice, des études permettent de comprendre la capacité humaine à effectuer des tâches motrices sophistiquées et adaptatives. Plusieurs tâches sont classiquement utilisées : i) **se lever d'une chaise et s'y rasseoir** (Mourey et al. 2000 ; Mourey et al. 1998 ; Manckoundia et al. 2006 ; Galli et al. 2008 ; Van Der Kruk et al. 2022 ; Sloot et al. 2020 ;

Van Der Kruk et al. 2021 ; Hassani et al. 2015 ; Tia et al. 2010 ; Pai et Rogers 1990 ; Schultz et al. 1992), ii) le "**Whole-Body-Reaching**" ou mouvement d'atteinte du corps entier, la tâche consiste à se pencher pour atteindre une cible au niveau du sol (Chern et al. 2006 ; Patron et al. 2005 ; Macaluso et al. 2016 ; Macaluso et al. 2017 ; Casteran et al. 2018 ; Pozzo et al. 2002 ; Stapley et al. 1999 ; Stapley et al. 2000 ; Kudo et al. 2016 ; Hilt et al. 2016 ; Riemann et Lephart 2002 ; Fautrelle et al. 2010 ; Chiovetto et al. 2010 ; Kaminski 2007 ; Tolambiya et al. 2011 ; Paizis et al. 2008). Ces tâches sont souvent utilisées dans le cadre d'études sur les effets du vieillissement ou bien de pathologies. Étant des tâches proches de celles de la vie quotidienne, la capacité à les réaliser est primordiale. Ces aspects seront discutés dans la partie 1.2, nous nous concentrerons pour l'instant sur les aspects fondamentaux de ces mouvements.

La tâche *se lever* a été plus étudiée que la tâche *se rasseoir* car c'est l'une des activités les plus exigeantes sur le plan physique dans la vie quotidienne. Elle nécessite non seulement la force des membres inférieurs, mais aussi un bon équilibre dynamique (Riley et al. 1991). Van Der Kruk et al. (2021), dans une revue, ont détaillé le mouvement consistant à *se lever*. Il est courant de le décrire en quatre phases (Hughes et Schenkman 1996, voir Figure 1.27).

- i) Phase d'élan : commence avec l'initiation du mouvement et se termine juste avant que les fessiers ne quittent la chaise. Les segments tête-bras-tronc sont les principaux contributeurs à la propulsion du corps vers l'avant.
- ii) Phase de transfert de l'élan : elle commence lorsque les fesses sont soulevées du siège de la chaise et se termine lorsque la dorsiflexion maximale de la cheville est atteinte.
- iii) Phase d'extension : commence juste après la dorsiflexion maximale de la cheville et se termine lorsque la hanche cesse de s'étendre.
- iv) Phase de stabilisation : commence juste après que la vitesse d'extension de la hanche ait atteint 0°/sec et se poursuit jusqu'à ce que tous les mouvements associés à la stabilisation de la montée soient terminés.

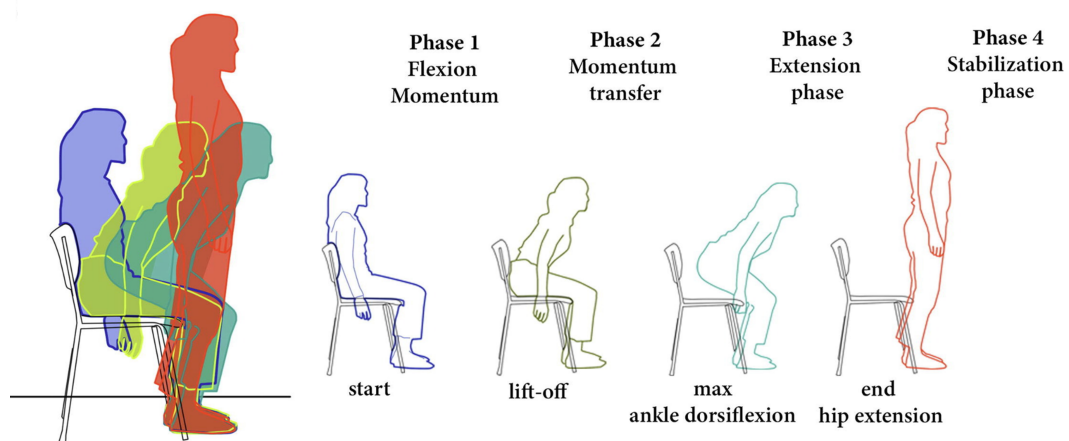


FIGURE 1.27 – **Se lever d’une chaise.** Décomposition de la tâche de tous le corps consistant à se lever d’une chaise. Adapté de Van Der Kruk et al. (2021).

La tâche *se lever* présente un intérêt certain, néanmoins la tâche *se rasseoir* a une composante liée à l’équilibre intéressante. Shum et al. (2005) montrent que la biomécanique du mouvement n’est pas tout à fait symétrique. En effet, les auteurs se sont intéressés aux angles maximums atteints au niveau des hanches et des lombaires ainsi qu’aux vitesses angulaires atteintes à ces articulations. Ils ont pu observer des angles maximums atteints similaires pour les deux tâches (*se lever* et *se rasseoir*), mais la vitesse d’exécution du mouvement *se rasseoir* était plus importante que pour la tâche *se lever*. Mourey et al. (1998) ont étudié les mêmes tâches et sont arrivés aux mêmes conclusions par rapport aux angles maximums atteints mais, ils ont trouvé une vitesse d’exécution qui était dans leur cas plus importante pendant le mouvement *se lever* par rapport au mouvement *se rasseoir*.

La seconde tâche mettant en jeu tous les segments du corps, qui sera détaillée ici, est la tâche dite de "*Whole-Body-Reaching*". La Figure 1.28 illustre la tâche. Le but est d’atteindre une cible au niveau du sol, nécessitant une flexion du tronc, des genoux et des chevilles. A l’inverse de la tâche précédente, c’est principalement le mouvement descendant qui a été étudié, probablement parce que le mouvement ascendant ne comprend pas de dimension de pointage.

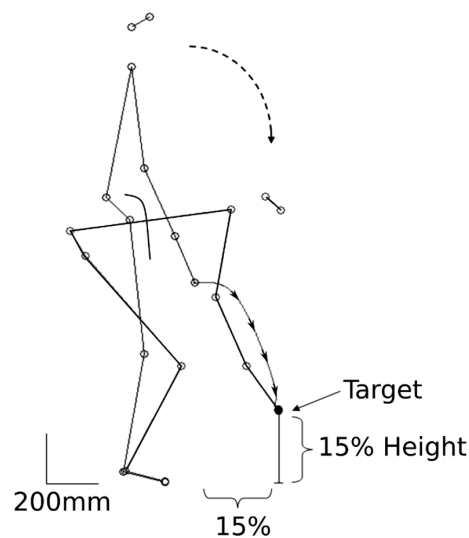


FIGURE 1.28 – **Whole-Body-Reaching**. Illustration de la tâche de pointage vers le sol avec flexion du tronc avec les positions de départ et d'arrivée. Adapté de Casteran et al. (2018).

Plusieurs études se sont intéressées aux mécanismes de contrôle de mouvements de pointage. Fautrelle et al. (2010), par exemple, ont pu montrer que l'organisation temporelle d'activation musculaire était robuste. En effet, après avoir rendu la tâche plus compliquée en réduisant la taille de la base de support, ils n'ont pas observé de modification des schémas de recrutement musculaire. Ce résultat a tendance à confirmer ce que nous avons vu sur les mouvements des membres supérieurs qui se montrent stéréotypés (Shadmehr et Wise 2005). Les résultats d'une autre étude ont soutenu cette conclusion (Chiovetto et al. 2010) par rapport aux conditions d'équilibre. Ils ont pu établir un lien entre la coordination caractérisant les mouvements de pointage de l'ensemble du corps et une organisation synergique musculaire de base, à savoir un pattern d'activation musculaire dit "tri-phasique", et ce de manière indépendante des conditions d'équilibre. Le contrôle moteur de ce mouvement semble donc être bien indépendant des conditions dans lesquelles celui-ci est réalisé. Stapley et al. (1999) avaient déjà pu montrer que la coordination cinématique de ce type de mouvements n'avait pas pour objectif de sécuriser le centre de masse. Au contraire, cette dernière a tendance à grandement déplacer le centre de masse au sein du polygone de sustentation, challengeant ainsi l'équilibre. On notera l'absence d'intérêt pour le mouvement ascendant (*se redresser*) par rapport au mouvement descendant (*se pencher*).

Le mouvement de whole-body reaching a été bien étudié et semble présenter une certaine stéréotypie. Néanmoins, deux études récentes (Macaluso et al. 2016; Macaluso et al. 2017), en utilisant une tâche proche, ont pu observer des modifications de la cinématique du mouvement suite à une altération du niveau d'accélération gravitaire. En effet,

dans une première étude (Macaluso et al. 2016), les auteurs ont pu noter des différences de vitesse et d'angles maximums atteints lorsque les participants effectuaient la tâche dans l'eau. En reproduisant l'expérience en microgravité lors de vols paraboliques, les auteurs ont pu, une nouvelle fois, observer des modifications d'organisation cinématique des mouvements. Le corps semble donc à nouveau adapter sa motricité à l'environnement gravitationnel. Hilt et al. (2016), sur une tâche de pointage similaire, ont pu observer des différences inter-individuelles sur les stratégies adoptées par des participants. En effet, en utilisant une approche de contrôle optimale, ils ont calculé la distance entre les mouvements effectués et ceux simulés avec deux fonctions de coût ("*reach-efficient*" et "*balance-efficient*"). Les participants auraient donc chacun une stratégie propre. Les auteurs ont tout de même mis en avant l'aspect reproductible des données intra-participant.

Nous avons exploré les bases neurophysiologiques du contrôle du mouvement, mais l'un des objectifs de cette thèse a été de comprendre comment ces mécanismes évoluent avec l'âge. C'est pourquoi la section suivante se concentrera sur l'évolution du contrôle sensorimoteur au cours du vieillissement, en distinguant les changements observés lors d'un vieillissement sain de ceux rencontrés dans des contextes pathologiques.

1.2 Évolution du contrôle sensorimoteur au cours du vieillissement sain et pathologique

Le vieillissement affecte de manière significative le contrôle sensorimoteur, modifiant les capacités motrices et les réponses sensorielles du corps humain. Cette section examinera d'abord les altérations des fonctions motrices et sensorielles associées au vieillissement, puis explorera les mécanismes de détérioration et de compensation alors impliqués. Enfin, nous discuterons des effets du vieillissement sur le contrôle sensorimoteur de mouvements des membres supérieurs, puis un intérêt particulier sera donné aux mouvements du corps entier liés à l'équilibre.

1.2.1 Mouvements & Perception : modifications au cours du vieillissement

J'aborderai dans cette partie les altérations, apparaissant avec le vieillissement, au niveau musculosquelettique/nerveux puis au niveau sensoriel.

Évolutions musculosquelettiques

Premièrement, les évolutions du système musculosquelettique sont bien documentées et ont été partiellement présentées lors de l'introduction de cette thèse.

Le phénomène de la sarcopénie est sans doute la première dégradation du système musculosquelettique qui nous vient à l'esprit lorsque l'on pense aux déclinés associés au vieillissement. Ce processus a récemment été redéfini au niveau européen : "*Sarcopenia is a progressive and generalised skeletal muscle disorder that is associated with increased likelihood of adverse outcomes including falls, fractures, physical disability and mortality*" (Cruz-Jentoft et Sayer 2019). Il s'agit d'un phénomène pathologique. La Figure 1.29 illustre le phénomène double de pertes de force mais aussi de masse musculaire. On peut voir que les évolutions en force et en masse musculaire diffèrent d'un individu à un autre, mais avec une claire augmentation de la variabilité accompagnant le vieillissement. On notera une baisse plus importante en force qu'en masse musculaire. Cette différence peut s'expliquer par une détérioration de la qualité des fibres musculaires (Goodpaster et al. 2006).

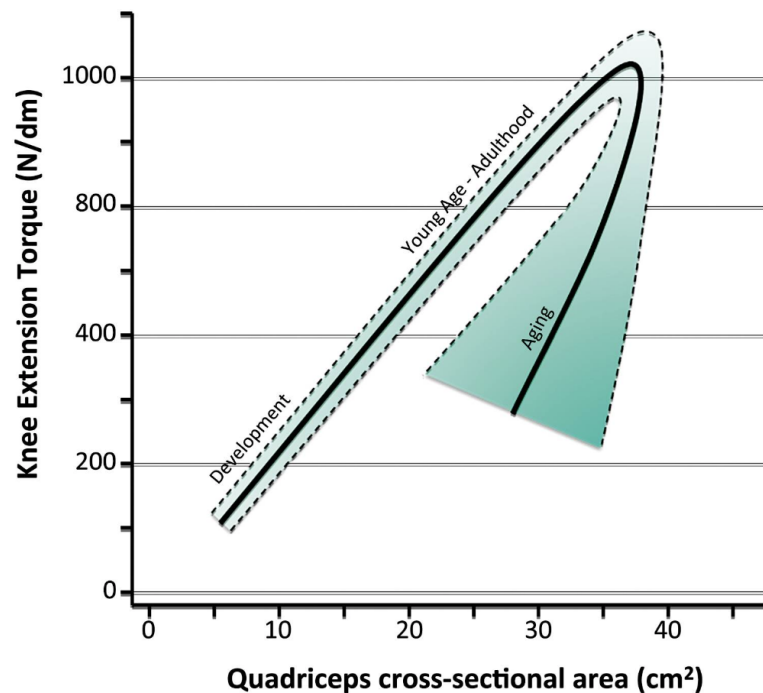


FIGURE 1.29 – **Diagnostic de la sarcopénie.** Diagramme permettant le diagnostic de la maladie et la quantification de celle-ci. Adapté de Ferrucci et al. (2012).

C'est d'ailleurs pour cette raison que Cruz-Jentoft et Sayer (2019) insistent sur l'importance de considérer d'abord la perte de force musculaire comme prédicteur d'événements indésirables plutôt que la masse musculaire (Schaap et al. 2013 ; Leong et al. 2015 ; Ibrahim et al. 2016 ; Schaap et al. 2018). La revue met aussi en avant les tests ainsi que les seuils permettant de détecter cette pathologie. Par exemple, pour les femmes, une force de préhension mesurée à l'aide d'une poignée de force inférieure à 16 kg est synonyme de "sarcopénie probable". De la même manière, un homme mettant plus de 15 s à se lever cinq fois lors d'un "chair stand test" est probablement atteint de sarcopénie. Une fois ces tests réalisés, il est déjà possible dans un cadre clinique de débiter une intervention. Pour obtenir un diagnostic plus précis, des mesures à l'aide d'imagerie peuvent être réalisées.

Les évolutions au niveau de base du système neuromusculaire, l'unité motrice, ont aussi été étudiées (entre autres Rozand et al. 2020 ; Hunter et al. 2016). Le schéma présenté en Figure 1.30 résume les évolutions (positives et négatives) des unités motrices avec le vieillissement à trois niveaux : i) au niveau du motoneurone, ii) au niveau de la jonction neuromusculaire et, iii) au niveau de la fibre musculaire. On peut voir que la réduction du nombre d'unités motrices, la diminution de leur taille, la variabilité d'activation volontaire, l'augmentation du bruit synaptique ou encore la baisse d'expression de protéine de myosine vont avoir pour conséquences une baisse de la force musculaire globale et une fatigabilité accrue

(Rozand et al. 2020 ; Hunter et al. 2016).

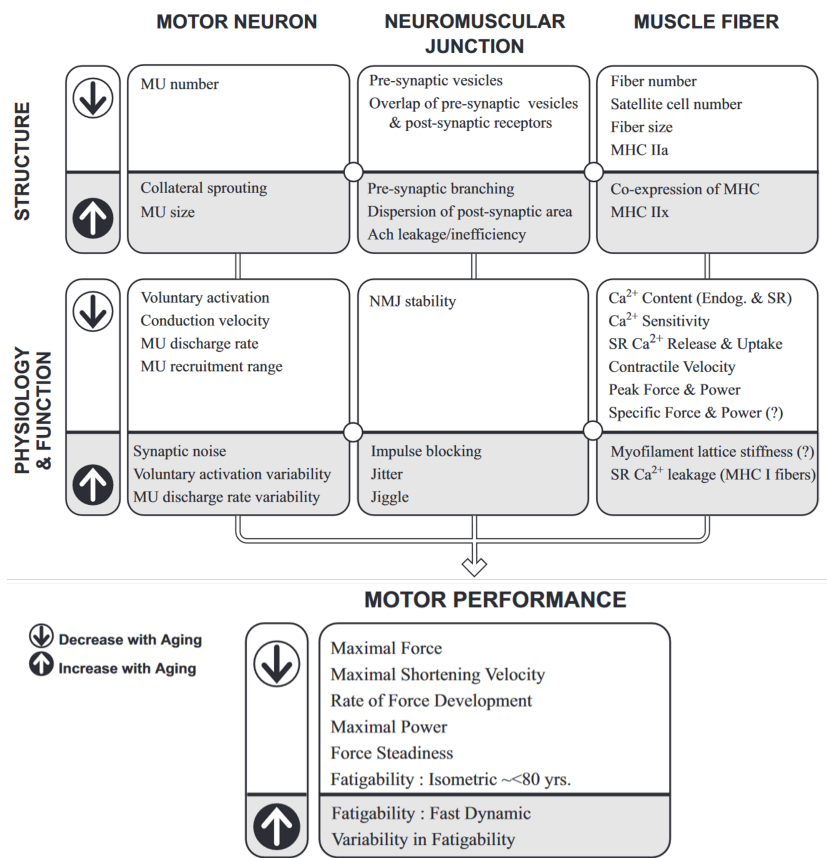


FIGURE 1.30 – **Modèle d'évolution du système musculosquelettique avec l'âge.** Adapté de Hunter et al. (2016).

Le système musculaire est donc moins volumineux, mais aussi de moins bonne qualité, altérant les capacités physiques et donc le contrôle du mouvement. Un autre phénomène atteint le système musculosquelettique, l'ostéoporose, qui se définit comme : "trouble du système osseux caractérisé par une diminution de la solidité des os et prédisposant une personne à un risque accru de fracture." (Aspray et Hill 2019). Il s'agit d'un amincissement et d'une fragilisation des os qu'on retrouve fortement chez les seniors (Demontiero et al. 2012), environ 35% des femmes et 12.5% des hommes selon Salari et al. (2021). Cette fragilisation augmente le risque de fracture et pourrait donc avoir un impact sur les stratégies motrices. Comme pour le système musculosquelettique, les seuils sont importants puisqu'ils vont dissocier la pathologie du vieillissement classique. L'ostéoporose qui est diagnostiquée lorsque la densité minérale osseuse est significativement réduite. Les seuils couramment utilisés sont basés sur le score T obtenu par densitométrie osseuse. Une personne est considérée comme atteinte d'ostéoporose lorsque le score T est inférieur ou égal à -2,5 écarts-types par rapport à la densité minérale osseuse moyenne d'un jeune adulte en bonne santé. Un score

T entre -1 et -2,5 indique une ostéopénie, un stade précurseur de l'ostéoporose.

Évolutions du système nerveux

Le système nerveux est également impacté par le vieillissement (Lee et Kim 2022). Tout d'abord et de manière globale, on peut observer une diminution du volume cérébral, une neurodégénérescence de la matière grise et de la matière blanche (voir Figure 1.31, Hoffstaedter et al. 2015), une augmentation des sillons cérébraux (Blinkouskaya et Weickenmeier 2021). Au niveau microscopique, on note une accumulation de lipofuscine (pigment cellulaire apparaissant dans les cellules nerveuses en voie de dégénération, Moreno-García et al. 2018), la formation de plaques amyloïdes (agrégats composés de protéine bêta-amyloïde qui se forment autour des neurones, Guillozet et al. 2003), une démyélinisation (dégradation de la couche protectrice des nerfs, Peters 2007). De plus, la neurogenèse ; le processus par lequel les neurones sont générés dans certaines zones du cerveau adulte, décline en fonction de l'âge (Culig et al. 2022). La Figure 1.31 présente les évolutions de volume de matière grise dans six zones corticales avec l'âge (la zone motrice supplémentaire ou SMA, le cortex cingulaire antérieur médian ou aMCC, le striatum bilatéral ou Str ainsi que le cortex moteur primaire ou M1). On constate que ce volume est toujours négativement corrélé avec l'âge.

Les nombreuses évolutions du système musculosquelettique et du système nerveux sembleraient avoir un impact sur la motricité. En effet, il a été rapporté une hausse de la variabilité avec l'âge (Christou 2011 ; Vernooij et al. 2016) avec une difficulté à être précis (Ketcham et al. 2002), une baisse de force générale (Brooks et Faulkner 1994 ; Hunter et al. 2016 ; Pousson et al. 2001), une baisse de vitesse dans les mouvements (Lamb et al. 2016 ; Ketcham et al. 2002 ; Sleimen-Malkoun et al. 2013 ; Temprado et al. 2013) ainsi qu'un temps de réaction allongé (Der et Deary 2006 ; Sleimen-Malkoun et al. 2013 ; Hardwick et al. 2022). Ces aspects sont importants dans le cadre de l'étude de la motricité des personnes âgées. De plus, on notera que les tâches de la vie de tous les jours impliquent un effort plus important chez les personnes âgées que chez les jeunes, et qu'ils sont plus proches de leurs capacités maximales pour la réalisation des tâches de la vie quotidienne (Hortobagyi et al. 2003 ; Hortobagyi et al. 2011 ; VanSwearingen et Studenski 2014 ; Julius et al. 2012).

Le vieillissement impacte les systèmes musculosquelettique et nerveux, ce qui a, nous l'avons vu, des implications motrices. Mais un autre système évolue avec le vieillissement : le système sensoriel.

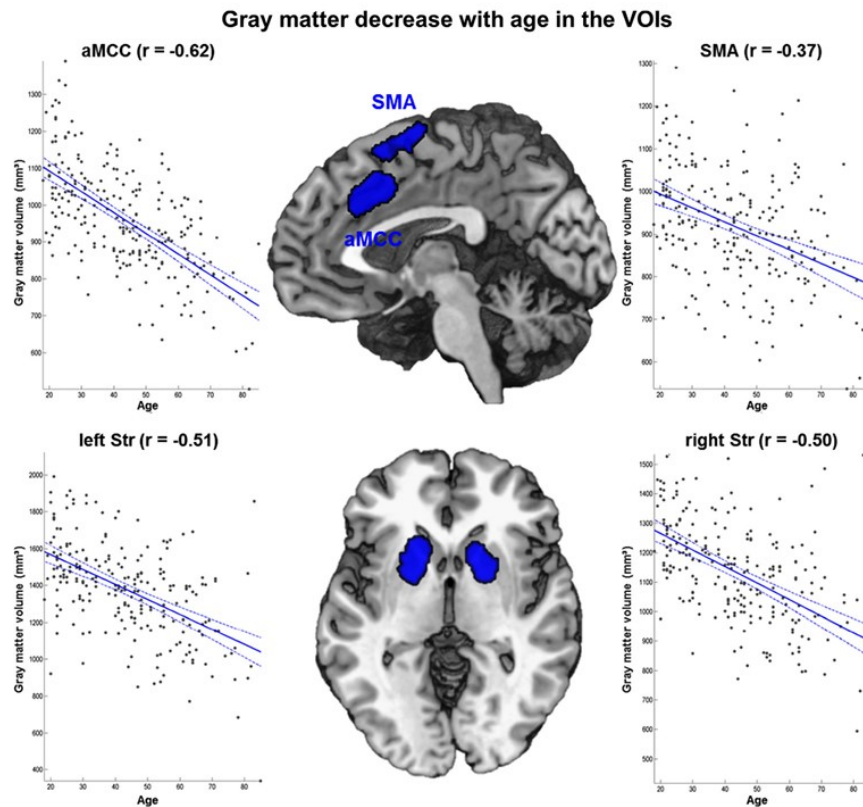


FIGURE 1.31 – **Corrélations de Pearson entre l'âge et le volume de matière grise (mm³)** pour les six régions d'intérêt. Adapté de Hoffstaedter et al. (2015).

Évolutions perceptives

Le système perceptif n'est pas épargné par le vieillissement. En effet, de nombreuses recherches révèlent des altérations dans toutes les modalités sensorielles. Goble et al. (2009) ont regroupé des études portant sur les modifications **proprioceptives** liées à l'âge et ont clairement montré l'existence de déficits. Swenor et Ehrlich (2021) se sont eux intéressés aux déficiences sensorielles liées à la **vision**. Ils ont pu mettre en avant les causes courantes de ces déficiences liées à l'âge, notamment la cataracte, le glaucome, la dégénérescence maculaire, la rétinopathie diabétique et la presbytie. Cruickshanks et al. (1998) ont montré un lien entre pertes **auditives** et vieillissement. Quasiment la moitié des participants (3753 participants âgés de 48 à 92 ans, âge moyen = 66 ans) avaient des troubles de l'audition. A noter que les hommes sont plus atteints que les femmes. D'autres chercheurs se sont intéressés à la sensibilité **somesthésique** (Kenshalo 1986). Ils ont mesuré les seuils de sensibilité cutanée chez 27 jeunes adultes et 21 personnes âgées et ont montré que les participants âgés étaient significativement moins sensibles aux stimuli mécaniques (tactiles et vibratoires) que les jeunes, bien qu'il n'y ait peu ou pas de différences significatives dans la sensibilité

aux stimuli thermiques. D'autres travaux ont pu faire état du même type de déclins pour d'autres sens (**vestibulaire** selon Zalewski 2015; Saftari et Kwon 2018 et **olfactif** selon Karpa et al. 2010).

Ces nombreuses altérations retentissent négativement sur la qualité de vie (Dalton et al. 2003), sur le risque de chute, et donc sur la motricité (Saftari et Kwon 2018) ainsi que sur la cognition (Fischer et al. 2016; Roberts et Allen 2016).

De manière plus spécifique, un intérêt particulier a été porté aux effets du vieillissement sur les capacités à percevoir l'environnement. Nous l'avons vu en première partie de ce cadre théorique (partie 1.1.1, la capacité à percevoir ce qui nous entoure est le résultat d'une combinaison de retours sensoriels. On peut alors se demander si cette combinaison peut limiter les altérations et permettre une bonne perception de l'environnement. À nouveau, nous allons nous intéresser aux capacités des participants à percevoir la gravité. Plusieurs tests sont classiquement utilisés (test de Verticale Visuelle Subjective dont Rod-and-Frame, test de Verticale Haptique Subjective et test de Verticale Posturale Subjective, ces tests ont été détaillés dans la partie 1.1.1).

Le plus utilisé, car le plus simple à mettre en place, est la mesure de la verticale **visuelle** subjective. De nombreux travaux ont mesuré l'effet du vieillissement à l'aide de ce test ou de déclinaisons (Čakrt et al. 2016; Fukata et al. 2017; Kobayashi et al. 2002; Baccini et al. 2014; Abdul Razzak et al. 2020; Zakaria et al. 2019; Cheng et al. 2022). Les auteurs ne montrent pas de différence entre les participants jeunes et plus âgés sur le biais angulaire de la verticale. Néanmoins, s'ils s'intéressent à la variabilité au travers des différentes acquisitions (Baccini et al. 2014), les participants plus âgés se trouvent être plus variables que les jeunes. L'ajout d'un contexte semble aussi plus impacter les capacités des participants âgés que celles des jeunes (Abdul Razzak et al. 2020; Kobayashi et al. 2002, illustré dans Figure 1.32 A avec les résultats dans Figure 1.32 B). Ce test et ses déclinaisons semblent être un outil intéressant pour mesurer les capacités des participants à percevoir leur environnement. À noter que les personnes âgées semblent être plus variables et moins performantes lorsque la tâche se complexifie.

Peu d'études ont rapporté les effets du vieillissement sur les capacités des participants à percevoir la verticale lors de tests **haptiques**. Silva et al. (2022) et Čakrt et al. (2016) ont pu montrer de moins bonnes performances chez les plus âgés (illustré Figure 1.32 C avec les résultats Figure 1.32 D). On notera que l'étude de Čakrt et al. (2016) suggère que le test haptique est plus discriminant que le test visuel concernant la comparaison liée à l'âge. Ce manque d'études se retrouvent aussi pour les tests **posturaux** (Fukata et al. 2017; Nestmann et al. 2020). On note à nouveau une différence importante entre jeunes et âgés, illustré

Figure 1.32 E avec les résultats Figure 1.32 F. Les personnes âgées sont moins capables de se remettre à la verticale, et en particulier lorsqu'elles sont mises dans des positions très inclinées. À nouveau, ces tests semblent pertinents pour mesurer la capacité à percevoir l'environnement.

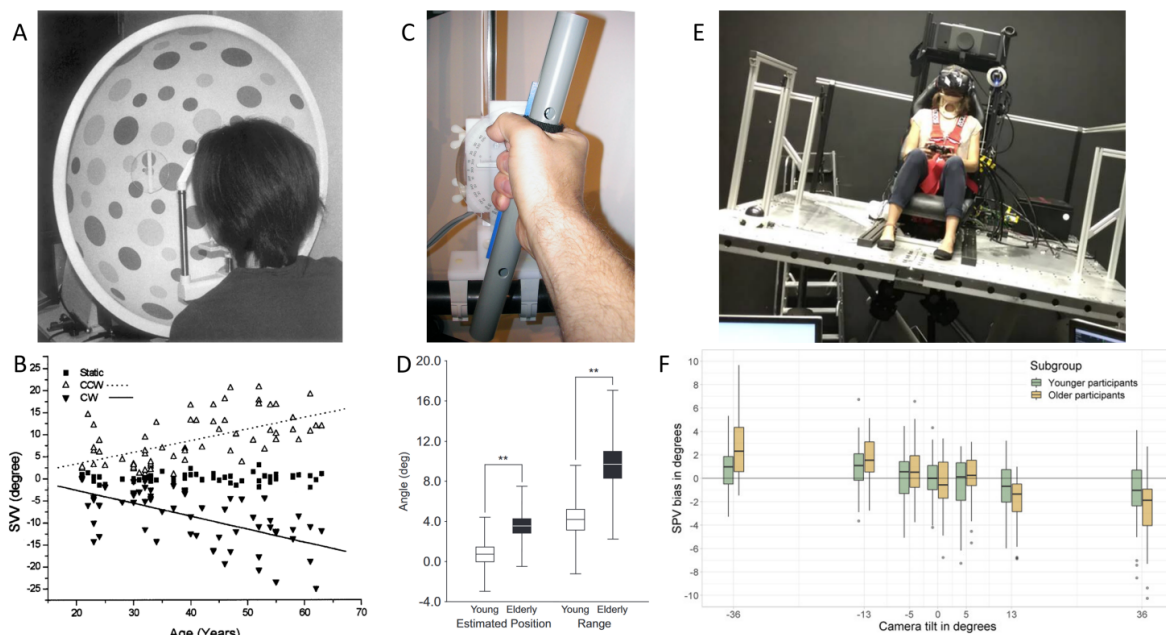


FIGURE 1.32 – **Tests de perception de la verticale et vieillissement.** A. Illustration du test de la verticale visuelle. B. Résultat de l'étude de Kobayashi et al. (2002). C. Illustration du test haptique. D. Résultat de l'étude de Čakrt et al. (2016). E. Illustration du test postural. F. Résultat de l'étude de Nestmann et al. (2020).

Nous avons vu que de nombreuses altérations (musculosquelettiques, nerveux et sensoriels) sont inhérents au vieillissement. Un type de stratégie permet néanmoins de pallier ces détériorations pour maintenir des performances normales : le processus de **compensation**.

1.2.2 Mécanisme de compensation lié au vieillissement

Le mécanisme de compensation a été théorisé et largement utilisé dans d'autres domaines. Après avoir défini ce processus et son utilisation, notamment dans le champ cognitif, j'aborderai l'état de la littérature dans le domaine sensorimoteur.

Définition de la compensation

Les altérations liées à l'âge présentées dans la partie précédente ne font plus de doute tant les preuves s'accumulent. Dans ce contexte, il devient tentant de considérer toute différence observée entre un groupe de jeunes et un groupe de personnes plus âgées comme une **détérioration**. Pourtant, certains écarts liés à l'âge peuvent être le résultat d'une **compensation**. L'idée de processus compensatoires permettant de maintenir la qualité de vie a été théorisée par les psychologues Baltes et Baltes (1990). Il s'agirait d'une réponse à la perte des moyens (ressources) utilisé pour maintenir le succès ou les niveaux de fonctionnement souhaités (résultats)" selon Baltes (1997). La compensation serait utilisée pour maintenir la performance en utilisant un autre comportement ou une autre stratégie. Cabeza et al. (1997) ont ensuite apporté des preuves, dans le domaine cognitif, supportant cette idée de recrutement cortical compensatoire. Ils ont étudié à l'aide d'e techniques d'imagerie cérébrale le recrutement des différentes zones du cerveau pendant une tâche de mémorisation, et ce, en lien avec le vieillissement. Leur étude suggère que des activités corticales bilatérales chez les personnes âgées pourraient aider à compenser les déficits neurocognitifs liés à l'âge. En effet, ils ont pu observer que les personnes âgées arrivant à obtenir des performances similaires à celles des jeunes avaient un recrutement cérébral différent et souvent moins latéralisé (Figure 1.33, mécanisme aussi appelé modèle HAROLD pour "*Hemispheric Asymmetry Reduction in OLDer age*"). D'autres études ont confirmé ce résultat (Cabeza 2002 ; Cabeza et al. 2002 ; Wang et al. 2019 ; Mattay et al. 2002 ; Ward 2003 ; Heuninckx et al. 2008 ; Heuninckx et al. 2005 ; Turesky et al. 2016 ; McGregor et al. 2009 ; Hutchinson 2002 ; Knights et al. 2024, pour des revues voir Bunzeck et al. 2024 ; Zhang et Radhakrishnan 2018 ; Kang et al. 2022 ; Barulli et Stern 2013).



FIGURE 1.33 – **Recrutement cortical compensatoire.** Mécanisme neuronal pour répondre aux pertes induites par le vieillissement au cours d'une tâche de récupération de la mémoire épisodique. Adapté de Cabeza et al. (2002) et Cabeza et al. (2018).

Cabeza et al. (2018), à travers une revue, ont affiné la définition de ce mécanisme. Les auteurs distinguent trois types de compensation : la compensation par réorganisation, la compensation par sélection, et la compensation par surrégulation. i) La compensation par réorganisation implique le recrutement de nouveaux circuits neuronaux en réponse à une perte, similaire à la manière dont le cerveau se réorganise après une lésion cérébrale. Ceci

permettrait donc de maintenir une stratégie (optimale) de fonctionnement comme à un âge plus jeune. ii) La compensation par sélection repose sur l'utilisation de stratégies alternatives déjà existantes pour accomplir une tâche, exploitant ainsi un répertoire accumulé au fil de la vie. Cependant, cela ne permet pas de conserver une stratégie optimale de fonctionnement similaire à celle d'un âge plus jeune. iii) Enfin, la compensation par sur-régulation consiste à intensifier l'activité de processus neuronaux existants pour répondre à une demande cognitive accrue, sans nécessairement créer de nouvelles structures neuronales. Ce mécanisme permet également de maintenir temporairement une stratégie optimale de fonctionnement grâce au recrutement cortical (Figure 1.34, panel C). La compensation par sur-régulation est assez proche du modèle CRUNCH (pour "Compensation-Related Utilization of Neural Circuits Hypothesis") décrit par Reuter-Lorenz et Cappell (2008). La différence principale réside dans le fait que le modèle CRUNCH intègre également l'idée d'un plafond d'activité cérébrale plus bas chez les personnes âgées, limitant leur capacité à augmenter davantage leur recrutement neuronal en réponse à des tâches de plus en plus difficiles, ce qui n'est pas abordé dans la compensation par sur-régulation.

Au delà du processus de compensation, les auteurs définissent aussi les processus de *maintenance* et de *réserve*. Avec la compensation, ces trois mécanismes permettraient la compréhension du vieillissement cognitif. Ils définissent la réserve comme "*une amélioration cumulative, due à des facteurs génétiques et/ou environnementaux, des ressources neuronales qui atténue les effets du déclin neuronal causé par le vieillissement ou les maladies liées à l'âge.*" Ce mécanisme est illustré Figure 1.34, panel A. On peut observer cette augmentation de ressources cognitives bien supérieure aux demandes dans le cas idéal (Figure 1.34, panel A, gauche) alors que ces ressources deviennent insuffisantes dans le cas classique du vieillissement (Figure 1.34, panel A, droite). La maintenance devrait elle être "*utilisée pour faire référence à la préservation des ressources neuronales, qui implique une réparation et une reconstitution continues du cerveau en réponse aux dommages subis aux niveaux cellulaire et moléculaire en raison de l'usure.*". Elle est illustrée Figure 1.34, panel B. La principale différence avec la réserve repose sur la temporalité du mécanisme. En effet, il s'agit ici d'un processus continu, mais surtout rapide.

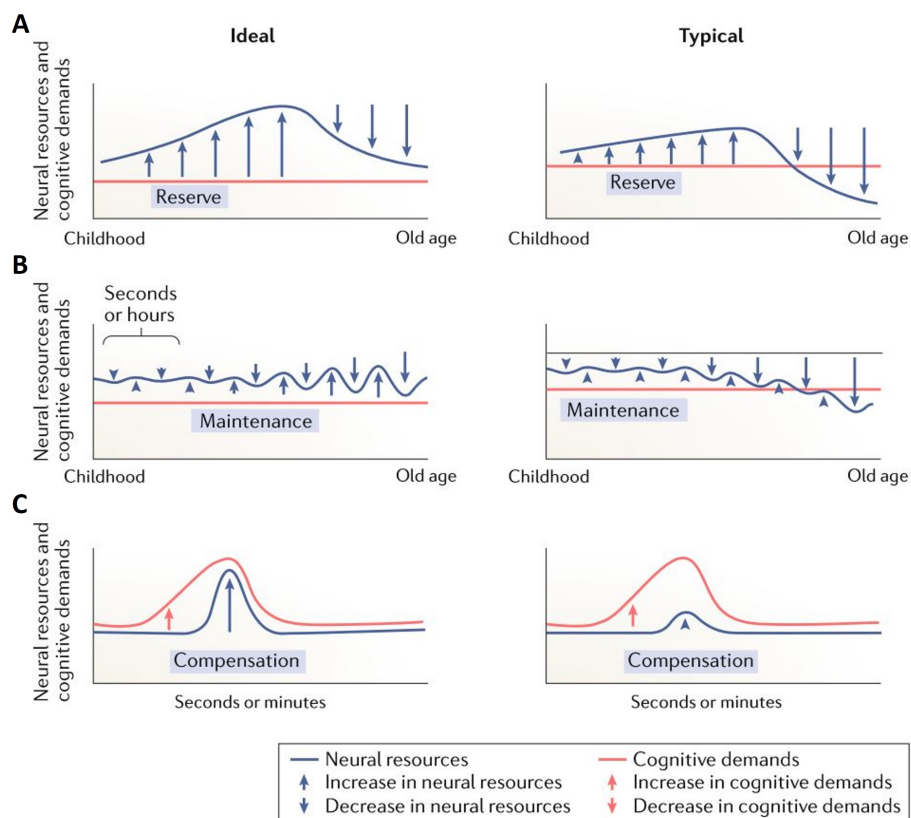


FIGURE 1.34 – **Maintenance, Réserve et Compensation.** Mécanismes neuronaux mis en jeu au cours du vieillissement. A. Processus de réserve. B. Processus de maintenance. C. Processus de compensation. Adapté de Cabeza et al. (2018).

Nous l’avons vu, les mécanismes compensatoires ont été largement étudiés au niveau cognitif. Mais qu’en est il d’un point de vue sensorimoteur ?

La compensation sensorimotrice

Il existe à ce jour moins de travaux sur la compensation liée à l’âge au niveau sensorimoteur. L’idée semble pourtant cohérente, et de nombreux exemples existent dans la vie quotidienne : le déplacement plus lent de nos grands-parents, l’utilisation d’une canne ou encore l’utilisation des mains en appui sur les genoux pour se lever d’une chaise. Il semble donc que d’autres stratégies soient utilisées par les personnes plus âgées pour compenser les nombreux déficits que nous avons présentés. La difficulté ici est alors de distinguer une compensation d’une détérioration. En effet, **les personnes plus âgées se déplacent-elles plus lentement car elles ne peuvent faire autrement ou car elles tentent de limiter le risque de chute?** Baltes (1997) et Baltes et Baltes (1990) avait noté, il y a déjà plus de

30 ans, la difficulté à reconnaître ces processus. De plus, d'autres études ont tenté de lier les recrutements corticaux accrus avec des performances motrices et aucun consensus n'en est sorti. En effet, certaines études concluent qu'une augmentation du recrutement cortical est liée à une augmentation des performances (Cassady et al. 2020a; Spedden et al. 2019; Larivière et al. 2019), alors que d'autres trouvent des relations nulles ou négatives (Cassady et al. 2020b; Hawkins et al. 2018; Fernandez et al. 2019).

Néanmoins, d'après la théorie selon laquelle les personnes plus âgées seraient capables d'adapter leurs mouvements pour compenser certains déclin, des adaptations neuronales devraient permettre des adaptations des stratégies motrices. C'est par exemple ce qui a été proposé par (Boisgontier et Nougier 2013). Dans l'ensemble, leur étude suggère que les adultes âgés s'appuient sur une stratégie de contrôle intermittente (combinaison entre rétroaction et proaction), utilisant des corrections plus fréquentes pour compenser les altérations des modèles internes lié à l'âge. Cette stratégie fonctionne dans des conditions normales, mais ne fonctionne plus aussi bien en cas de pression temporelle accrue.

C'est dans ce contexte peu consensuel et au travers d'une revue que Poirier et al. (2021) ont tenté de définir la compensation liée à l'âge au niveau sensorimoteur. Il n'est pas aisé de mettre en avant ce mécanisme. En effet, les modifications des performances comportementales chez les personnes âgées résultent d'une combinaison entre des compensations et des dégradations. C'est pourquoi les mesures de performance classiques, comme la force, la vitesse ou la précision, ne suffisent pas à explorer en détail les mécanismes de compensation impliqués. Quelques études, dans la poursuite de celle de (Boisgontier et Nougier 2013), ont pu à nouveau proposer que les personnes plus âgées tendraient vers une utilisation plus importante du contrôle du mouvement par proaction. Il a été proposé que ce soit pour pallier le déficit des boucles fonctionnant par rétroaction (Helsen et al. 2016; Hoellinger et al. 2017; Wolpe et al. 2016; Moran et al. 2014; Saenen et al. 2023; Parthasharathy et al. 2022). Ces travaux ne représentent néanmoins pas une preuve forte de l'existence de processus compensatoires au niveau sensorimoteur, étant indirectement liés et n'ayant pas fait l'objet de conditions expérimentales spécifiques.

Il existe également une revue de Van Der Kruk et al. (2021) qui s'est intéressée au processus de compensation du système sensorimoteur, qui plus est sur une tâche de la vie quotidienne. En effet, les auteurs ont travaillé sur la tâche assis/debout en regroupant les résultats de 122 études. Cette revue souligne l'importance de la compensation, qui découle de la redondance fonctionnelle (l'infinité de possibilités que nous avons pour réaliser chaque tâche). Ils distinguent deux types de compensation : compensation pour capacités et compensation pour objectifs. i) La compensation de capacité se produirait lorsque les capacités ne répondent plus aux exigences de la stratégie la moins coûteuse (cela peut être dû

à des déficits musculaires, squelettiques ou neuronaux). Ceci semble en réalité plutôt correspondre à ce qui avait été défini comme une détérioration par Poirier et al. (2021). ii) La compensation pour objectifs, par contre, stipule que d'autres objectifs peuvent prendre le dessus sur la stratégie, minimisant par exemple le coût énergétique. Ces nouveaux objectifs peuvent être liés à la vitesse, à la sécurité ou encore à la douleur. Cette revue met aussi en lumière les limites de nombreuses études actuelles sur les mouvements contraints (comme l'avait fait Tsay et al. 2024b et présentées dans la partie 1.1.4). Contraindre un mouvement assis-debout limite l'utilisation des stratégies différentes (l'utilisation des bras est souvent empêchée et des vitesses sont imposées). Leurs travaux mettent en avant l'utilisation de trois grandes stratégies au niveau global résultant de capacités réduites ou d'objectifs différents. Ils ont aussi pu montrer de manière plus fine des recrutements musculaires différents (voir Figure 1.35, confirmé entre autres par S. H. Smith et al. 2020), pouvant être expliqués par la compensation. De manière intéressante, les auteurs ont rapporté des relations faibles entre la force des membres inférieurs et les stratégies, soulignant l'importance d'autres facteurs explicatifs. Une des limites de cette étude repose peut-être, de manière paradoxale, sur l'ouverture trop grande des critères d'inclusion. En effet, la revue a inclus des études portant sur le vieillissement sain, mais aussi certaines incluant des populations atteintes de pathologies (comme l'arthrose). De plus, il est très difficile de s'assurer que les différences observées correspondent à des compensations plutôt qu'à des détériorations.

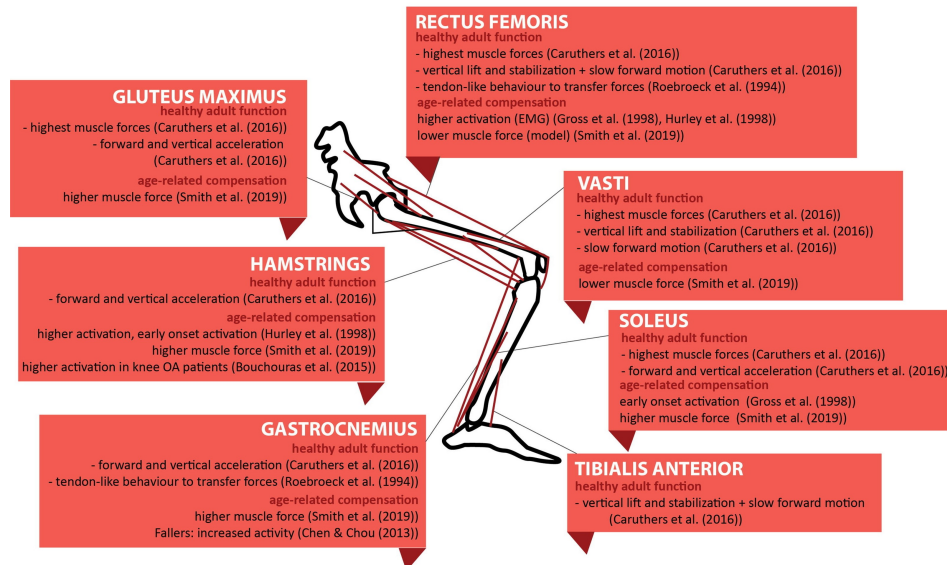


FIGURE 1.35 – **Compensation par changement du recrutement musculaire.** Recrutement normal musculaire pour un mouvement Se Lever des membres inférieurs et recrutement différent lié à une compensation due au vieillissement. Adapté de Van Der Kruk et al. (2021) regroupant les données de Caruthers et al. (2016), S. H. Smith et al. (2020), Hurley et al. (1998), Bouchouras et al. (2015), Roebroeck et al. (1994), Chen et Chou (2013) et Gross et al. (1998).

Nous avons pu voir qu'un certain nombre d'adaptations semblent être réalisées pour compenser les altérations liés à l'âge. Est-ce que ces adaptations suffisent à maintenir l'optimalité de mouvements simples ?

1.2.3 Mouvements membres supérieurs & Vieillissement

Les protocoles expérimentaux présentés dans la première partie de ce cadre théorique ont été utilisés dans le cadre du vieillissement. Nous évoquerons premièrement les expériences assistées à l'aide d'un robot, puis les mouvements libres.

Adaptation sensorimotrice générale

La capacité des personnes âgées à s'adapter lors de tâches de pointage sur robot perturbé visuellement ou à l'aide d'un champ de force (voir illustration Figure 1.36) a longtemps fait débat. En effet, de nombreuses études présentaient des capacités altérées avec le vieillissement (Vandevorde et Orban De Xivry 2019, 2020; Huang et Ahmed 2014a) alors que d'autres ne trouvaient pas de différences (Vandevorde et Orban De Xivry 2019) et d'autres

ont même trouvé une plus grande adaptation (Langan et Seidler 2011).

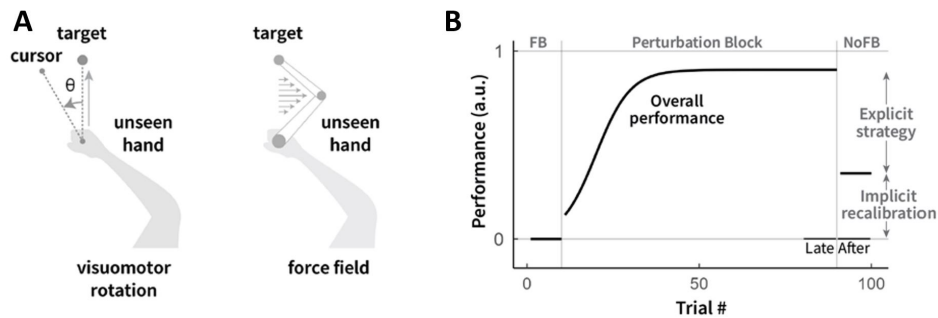


FIGURE 1.36 – **Paradigme d'adaptation.** Illustration du paradigme classique d'adaptation à l'aide d'un robot. A. Tâche de pointage avec perturbation visuelle ou avec champs de force. B. Évolution de l'adaptation au cours d'une tâche avec la dissociation de la partie implicite et de la partie explicite. Adapté de Cisneros et al. (2024).

Cisneros et al. (2024), dans le cadre d'une étude publiée en pré-print, ont récemment proposé que ce manque de consensus relevait principalement des effectifs réduits de participants et d'un mélange des mécanismes en jeu. La Figure 1.37 B illustre les deux composantes de l'adaptation souvent combinées : l'adaptation implicite (ajustements inconscients et automatiques du système moteur en réponse à des perturbations) et l'adaptation explicite (ajustements conscients et délibérés du système moteur, impliquant une prise de conscience et une intention de corriger ou de modifier les actions en réponse à des perturbations). Ils ont alors réalisé une revue de la littérature sur l'adaptation des personnes âgées à ce type de tâche. Ils en sont venus à la conclusion que la performance des personnes âgées est de manière globale moins bonne. En réalisant par la suite deux études permettant d'isoler les composantes implicites et explicites, les auteurs ont pu conclure que le déficit d'adaptation globale venait d'un déficit d'adaptation explicite. De manière intéressante, les participants âgés présentaient par contre plus d'adaptation implicite.

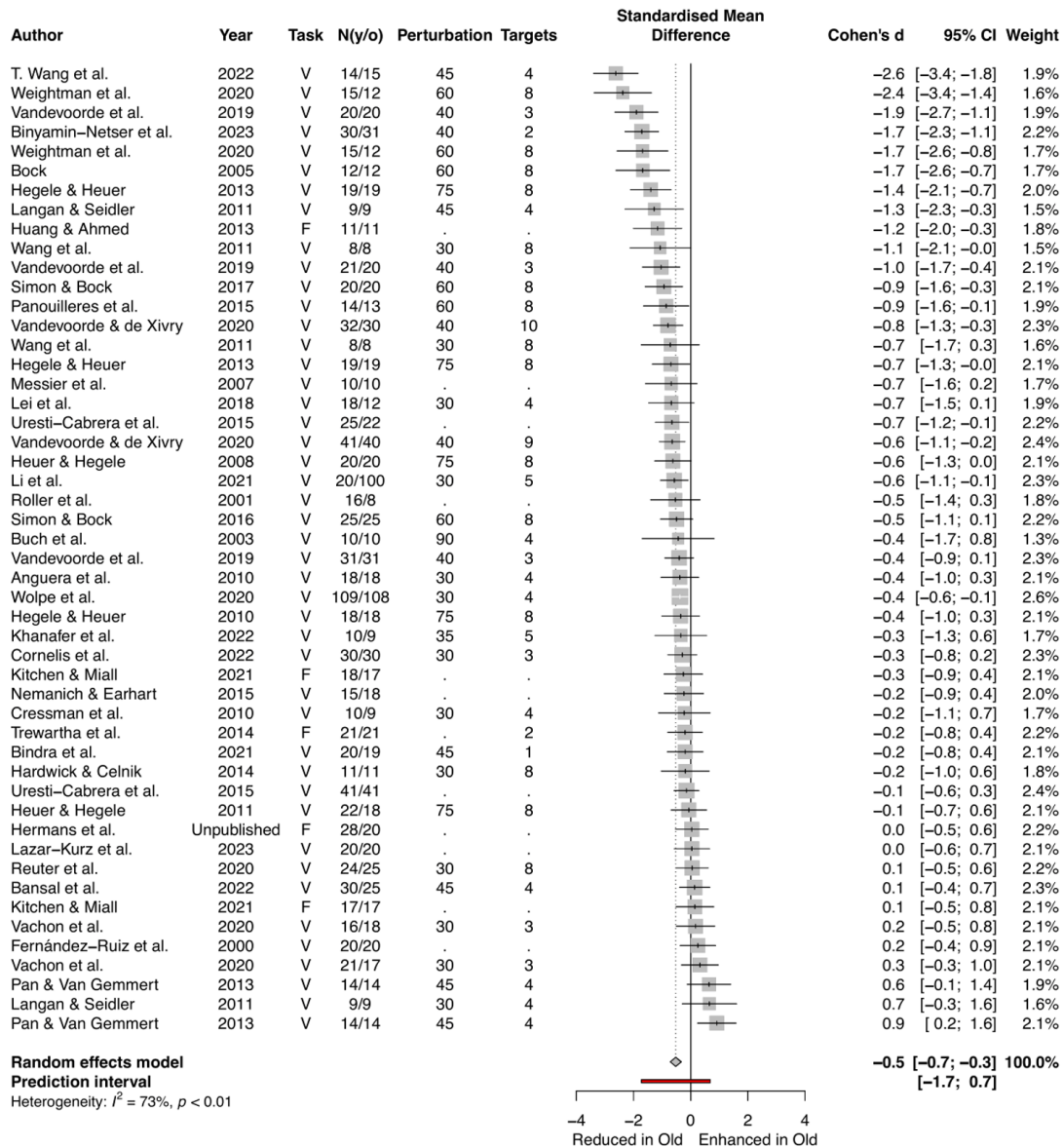


FIGURE 1.37 – **Revue sur l’adaptation.** Méta-analyse incluant 50 sets de données sur l’adaptation lors de protocoles de pointages avec perturbation visuelle ou avec un champ de force. Adapté de Cisneros et al. (2024).

Le vieillissement n’empêche pas l’adaptation, mais semble la réduire. Cependant, un phénomène possiblement similaire à une compensation par sur-régulation pourrait permettre de maintenir les performances en augmentant la part d’apprentissage implicite lorsque la composante explicite diminue. Une autre tâche motrice a été étudiée en lien avec le vieillissement : les mouvements simples du bras, pour lesquels il a été proposé que la planification pourrait être optimisée en tirant parti des effets de la gravité. Ce mécanisme, principalement implicite, ne devrait pas être affecté par le vieillissement.

Intégration de la gravité

Les effets du vieillissement sur l'intégration de la gravité dans le contrôle moteur ont été principalement étudiés dans le cadre de la thèse de Gabriel Poirier (2022), principalement via deux études (Poirier et al. 2020b ; Poirier et al. 2023b). Les auteurs ont reproduit le paradigme de mouvements de bras des expériences présentées dans la partie 1.1.3 dans le cadre du vieillissement.

Dans leur première étude (Poirier et al. 2020b), les auteurs ont examiné comment la planification motrice et l'optimisation de l'effort dans les mouvements verticaux du bras dominant changent avec le vieillissement d'un **point de vue cinématique**. Les chercheurs ont comparé la planification motrice de mouvements verticaux rapides et lents du bras entre de jeunes adultes (âge moyen de 24 ans) et des adultes plus âgés (âge moyen de 70 ans).

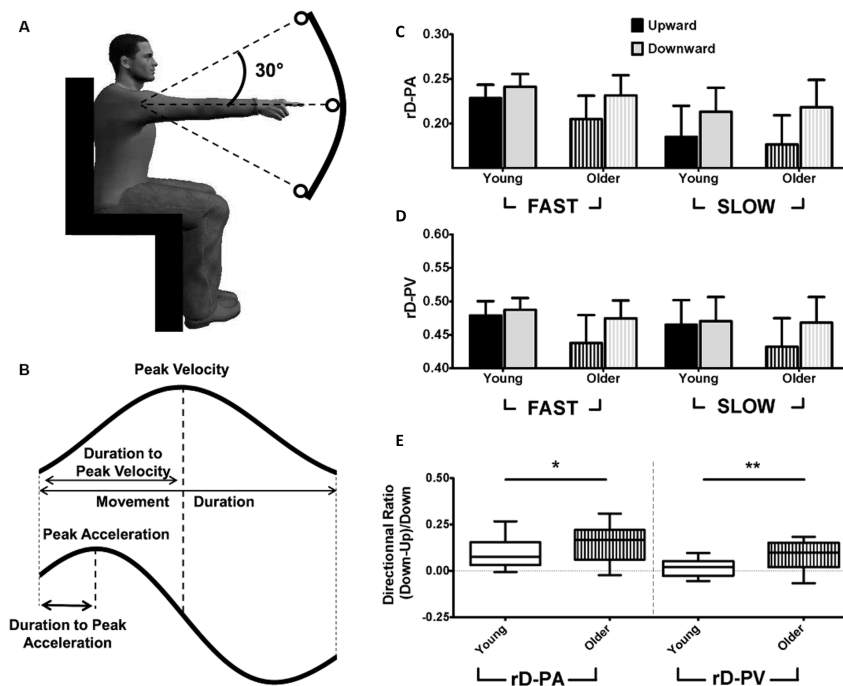


FIGURE 1.38 – **Paradigme et résultats.** A. Illustration de la tâche. B. Variables mesurées cinématiques. C. Résultats pour la durée relative au pic d'accélération (rD-PA). D. Résultats pour la durée relative au pic de vitesse (rD-PV). E. Résultats pour les ratios directionnels. Adapté de Poirier et al. (2020b).

Les résultats indiquent que les adultes plus âgés présentent toujours des asymétries directionnelles (voir Figure 1.38), ce qui suggère qu'ils continuent d'optimiser leur mouvement pour minimiser l'effort, tout comme les adultes plus jeunes. Cependant, l'ampleur de ces asymétries était plus importante chez les adultes plus âgés, ce qui, selon les auteurs,

pourrait être dû à une surestimation de l'effet de la gravité ou à une plus grande importance accordée à la minimisation de l'effort. Ce résultat soutient l'idée que les processus optimaux de planification motrice restent actifs au cours du vieillissement en bonne santé, bien que leur exécution puisse être différente.

Une seconde étude (Poirier et al. 2023b) est allée un peu plus loin dans l'étude de la planification motrice en intégrant le bras non-dominant ainsi que des mesures électromyographiques. Les auteurs ont pu se concentrer sur l'effet du vieillissement sur la latéralisation du contrôle moteur lié à la gravité, en comparant notamment les performances des bras dominants et non dominants de mouvements verticaux.

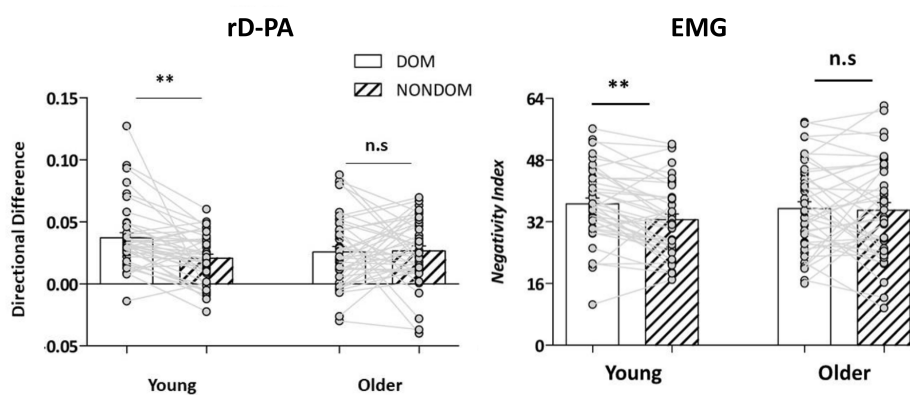


FIGURE 1.39 – **Résultats étude latéralisation et vieillissement.** A. Résultats pour la durée relative au pic d'accélération (rD-PA) pour les bras dominant et non-dominant. B. Résultats pour l'index de négativité, utilisant l'EMG. Adapté de Poirier et al. (2023b).

L'étude a révélé des changements significatifs liés à l'âge dans la latéralisation motrice (voir Figure 1.39). Les jeunes adultes ont montré un effet de latéralisation clair, le bras dominant étant plus "performant" que le bras non dominant. Cependant, cette latéralisation n'a pas été observée chez les adultes plus âgés. Au contraire, les performances des deux bras chez ces derniers étaient intermédiaires entre les bras dominants et non dominants des jeunes adultes. Cette réduction pourrait être due au phénomène de compensation explicite plus tôt. Lors de tâches demandantes, des zones corticales ipsi-latérales seraient recrutées pour en compenser d'autres détériorées. Ce phénomène aurait pour conséquence de baisser la latéralisation.

Le vieillissement ne semble pas détériorer l'optimalité des mouvements des membres supérieurs. En est-il de même pour les mouvements plus complexes intégrant des composantes liées à l'équilibre ?

1.2.4 Mouvements plus complexes, Équilibre & Vieillessement

Nous l'avons vu dans la partie 1.1.4, la motricité de tout le corps diffère de celle, plus simple, des membres supérieurs. Ceci semble être principalement dû à l'ajout de contraintes d'équilibre et à l'augmentation du nombre de degrés de liberté. D'autre part, nous avons vu que le vieillissement pouvait impacter les stratégies d'équilibration. C'est pourquoi nous nous pencherons dans cette partie sur les évolutions de la posture et du contrôle des mouvements impliquant tout le corps au cours du vieillissement.

Évolution de la posture

Plus de sept mille résultats sont disponibles sur PubMed suite à la recherche "Aging + Postural", ce qui montre clairement l'importance du sujet et l'étendue des études déjà réalisées. Le déclin du système de contrôle de l'équilibre associé au vieillissement est influencé par de multiples facteurs (Lu et al. 2011 ; Henry et Baudry 2019). Les altérations de la structure des fuseaux musculaires et les ralentissements de la communication synaptique réduisent l'efficacité du système proprioceptif. En plus des modifications spécifiques du système sensoriel, des changements généraux dans le système nerveux central tels que la diminution de l'intégrité des matières grise et blanche, affectent l'intégration multisensorielle et ralentissent la vitesse de traitement nécessaire pour des réponses motrices précises. D'autres études, menées avec des expériences dans une pièce en mouvement, ont montré que les personnes âgées ont tendance à dépendre davantage de leur système visuel pour maintenir leur équilibre que les adultes plus jeunes (Wade et al. 1995). Cette conclusion a été corroborée par d'autres recherches (Eikema et al. 2012 ; Speers et al. 2002).

Parmi la multitude de travaux sur la posture et le vieillissement, un article récent de Van Humbeeck et al. (2023) a étudié l'équilibre statique de presque 300 participants âgés de 7 à 81 ans. Ils ont reproduit le résultat classique d'évolution des capacités d'équilibration au cours de l'âge. Le résultat, illustré Figure 1.40, est une reproduction des conclusions connues sur l'équilibre au cours du vieillissement (entre autres Hytönen et al. 1993 ; Schwesig et al. 2013). Selon ce modèle de courbe en U, la stabilité statique serait optimale autour de 35 ans, après avoir été moins bonne pendant l'enfance. Elle se dégrade ensuite avec l'avancée en âge. On peut voir que ce résultat ne dépend pas des conditions (équilibre statique normal, yeux fermés ou sur un seul pied). Ces dernières amplifient d'ailleurs l'effet statistique entre les adultes les plus âgés et les autres. De manière plus intéressante, les auteurs ont pu mettre en avant des gestions de l'équilibre différentes selon l'âge. En effet, en utilisant une technique d'analyse stochastique (Stabilogram diffusion analysis ou SDA), ils ont pu montrer que les personnes les plus âgées avaient tendance à avoir des ajustements

plus lents, à nouveau accentués par les conditions compliquant l'équilibre. Les auteurs ont proposé que ce comportement pouvait s'apparenter à une compensation capable d'adapter la gestion de l'équilibre aux différentes contraintes.

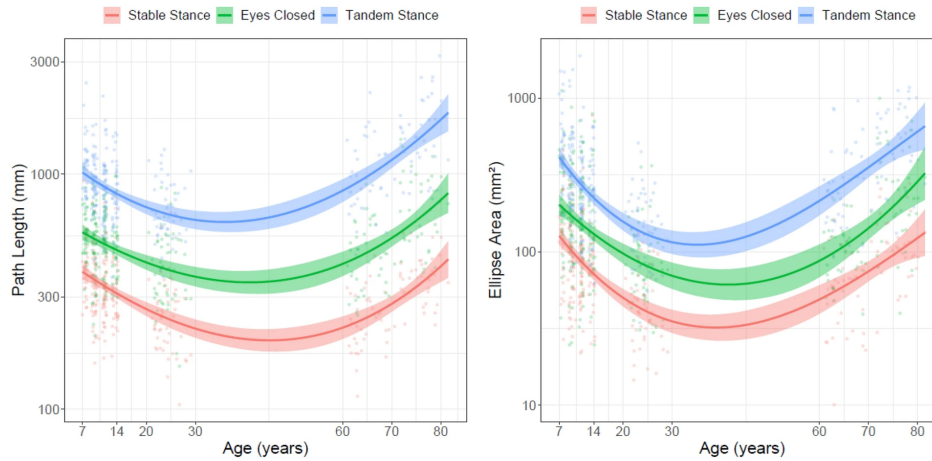


FIGURE 1.40 – **Équilibre au cours du vieillissement.** Modèle en U de la stabilité posturale tout au long de la vie pour la longueur du trajet de la position du centre de pression (à gauche) et la surface de l'ellipse (à droite). Adapté de Van Humbeeck et al. (2023).

L'étude de l'évolution de l'équilibre dynamique au fil du vieillissement suscite un intérêt croissant. Cela semble pertinent, car il a été démontré que l'équilibre dynamique fournit des informations distinctes de celles obtenues par l'évaluation de l'équilibre statique (Rizzato et al. 2021). Ces deux types de tests sont donc complémentaires et permettent une évaluation plus complète de la stabilité posturale des individus âgés. Les protocoles expérimentaux pour quantifier l'équilibre dynamique sont divers, allant du test d'équilibre de l'étoile (Star Excursion Balance Test ou SEBT, Segal et al. 2023) aux tests posturaux sur plate-forme mobile (Marchesi et al. 2022), en passant par des tests sur planche à bascule (Rubega et al. 2021).

De manière globale, les tests dynamiques semblent plus discriminants par rapport à l'âge que les tests statiques. C'est d'ailleurs spécifiquement ce qu'a montré Marchesi et al. (2022) dans leur étude combinant les deux modalités. Ils ont recruté 272 participants âgés de 19 à 90 ans pour tester leur équilibre de manière statique classique (ligne 1 : yeux ouverts et ligne 2 : yeux fermés) mais aussi de manière dynamique (ligne 3 à 6). Les résultats, ainsi que les tâches sont illustrés Figure 1.41. On peut clairement distinguer l'effet du vieillissement sur les paramètres mesurés de manière statique : l'équilibre devient moins bon avec l'avancée en âge. Les différences sont encore plus marquées lorsque les tâches deviennent dynamiques. Les auteurs concluent que l'équilibre est moins bon chez les personnes âgées et que des tests dynamiques pourraient être utilisés en prévention pour diagnostiquer les

personnes potentiellement à risque (entre autres de chuter).

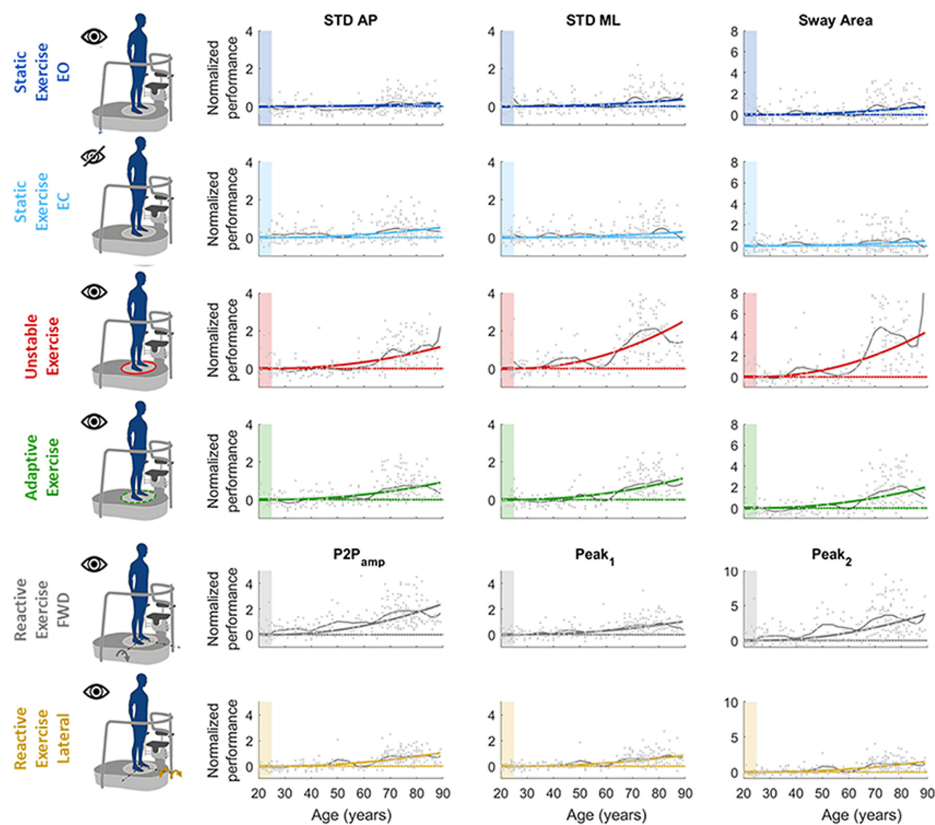


FIGURE 1.41 – **Comparaison équilibres statique et dynamique en fonction de l'âge.** Chaque graphique représente l'évolution de chaque paramètre avec l'âge. (EO : Yeux ouverts, EC Yeux fermés, FWD : déplacement vers l'avant, STD AP : écart-type selon l'axe antéro-postérieur, STD ML : écart-type selon l'axe médio-latéral, Pic1 : amplitude du premier pic suivant la perturbation, Peak2 : amplitude du second pic dans la direction opposée à la première, P2Pamp : amplitude pic à pic d'amplitude entre peak1 et peak2, P2Ptime : temps de pic à pic entre peak1 et peak2). Adapté de Marchesi et al. (2022).

Les autres études tiennent les mêmes conclusions. Segal et al. (2023), via le test d'équilibre de l'étoile, ont montré une réduction des distances atteintes par les personnes les plus âgées (en particulier selon les directions postérieures). Rubega et al. (2021), en mesurant les activités cérébrales pendant des tests statiques/dynamiques et en double-tâches, confirment l'hypothèse selon laquelle **les personnes âgées utilisent des stratégies différentes de celles des adultes plus jeunes** (en particulier lorsque les tâches posturales et cognitives sont combinées).

Dans le cadre clinique, des tests plus simples sont souvent utilisés. Parmi eux, on peut citer par exemple le "*Time Up and Go Test (TUG)*" ainsi que le test de l'appui unipodal. Le TUG consiste à mesurer le temps nécessaire à une personne pour se lever d'une chaise, mar-

cher 3 mètres, faire demi-tour, revenir à la chaise et s’y rasseoir (Bennell et al. 2011). Cette évaluation est particulièrement utilisée pour le suivi après opération des genoux (Mizner et al. 2011; Galea et al. 2008) mais l’a aussi été pour prédire le risque de chute (Arnold et Faulkner 2007). Le test de l’appui unipodal (Linens et al. 2014), consiste à se tenir sur une seule jambe sur une surface ferme et à évaluer le temps pendant lequel le participant peut rester dans cette position. Ce test permet en particulier de suivre les effets de la ré-éducation suite à des instabilités chroniques de la cheville (Picot et al. 2022), mais comme le TUG, il a aussi été utilisé dans le cadre de la prédiction de la chute (Chun-Ju Chang et al. 2013). Si ces tests plus simples sont souvent préférés à des évaluations précises des capacités d’équilibration, ces dernières ont prouvé leur intérêt dans le cadre clinique, notamment celui des troubles cognitifs. En effet, Deschamps et al. (2014) ont pu observer des différences de gestion de l’équilibre entre des participants sains et atteints de troubles neuro-cognitifs majeurs.

Nous avons constaté que les personnes âgées souffrent d’un moins bon équilibre, que ce soit quantifié à l’aide de tests statiques ou dynamiques. Mais est-ce que cette baisse de capacité impacte-t-elle la marche ?

La marche

La marche reflète les interactions complexes de nombreux systèmes corporels, notamment musculaire, nerveux, sensoriel (proprioception, vision, somesthésie), cardiovasculaire, etc. Comme nous l’avons vu, chacun de ces systèmes est affecté par le processus normal du vieillissement. De plus, la marche a la particularité de mettre l’équilibre continuellement en jeu. De plus, elle est indispensable pour maintenir l’indépendance, ce qui en fait un sujet d’étude clé dans le cadre du vieillissement.

Les recherches sur la marche chez les personnes âgées montrent généralement des différences significatives par rapport à celles des personnes jeunes. La Figure 1.42 illustre la façon dont la vitesse de marche diminue avec l’âge, tandis que la consommation d’énergie augmente, comme l’a indiqué Schrack et al. (2012). De manière générale, il semble qu’un intérêt particulier ait été porté non seulement à l’effort requis pour marcher, mais aussi à la perception de cet effort durant cette activité (Julius et al. 2012; VanSwearingen et Studenski 2014; Hortobagyi et al. 2011; Boyer et al. 2023; Hortobagyi et al. 2003). Les auteurs ont observé une augmentation de la perception de l’effort ainsi que du coût énergétique des activités quotidiennes telles que la marche. De plus, on observe que la marche des personnes âgées est plus variable tant sur le plan cinématique (Beauchet et al. 2009; Montero-Odasso et al. 2011) que sur le plan du recrutement musculaire (Monaco et al. 2010). Les auteurs

notent que les personnes âgées présentent des longueurs de pas et des temps de foulées plus irréguliers, ainsi qu'une activité électromyographique moins stable pendant le cycle de marche. Ces différences liées à l'âge tendent à être amplifiées lorsque la vitesse de marche augmente.

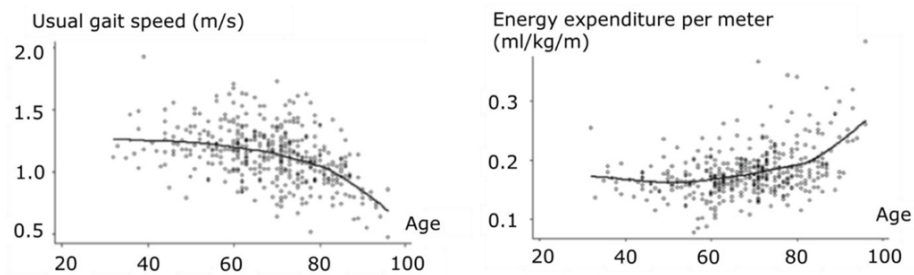


FIGURE 1.42 – **Vitesse de marche et consommation d'énergie au cours du vieillissement.** Adapté de Schrack et al. (2012).

Des travaux très récents de O'Neill et al. (2024) portent sur la stabilité pendant des phases statiques, mais aussi pendant la marche. Ils ont utilisé un critère de stabilité (*margin of stability* ou *MOS*, décrit par Hof et al. 2005) pour quantifier à quel point un individu prend des risques de chuter à chaque instant. De manière intéressante, ils n'ont pas noté de différence lors de la marche normale (Figure 1.43, colonne de gauche). Par contre, ils ont observé des différences lors de la marche avec obstacle (Figure 1.43, colonne de droite) : les participants âgés se mettraient alors moins en danger.

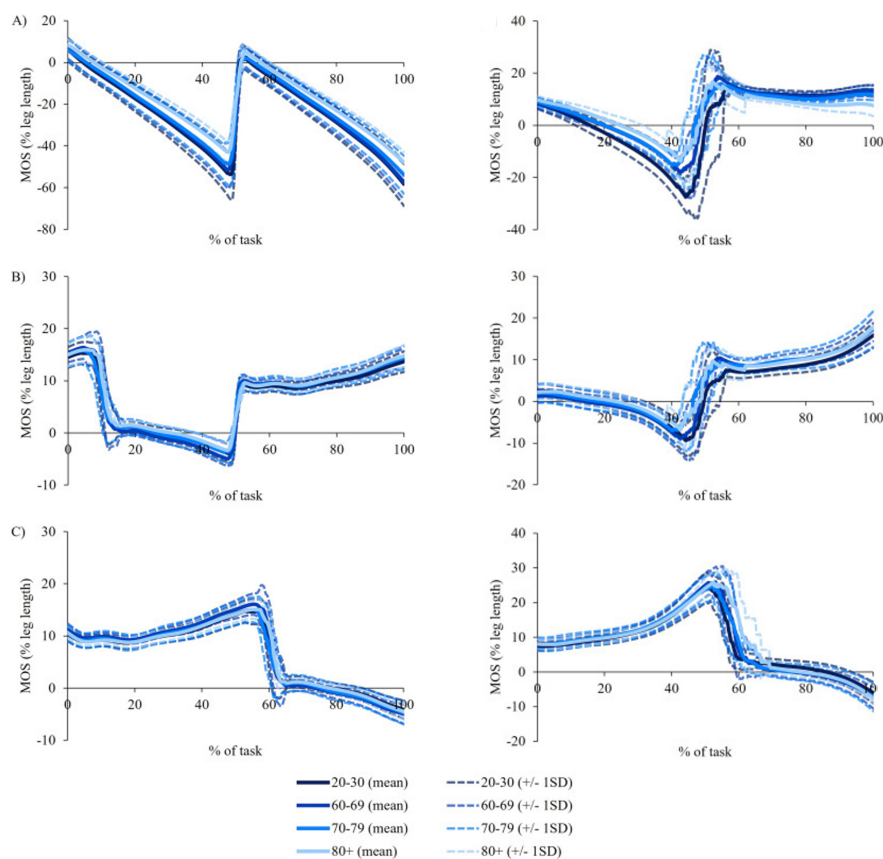


FIGURE 1.43 – **Comparaison de la stabilité de la marche avec ou sans obstacle en fonction de l'âge.** Chaque graphique représente l'évolution du critère quantifiant la stabilité (MOS) pour les 4 groupes d'âges. A) Stabilité selon l'axe antérieur (MOSant); B) Stabilité de la jambe de front (MOSlead); et C) Stabilité de la jambe de traîne (MOStrail). Adapté de O'Neill et al. (2024).

Il semble que les différences observées entre la marche de jeunes adultes et celle d'adultes plus âgés soient relativement fines, et que celles-ci n'empêchent pas le mouvement. Par contre, lorsque la tâche est rendue plus compliquée (par exemple en ajoutant un obstacle comme l'a fait O'Neill et al. (2024), les différences sont alors plus nettes (autre exemple : cas de double tâches, E. Smith et al. 2016). Salzman (2010) a même proposé que la plupart des changements dans la démarche soient en fait liés à des conditions médicales sous-jacentes et ne doivent pas être considérés comme une conséquence inévitable du vieillissement. La marche est d'ailleurs souvent utilisée dans le cadre clinique comme outil de diagnostic. La vitesse spontanée de marche a été proposée comme indicateur prédictif de la chute (Mignardot et al. 2014) ou encore du déclin cognitif (Kikkert et al. 2016). Une revue regroupe les principaux seuils utilisés pour la prédiction du développement de pathologies (Hainline et al. 2023, voir Figure 1.44). On peut y voir, par exemple, qu'une vitesse de marche

inférieure à 0,7 m/s correspond à un risque élevé de chute.

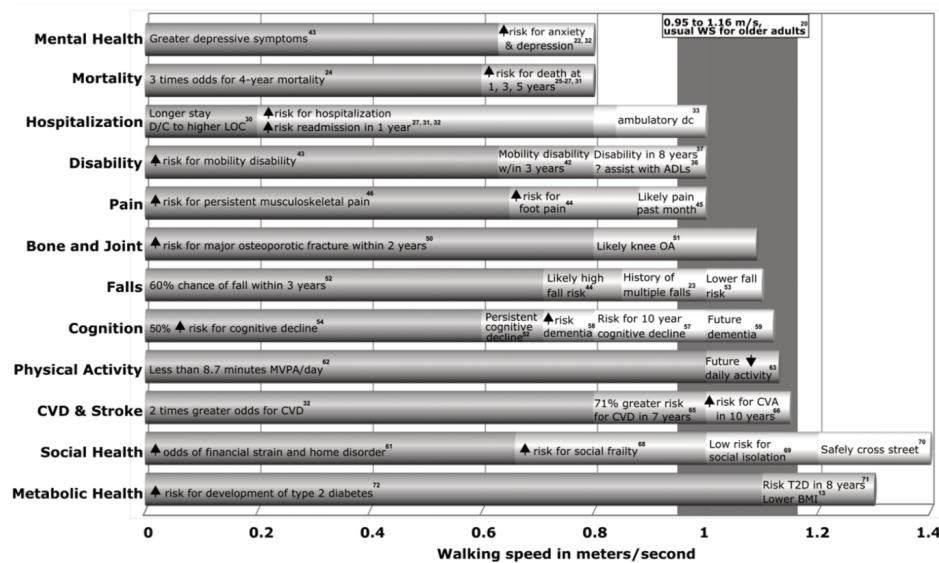


FIGURE 1.44 – Valeurs seuils de la vitesse de marche et prédiction du risque associé chez les personnes âgées. La vitesse de marche est exprimée en mètres par seconde (m/s). La bande grise verticale de 0,95 à 1,16 m/s représente la plage normale de la vitesse de marche des personnes âgées, 0,95 m/s représentant les femmes de 80 à 85 ans et 1,16 m/s les hommes de 60 à 69 ans. (IMC indique l'indice de masse corporelle ; AVC, accident vasculaire cérébral ; MCV, maladie cardiovasculaire ; D/C, libéré de l'hôpital ; LOC, niveau de soins ; MVPA, activité physique modérée-vigoureuse ; DT2, diabète de type 2). Adapté de Hainline et al. (2023).

De manière plus intéressante, les personnes âgées démontreraient une capacité à utiliser des mécanismes compensatoires pour s'adapter aux contraintes de la marche. Roos et al. (2008) ont montré que lors de la récupération après un trébuchement, les mouvements des bras chez les adultes âgés contribuaient à une stratégie de récupération plus «protectrice», limitant ainsi les blessures potentielles dues à des chutes, contrairement à la stratégie plus «préventive» des jeunes adultes, qui visaient à éviter la perte d'équilibre dès le départ. Par ailleurs, Patla et Shumway-Cook (1999) ont mis en avant que la mobilité chez les personnes âgées ne dépend pas seulement de la capacité à accomplir des tâches spécifiques, mais de la variété de contextes environnementaux dans lesquels ces tâches peuvent être effectuées en toute sécurité. Cela indique une utilisation de stratégies d'adaptation basées sur l'environnement pour maintenir leur mobilité. De plus, l'étude de Fettrow et al. (2021a) a révélé que les adultes âgés s'adaptent différemment sur des tapis roulants avec deux bandes aux vitesses désynchronisées, montrant moins d'asymétrie dans le contrôle de l'équilibre médial-latéral que les jeunes adultes, ce qui suggérerait une préoccupation accrue pour la stabilité. Enfin, Fettrow et al. (2021b) soulignent que l'activité cérébrale accrue observée

chez les personnes âgées pendant la marche pourrait indiquer un mécanisme de compensation neuronale, leur permettant d'accomplir des tâches locomotrices avec un soutien neuronal supplémentaire pour contrer les altérations liés à l'âge.

Cette partie a exploré façon dont la marche, essentielle à l'indépendance des personnes âgées, est influencée par le vieillissement, affectant plusieurs systèmes corporels. Les recherches montrent que la marche des personnes âgées est plus énergétiquement coûteuse et variable, avec une perception accrue de l'effort. Lorsque des obstacles ou des tâches complexes sont ajoutés, les différences avec les jeunes adultes deviennent plus marquées. Cependant, les personnes âgées semblent démontrer des mécanismes compensatoires, comme des stratégies de récupération après un trébuchement et une adaptation à des environnements variés, pour maintenir leur stabilité et mobilité. Distinguer un processus de compensation d'un processus de détérioration n'est néanmoins pas possible et on ne peut qu'interpréter les résultats. La marche, étant automatique, diffère des mouvements volontaires complexes impliquant l'équilibre. Quelles sont alors les évolutions de la motricité volontaire dans ces tâches complexes ?

Corps entier

Cette dernière partie est consacrée aux évolutions de la motricité des mouvements de tout le corps dues au vieillissement, un domaine encore peu exploré. Un inventaire des tâches sera dressé, puis nous nous concentrerons sur deux tâches principales : i) **se lever d'une chaise et s'y rasseoir**, et ii) le "**Whole-Body-Reaching**", ou mouvement d'atteinte du corps entier. Le Whole-Body-Reaching consiste à se pencher pour atteindre une cible située au sol.

Ces mouvements sont proches de ceux réalisés au quotidien, ce qui rend leur étude pertinente. Il a d'ailleurs été montré que de manière générale, pour les tâches de la vie quotidienne, les personnes âgées dépensent plus d'énergie que les jeunes adultes (Hortobagyi et al. 2003 ; Hortobagyi et al. 2011 ; Julius et al. 2012 ; VanSwearingen et Studenski 2014 ; Didier et al. 1993). Ces auteurs ont étudié des tâches simples telles que se lever et se rasseoir sur un siège, se lever et s'allonger sur un lit, se lever du sol, ainsi que monter et descendre des escaliers.

Avant d'aborder les deux tâches d'intérêt, nous allons examiner d'autres tâches mobilisant l'ensemble du corps. En utilisant une tâche debout consistant à toucher une cible au sol avec le pied puis à tourner, Huntley et al. (2017) ont montré que les adultes plus âgés présentaient une plus grande variabilité cinématique, sans observer d'effet lors de la complexification de la tâche en modifiant la vitesse. Lors d'une tâche d'atteinte avec le bras

en position debout, Kubicki et al. (2016) et Huang et Brown (2013) ont mis en évidence une gestion accrue de l'équilibre chez les personnes âgées par rapport aux jeunes, en particulier en étudiant les ajustements posturaux anticipés, qui intervenaient plus tôt chez les personnes âgées. Enfin, lors d'une tâche consistant à pencher le tronc depuis une position debout, Vernazza-Martin et al. (2008), Tricon et al. (2007) et Tsai et Lin (2015) ont montré que les stratégies cinématiques pouvaient être adaptées lorsque les contraintes d'équilibre étaient augmentées. Les auteurs ont principalement utilisé des analyses en composantes principales et ont observé que la coordination du mouvement peut s'adapter, en modifiant l'équilibre selon les conditions, sans changer la trajectoire du mouvement.

La transition de la position assise à la position debout est une tâche motrice essentielle pour maintenir une autonomie, mais elle devient de plus en plus difficile avec l'âge en raison des changements physiologiques et neuromusculaires. Van Der Kruk et al. (2022) soulignent que les personnes âgées adoptent souvent des stratégies de mouvement différentes de celles des adultes jeunes, en particulier l'utilisation des bras pour se soutenir en se levant. Dans une revue de la même équipe de recherche (Van Der Kruk et al. 2021), les auteurs ont identifié d'autres stratégies pour se lever d'une chaise, mais précisent que ces adaptations sont souvent dues à des pathologies comme l'arthrose, la démence ou la peur de chuter. Mourey et al. (1998), qui se sont concentrés sur des individus âgés en bonne santé et ont contraint le mouvement, ont observé des différences de trajectoires liées à l'âge lors de cette tâche. Dans la continuité, Mourey et al. (2000) ont mis en évidence des changements liés à l'âge dans le contrôle du centre de masse (CoM) lors des transitions assis-debout, les personnes âgées présentant une vitesse de CoM plus faible et un décalage vers l'arrière de la position du CoM par rapport aux jeunes adultes. Ces adaptations pourraient indiquer une stratégie de compensation visant à maintenir l'équilibre.

De plus, Casteran et al. (2018) montrent que les personnes âgées effectuent des ajustements temporels lors de tâches qui nécessitent de se pencher en avant pour atteindre une cible (en utilisant deux distances de cible), en privilégiant le maintien de l'équilibre à la rapidité ou à l'efficacité. Toutefois, il semble important d'apporter quelques réserves concernant ces conclusions. En effet, les critères utilisés sont complexes et ne sont pas intuitivement liés à l'équilibre. Ils utilisent deux principaux critères (voir Figure 1.45 D et E) : i) Le moment du mouvement où la vitesse verticale dépasse la vitesse antéro-postérieure, et ii) le temps relatif au pic de vitesse verticale. Bien que des différences liées à l'âge semblent exister, l'effet de la distance comme preuve d'une adaptation différente entre les groupes d'âge paraît trompeur et n'est pas statistiquement confirmé. Paizis et al. (2008) suggèrent, de leur côté, que la préservation de l'équilibre influence les adaptations cinématiques, les personnes âgées affichant des déplacements du CoM et du centre de pression (CoP) plus ré-

duits et une cinématique du poignet modifiée par rapport aux jeunes adultes (voir Figures 1.45 A, B et C).

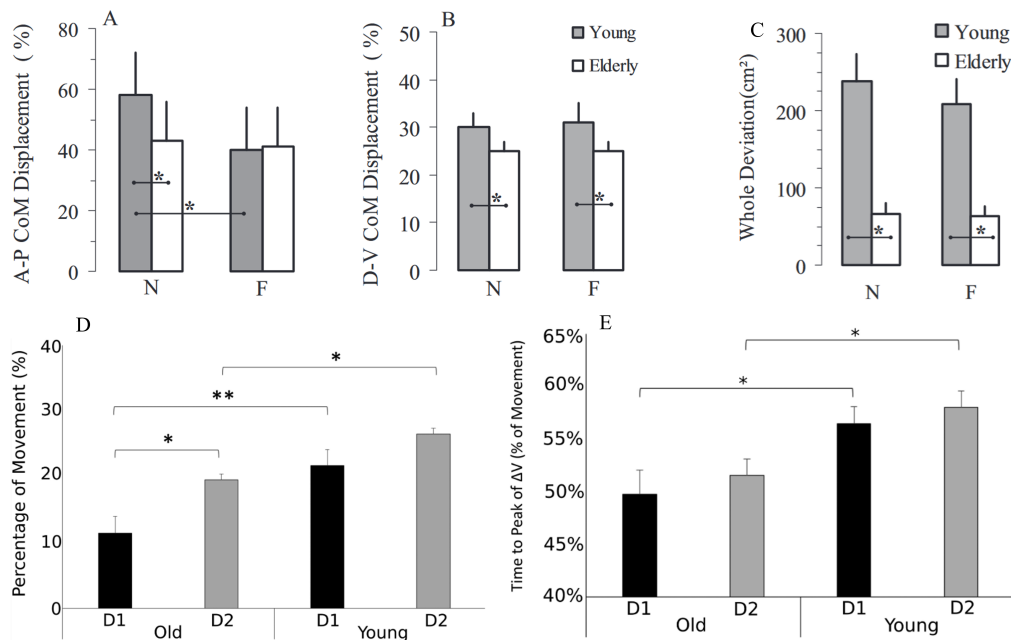


FIGURE 1.45 – **Comparaisons adultes jeunes/âgés de la cinématique de mouvements de whole body reaching.** Chaque graphique représente l'évolution de critères cinématiques quantifiant "l'équilibre" en lien avec l'âge. A) Déplacement antéro-postérieur du centre de masse (N : vitesse normale et naturelle, F : vitesse rapide); B) Déplacement vertical descendant du centre de masse (N : vitesse normale et naturelle, F : vitesse rapide); C) Quantification de la courbure de la trajectoire du doigt(N : vitesse normale et naturelle, F : vitesse rapide); D) Pourcentage du mouvement pour lequel la vitesse verticale dépasse la vitesse antéro-postérieure; et E) Temps relatif au pic de vitesse verticale. Adapté de Paizis et al. (2008) et Casteran et al. (2018).

En utilisant une tâche différente consistant à pointer à vitesse maximale une cible en hauteur tout en étant debout, Kubicki et al. (2016) ont montré que les participants plus âgés présentaient un recrutement musculaire retardé au niveau de muscles posturaux (biceps fémoral et érecteur de la colonne en T3, voir Figure 1.46). Ils ajoutent que les personnes âgées présentant des troubles cognitifs légers montrent encore plus de modifications dans l'organisation temporelle des activations musculaires, soulignant l'interaction entre les processus cognitifs et moteurs dans le vieillissement. Manckoundia et al. (2006) a également observé que les personnes âgées atteintes de la maladie d'Alzheimer présentaient des différences lors de l'exécution des mouvements assis/debout par rapport aux adultes âgés en bonne santé. Les auteurs ont montré que les sujets atteints d'Alzheimer réduisaient leur distance de déplacement vers l'avant et commençaient leur déplacement vers le haut plus

tôt que les sujets en bonne santé. Les courbures étaient également différentes, les personnes âgées saines présentant plus de courbures. Enfin, les auteurs ont rapporté une organisation temporelle du mouvement quasi similaire entre les deux groupes.

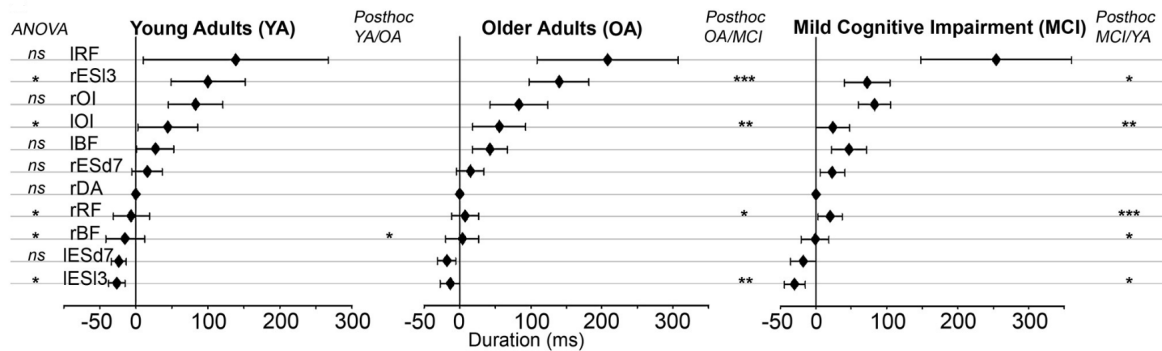


FIGURE 1.46 – **Synergie musculaire utilisée dans le mouvement de pointage.** De gauche à droite : Jeunes adultes (YA); Adultes âgés (OA); Déficience cognitive légère (MCI). Sur l'axe des y, les muscles ont été représentés de bas en haut dans l'ordre chronologique de leurs activations dans le groupe YA. Sur l'axe des x, la durée des activations musculaires (ms) a été représentée par rapport à celle du deltoïde antérieur (moyenne \pm écart-type). Adapté de Kubicki et al. (2016).

Dans l'ensemble, ces études sur les mouvements complexes, bien que peu nombreuses, illustrent l'impact du vieillissement sur l'exécution de mouvements impliquant l'équilibre. Elles montrent que le vieillissement entraîne des altérations du comportement, mais sans clarifier précisément les causes de ces changements. Sont-ils présents, par exemple, pour compenser des altérations sensoriels et minimiser le risque de chute? Ou sont-ils simplement le résultat de détériorations qui empêchent les personnes âgées de réaliser les mouvements comme les adultes jeunes? Poirier et al. (2023b) ont déjà souligné cette difficulté et l'importance d'étudier plus en détail les processus en jeu. Il est important de noter que les différences entre les personnes âgées en bonne santé et les jeunes adultes sont souvent subtiles, tandis que les pathologies ont un impact bien plus marqué sur la motricité.

Seconde partie

Objectifs et approche

PROBLÈMATIQUE GÉNÉRALE

La seconde partie du cadre théorique a permis de rappeler les principales altérations du corps humains entraînées par le vieillissement. On retrouve des variations dans divers systèmes : nerveux (Lee et Kim 2022 ; Hoffstaedter et al. 2015 ; Culig et al. 2022), musculosquelettique (Hunter et al. 2016 ; Cruz-Jentoft et Sayer 2019 ; Goodpaster et al. 2006), sensoriel (Goble et al. 2009 ; Cruickshanks et al. 1998 ; Zalewski 2015), lesquelles influenceraient ensuite les comportements : lenteur (Lamb et al. 2016 ; Sleimen-Malkoun et al. 2013), manque de précision (Ketcham et al. 2002 ; Christou 2011) etc... Ces modifications sont-elles le résultat de détériorations inhérentes au vieillissement ou reflètent-elles des tentatives de compensation de ces pertes ? La distinction entre ces processus de détérioration et de compensation est cruciale et pourrait grandement améliorer la prévention et la rééducation suite à une perte de mobilité liée à l'âge. Dans un autre domaine, celui de la cognition, il a été largement montré que certaines zones cérébrales sont recrutées pour compenser la détérioration d'autres zones, permettant ainsi de maintenir les performances comportementales (Cabeza et al. 2018 ; Zhang et Radhakrishnan 2018 ; Ward 2003). En revanche, au niveau sensorimoteur, il n'existe pas à ce jour de consensus sur la compensation liée à l'avancée en âge.

En effet, la littérature dans le domaine du contrôle moteur se limite souvent à des études descriptives mesurant les performances motrices globales, ce qui ne permet pas de saisir finement les mécanismes de compensation et de détérioration (Poirier et al. 2021). Il existe néanmoins une quantité grandissante de travaux suggérant l'existence de ce mécanisme. Entre autres, Wolpe et al. (2016) ont étudié l'atténuation sensorielle via une tâche de correspondance de force. ils ont pu mettre en lumière une atténuation sensorielle accrue chez les personnes âgées, corrélée à la connectivité structurelle et fonctionnelle du cerveau. Ces résultats suggèrent une plus grande dépendance aux signaux prédictifs pour compenser des signaux sensoriels plus bruyants. Helsen et al. (2016) ont constaté que les personnes âgées

avaient une précision similaire à celles d'adultes plus jeunes dans les tâches de visée du poignet, mais prenaient plus de temps et faisaient plus de corrections, en s'appuyant davantage sur le contrôle prédictif en raison d'une acuité proprioceptive réduite. Hoellinger et al. (2017) ont montré que les personnes âgées surestimaient le poids des objets dans des tâches de saisie et de levage, utilisant des stratégies prédictives pour compenser une acuité sensorielle réduite. Poirier et al. (2020a) ont constaté que les personnes âgées maintenaient des stratégies de planification motrice similaires à celles des jeunes lors de l'adaptation à la gravité, mais avec des asymétries directionnelles plus marquées, indiquant une optimisation accrue des effets de la gravité pour compenser la diminution de la force musculaire. Dans une seconde étude, et en utilisant un critère électromyographique, Poirier et al. (2023b) ont montré une baisse de la latéralisation, ce qui pourrait suggérer une utilisation plus importante d'un mode de contrôle de mouvements prédictifs pour compenser des déficits sensoriels. Casteran et al. (2018) rapportent des ajustement temporels lors de tâches de pointage vers le sol, challengeant ainsi l'équilibre. Les auteurs ont proposé que ces ajustements permettraient de favoriser l'équilibre des personnes âgées qui, de leur côté, minimiseraient le coût énergétique. De manière générale, ces nombreuses études suggèrent la possibilité de l'existence de mécanismes compensatoires permettant de palier les altérations liées au vieillissement. Une limite importante de la littérature existante est qu'elle ne s'est pas intéressée directement à la compensation liée à l'âge. Ce concept n'est en général abordé que dans la discussion de ces études, pour tenter d'interpréter les résultats obtenus. Il est nécessaire de développer des études spécifiquement designées pour tenter de comprendre le processus de compensation sensorimotrice liée à l'âge.

Un des paradigmes utilisés suggérant une potentielle compensation liée à l'âge est celui de mouvements simples du bras (Poirier et al. 2020a ; Poirier et al. 2023b et détaillé dans la partie 1.2.3 du cadre théorique). Aussi simples qu'ils paraissent, ces mouvements reposent sur des mécanismes sophistiqués qui s'adaptent pour les rendre efficaces dans diverses situations (Franklin et Wolpert 2011 ; Shadmehr et al. 2010). Ils rendent donc possible l'obtention des mesures fines illustrant les capacités du contrôle moteur. Une contrainte fondamentale à laquelle le système moteur s'adapte est l'omniprésente gravité (O. White et al. 2020). Pour percevoir la gravité, le système nerveux intègre diverses informations sensorielles, notamment des systèmes visuel, vestibulaire et somesthésique (Alberts et al. 2016 ; Angelaki et Laurens 2020 ; Barra et Pérennou 2013 ; Laurens et al. 2013). Cette intégration permet au cerveau de construire une représentation interne de la gravité et de prédire son effet sur notre corps et les objets extérieurs (Angelaki et al. 2004 ; Gaveau et Papaxanthis 2011 ; Indovina et al. 2005 ; McIntyre et al. 2001). Cette capacité permet d'abord aux enfants de maintenir une posture stable en apprenant à compenser les effets mécaniques de la gravité (Saavedra et al. 2012). Les adultes apprennent par la suite à planifier des patterns moteurs

finement ajustés – variant selon la direction et le niveau de gravité – pour exploiter la gravité et minimiser l’effort musculaire (Gaveau et al. 2016). Cela s’inscrit dans la théorie plus générale du contrôle moteur optimal (Scott 2012 ; Todorov 2004 ; Todorov et Jordan 2002 ; Wolpert et Ghahramani 2000) selon laquelle le système moteur humain conçoit des modèles moteurs optimaux qui s’adaptent pour rester optimaux dans divers contextes (Diedrichsen 2007 ; Emken et al. 2007 ; Izawa et al. 2008).

2.1 Objectifs & Hypothèses

C’est dans ce cadre que les travaux de cette thèse s’inscrivent : le vieillissement et l’optimalité de la motricité. D’une part, nous avons tenté de mieux comprendre la capacité qu’ont les humains à utiliser les effets de la gravité. Et d’autre part, nous nous sommes intéressés aux évolutions de cette capacité avec l’âge.

La **première étude** se base sur les travaux liant contrôle optimal et optimisation des effets de la gravité. Ces modèles ont permis de montrer que des comportements liés à la gravité minimiseraient l’effort. Nous avons voulu confirmer ces résultats théoriques avec des mesures directes de l’effort : l’analyse des gaz expirés. Est-ce que des mouvements pouvant tirer avantage des effets de la gravité coûteront moins d’énergie que des mouvements ne pouvant en bénéficier même s’ils sont cinématiquement comparables ? La seconde et la troisième études sont étroitement liées puisqu’elles ont toutes deux spécifiquement testé le processus de compensation au niveau sensorimoteur. Pour ce faire, et dans le cadre de l’**étude numéro deux**, nous avons comparé l’optimisation de mouvements de bras avec celle de mouvements de tout le corps ainsi que l’impact de l’âge sur cette relation. Est-il possible d’étendre les connaissances sur les mouvements du bras à des mouvements complexes mettant en jeu l’équilibre ? Les personnes âgées vont-elles adopter une stratégie différente lorsque leur équilibre sera en jeu ? Nous avons poursuivi cette idée au sein de l’**étude numéro trois** en réutilisant une mesure directe de l’effort, mais cette fois-ci pendant des tâches impliquant tous les segments du corps et en faisant varier les contraintes d’équilibre pour tester les différentes adaptations qu’auront les groupes d’âge. Les personnes âgées vont-elles augmenter davantage leur consommation d’énergie pour palier le risque de chute ? Enfin, via une étude en cours de finalisation (**étude numéro quatre**), nous avons exploré les liens entre capacité d’optimisation des effets de la gravité et capacité de perception de la gravité. Ce questionnement part du constat que les personnes âgées parviennent à se mouvoir optimalement (avec les membres supérieurs), il est pourtant largement admis que leurs capacités sensorielles sont altérées. N’avons-nous pas besoin d’une représentation précise de la gravité pour en tirer avantage ?

Troisième partie

Contribution expérimentales

CONTRIBUTIONS EXPÉRIMENTALES

3.1	Étude 1 - Le coût métabolique démontre la minimisation de l'effort du bras	93
3.2	Étude 2 - La comparaison entre le contrôle moteur du bras et celui de l'ensemble du corps permet de distinguer la détérioration liée à l'âge de la compensation	115
3.3	Etude 3 - Augmentation plus forte de l'effort en cas de contrainte d'équilibre chez les adultes plus âgés que chez les plus jeunes . . .	149
3.3.1	Stagiaire	163
3.4	Etude 4 - Les critères d'optimisation liés à la gravité sont décorrélés de sa perception chez les adultes jeunes et plus âgés . . .	165

Cette partie regroupe le descriptif des expérimentations menées pendant la thèse. Nous évoquerons tout d'abord l'étude du coût métabolique qui démontre la minimisation de l'effort du bras. Puis seront présentés les deux travaux portant sur la compensation avec l'analyse électromyographique, suivis de la quantification de l'effort, pour enfin présenter les recherches sur les liens entre capacités d'optimisation et perception.

3.1 Étude 1 - Le coût métabolique démontre la minimisation de l'effort du bras

ARTICLE À SOUMETTRE.

METABOLIC COST DEMONSTRATES GRAVITY-RELATED EFFORT MINIMIZATION IN ARM MOVEMENTS CONTROL

Robin MATHIEU¹, Denis BARBUSSE¹, Benjamin PAGEAUX^{3,4,5}, Hervé ASSADI¹,
Charalambos PAPAXANTHIS^{1,2}, Jérémie GAVEAU¹

1 : Inserm UMR 1093-CAPS, Université de Bourgogne, UFR des Sciences du Sport, F-21000, Dijon. Institut National de la Santé et de la Recherche Médicale : UMR 1093, Université de Bourgogne, France.

2 : Pôle Recherche et Santé Publique, CHU Dijon Bourgogne, F-21000 Dijon, France

3 : École de Kinésiologie et des Sciences de l'activité physique (EKSAP), Faculté de Médecine, Université de Montréal, Montréal, Canada

4 : Centre de Recherche de l'Institut universitaire de gériatrie de Montréal (CRIUGM), Montréal, Canada

5 : Centre Interdisciplinaire de Recherche sur le Cerveau et l'Apprentissage (CIRCA), Montréal, Canada

Objectif principal par rapport à la thèse

L'objectif de cette thèse est de mieux comprendre les mécanismes d'évolution du contrôle moteur avec l'âge. Deux mécanismes principaux ont été proposés : la détérioration et la compensation. Pour investiguer ces mécanismes, nous avons choisi de travailler avec un critère précis du contrôle moteur : l'intégration de la gravité. En effet, les humains seraient capables de tirer avantage des effets mécaniques de la gravité pour minimiser le coût énergétique. Le niveau de preuve à ce sujet est élevé (Gaveau et al. 2021 ; Gaveau et al. 2016 ; Poirier et al. 2022). Néanmoins, une lacune subsiste : il n'a pas encore été démontré que ce phénomène d'optimisation réduise effectivement l'effort. Cette hypothèse repose principalement sur les résultats de simulations. L'analyse cinématique, notamment les asymétries dans les profils de vitesse et d'accélération, est une méthode indirecte. L'analyse électromyographique est plus directe, mais elle se concentre uniquement sur l'accélération des

mouvements descendants et la décélération des mouvements ascendants, soit environ la moitié des mouvements. Cette expérience, fondamentale, vise donc à combler cette lacune en testant spécifiquement une potentielle différence de consommation d'énergie liée à l'intégration de la gravité. **L'utilisation des effets de la gravité permet-elle réellement de minimiser l'énergie dépensée?**

Résumé en français

La coordination sophistiquée orchestrée par le système nerveux central reste un mystère et ne fait pas l'unanimité. Une des théories qui tente d'expliquer notre comportement propose qu'il répondrait à un critère d'optimalité. Dans ce cadre et à l'aide d'analyses électromyographiques et cinématiques, nous avons proposé (Gaveau et al. 2021 ; Gaveau et al. 2016) que le cerveau utilise son modèle interne pour exploiter la gravité, réduisant ainsi l'effort de mouvement. La suite logique de cette théorie serait de tester cette hypothèse en mesurant le coût métabolique. Nous comparons la consommation d'énergie de mouvements verticaux et horizontaux comparables des bras chez de jeunes participants ($n = 20$; âge moyen = 22,8 ans). Les résultats montrent une réduction significative de la consommation d'énergie dans les mouvements verticaux par rapport aux mouvements horizontaux, ce qui soutient l'idée que le processus d'optimisation correspond à une réduction de la dépense énergétique. Cette observation confirme l'hypothèse d'une intégration optimale de la gravité dans la planification motrice, et donc l'utilisation d'un modèle "Smooth-Effort" pour prédire le comportement humain.

Introduction

As simple as they may seem, our bodily movements involve sophisticated mechanisms that adapt them to a variety of situations. A fundamental constraint that the motor system adapts to is the ubiquitous gravity acceleration (O. White et al. 2020). To sense gravity, the nervous system integrates multiple sensory information, notably from the visual, vestibular, and somesthetic systems (Alberts et al. 2016; Angelaki et Laurens 2020; Barra et Pérennou 2013; Laurens et al. 2013), enabling the brain to predict its effect on our body and external objects (Angelaki et al. 2004; Gaveau et Papaxanthis 2011; Indovina et al. 2005; McIntyre et al. 2001). This first allows children to compensate for the mechanical effects of gravity and maintain a stable posture (Saavedra et al. 2012). Then, in a previous eLife Research Article, we proposed that adults learn a more efficient way to interact with gravity. They plan finely tuned motor patterns that harvest gravity effects to minimize muscle effort (Gaveau et al. 2016).

Although previous studies provided consistent support for the gravity-related effort-efficient hypothesis, this support is largely indirect and incomplete. Researchers tested a variety of experimental manipulations (for reviews, see Bastien Berret et al. 2019; O. White et al. 2020). Overall, kinematics studies consistently report direction-dependent patterns where upward movements exhibit an earlier time to peak velocity than downward movements. This fits well with the theoretical prediction of an optimal control model that minimizes muscle effort (Berret et al. 2008a; Crevecoeur et al. 2009; Gaveau et al. 2014; Gaveau et al. 2016). Recent investigations of muscle activation patterns provide more direct support. They demonstrated that antigravity muscles do not compensate for gravity torque during the acceleration of a downward movement and during the deceleration of an upward movement. Instead, the motor system deactivates the antigravity muscles for tens of milliseconds, allowing gravity to passively produce some of the motion (Chambellant et al. 2024; Gaveau et al. 2021; Mathieu et al. 2024; Poirier et al. 2020a; Poirier et al. 2022; Poirier et al. 2023a; Thomas et al. 2023). This explains why maximum speed occurs earlier/later for upward/downward movements, leaving more room for gravity's contribution. Yet, the other side of this motor strategy is that upward acceleration and downward deceleration are abrupt and must be produced by particularly sharp muscle activation (Gaveau et al. 2021). Previous kinematic, electromyographic, and modeling studies could not verify that those sharp and effortful phases do not cancel the benefit of the other effort-efficient ones. Whether finely tuned motor patterns truly minimize muscle effort in the gravity environment is thus unsettled.

Since the metabolic rate influences resource use, body size, rate of senescence, and sur-

vival probability (Berghänel et al. 2015; Brown et al. 2004; DeLong et al. 2010; Munch et Salinas 2009; Strotz et al. 2018; Van Voorhies et Ward 1999), designing motor patterns that discount energy expenditure may represent an important quest for the nervous system (Gaveau et al. 2021; Huang et Ahmed 2014b; P. Morel et al. 2017; Selinger et al. 2015; Shadmehr et al. 2016). However, cumulative literature has clearly demonstrated that it is difficult to infer metabolic rate from indirect measures such as electromyography and that a far better-suited methodology consists in analyzing exhaled gas (Huang et al. 2012; Jessup et al. 2023a, 2023b). Here we compare the net metabolic power of vertical and horizontal arm movements using the following simple theory-driven rationale. The motor system can only take advantage of gravity effects during vertical movements, as it must compensate for gravity effects during horizontal ones (i.e., so as not to deviate from the transverse plan). Thus, movements that present the same amount of gravity torque should be associated to different net metabolic powers in the sagittal (vertical) and transverse (horizontal) planes. If the motor system is truly able to produce movements that optimally take advantage of environmental properties to minimize our metabolic rate, as suggested by previous works (Sockol et al. 2007; Huang et al. 2012; Selinger et al. 2015; Shadmehr et al. 2016), vertical movements should exhibit lower net metabolic power than horizontal movements.

Results

Twenty young participants performed single-degree of freedom horizontal and vertical arm movements around the shoulder joint (40° amplitude). Single degree of freedom movements allow isolating gravity effects as the rest of the motion dynamics (viscous and inertial torques) is kept constant across orientations. Participants performed 8 blocks of 120 arm movements each (4 vertical and 4 horizontal, in a pseudo-randomized order). The movements were timed by a metronome that beeped every 500 ms. Synchronously to the auditory beeps, visual targets tasked participants to move between the first two consecutive beeps (500ms), then to remain still on the final target until the following beep (500 ms), then to move in the opposite direction, and so on for 2 minutes (120 movements total per block). To avoid any effect of fatigue, participants were given a 6-minute rest break between blocks, except between blocks 4 and 5, where a 14-minute rest break was given to allow removal of the mask for 6 minutes.

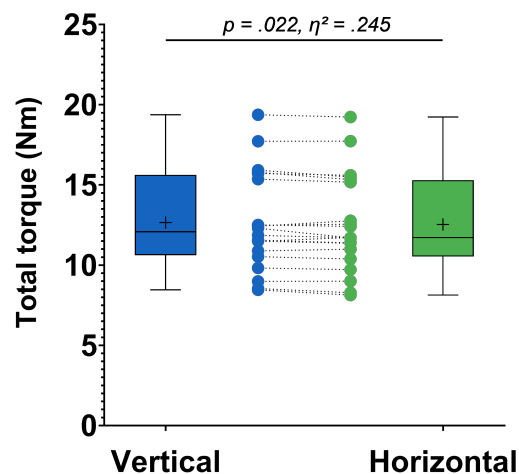


FIGURE 3.1 – Whiskers boxes and individual data of **total torque** for both conditions. Blue : vertical movements, green : horizontal movements.

Supplemental Table 3.1 provides detailed descriptive and inferential statistics for all kinematic measures. Movement amplitude was similar between vertical and horizontal movements. However, participants moved slightly faster during vertical than during horizontal movements, thereby resulting in a marginally significant difference between the total integrated torques (about 1% difference; vertical, 12.66Nm; horizontal, 12.53Nm; see Figure 3.1). This marginal difference, if it has any effect on metabolic rate, may confound our ability to observe the hypothesized greater efficiency of vertical movement. Subsequent analyses of metabolic rate will therefore control for this potential confounding factor.

Similar to previous kinematic studies, arm movements showed direction-dependent asymmetries (Gentili et al. 2007; Le Seac'h et McIntyre 2007; Gaveau et Papaxanthis 2011; Gaveau et al. 2014; Gaveau et al. 2016; Gaveau et al. 2021; Hondzinski et al. 2016; Yamamoto et Kushiro 2014; Yamamoto et al. 2019). Upward movements exhibited a shorter time to peak acceleration than downward movements (Figure 3.2 A). Horizontal movements, where the effects of gravity cannot contribute to the movement of the arm, showed similar velocity profiles for right and left movements (Figure 3.2 B). Similar to previous electromyographic studies (Gaveau et al. 2021; Poirier et al. 2022; Thomas et al. 2023; Chambellant et al. 2024), phasic activation of antigravity muscles showed negative periods during the deceleration of upward movements and during the acceleration of downward movements (Figure 3.2 C; see Methods for details of EMG analysis). This demonstrates that the gravitational torque is not compensated for but rather contributes to the generation of the arm movement. Overall, the present kinematic and electromyographic results support the previously hypothesized energy-optimal planning process in the gravity environment (Gaveau et al. 2014; Gaveau

et al. 2016 ; Gaveau et al. 2021 ; Verdel et al. 2023a). We then pursue the gas analysis to firmly test this hypothesis.

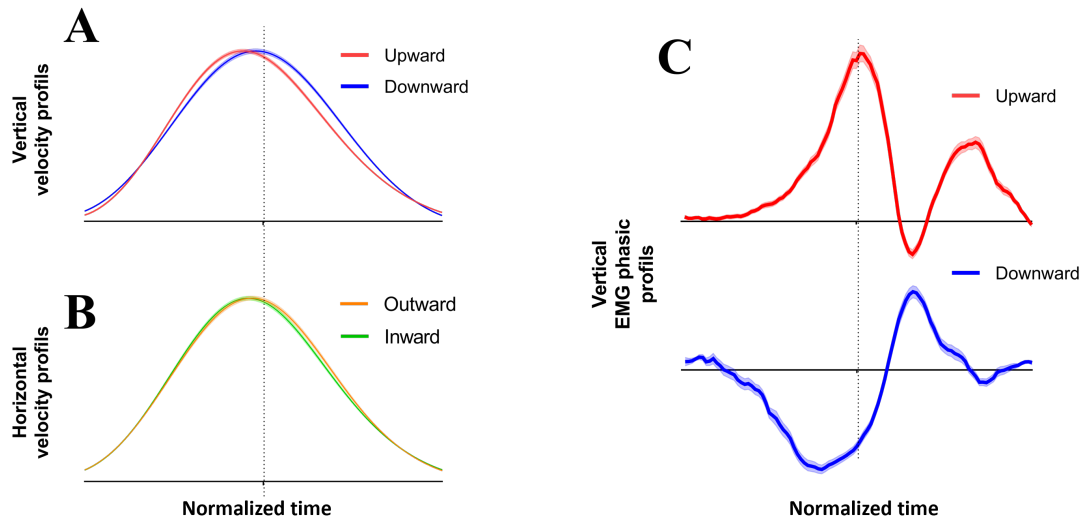


FIGURE 3.2 – **A.** Mean of the normalized velocity profiles \pm SE of all trials of a typical participant for vertical movements. Red : upward movements and blue : downward movements. The dashed line represents 50% of the movements. **B.** Mean of the normalized velocity profiles \pm SE of all trials for a typical participant for horizontal movements. Green : leftward movements, and orange : rightward movements. The dashed line represents 50% of the movements. **C.** Mean integrated phasic EMG trace \pm SE of the anterior deltoid of all participants during upward (red) and downward (blue) movements.

Supplemental Table 3.2 and Supplemental Figures 3.6 and 3.7 provide detailed inferential statistics regarding the Net Metabolic Power (NMP). Figure 3.3 A qualitatively illustrates the evolution of the metabolic rate of a typical participant throughout the experiment. Figure 3.3 B presents average values (\pm SD) of all participants. The metabolic rate was significantly reduced in vertical compared to horizontal blocks ($F_{(1,19)}=5.13$, $P=3.61E-02$, $\eta^2=0.222$). To ensure that the significance of this test does not depend solely on the conditions in which we conducted it, we tested other parameters. The significance of the repeated measures ANOVA with the first block and without the first block ($P < 0.05$, $\eta^2 > 0.200$, see Supplemental Table 2). The same goes for the timing used to compute the energy consumption and the baseline. We tested several timing intervals (see Supplemental Figure 3.6 and 3.7) and obtained robust results independent of block selection and timing. We also considered the potential effect of time (i.e., block number). An analysis was carried out within the blocks and across the blocks to test for a potential effect of time (see Supplemental Table 3.3 and Supplemental Figure 3.8 and 3.9 for the detailed analyses). No particular time effect was observed.

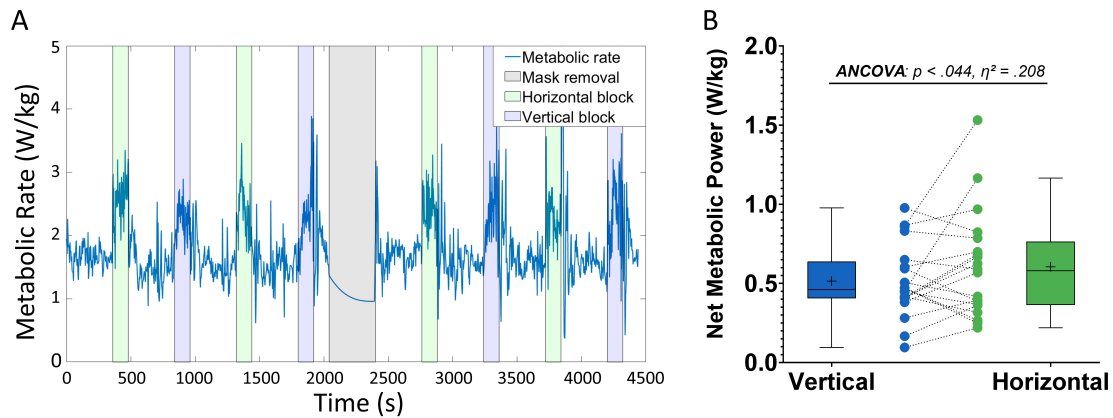


FIGURE 3.3 – **A.** Typical Metabolic Power of a participant through the experiment with pauses, vertical blocs, and horizontal blocs. Blue : vertical movements, green : horizontal movements. **B.** Whiskers boxes and individual data of the average net metabolic power across all blocks (metabolic power during movement block from which cost during rest phases has been subtracted, see Methods 3.1). The total torque has been used as a covariate, and the first block has been excluded from this analysis as it is the most variable one, perhaps due to a learning effect.

Exploratory analyses

To provide a more complete understanding of the processes involved, we examined various correlations between optimization criteria related to the mechanical effects of gravity and energy consumption. We expected optimization criteria (that were previously linked to minimizing effort) and metabolic rate to be interdependent. No between-participant correlation was observed between the optimization criteria (kinematic and EMG) and the energy consumption. However, we found that energy consumption during horizontal blocks moderately correlated with movement duration (the faster you go, the more you consume, see Figure 3.4, Person's $R = -0.56$, $P = 1.07E-02$). This was not the case for vertical movements (Pearson's $R = -0.22$, $P = 3.58E-01$).

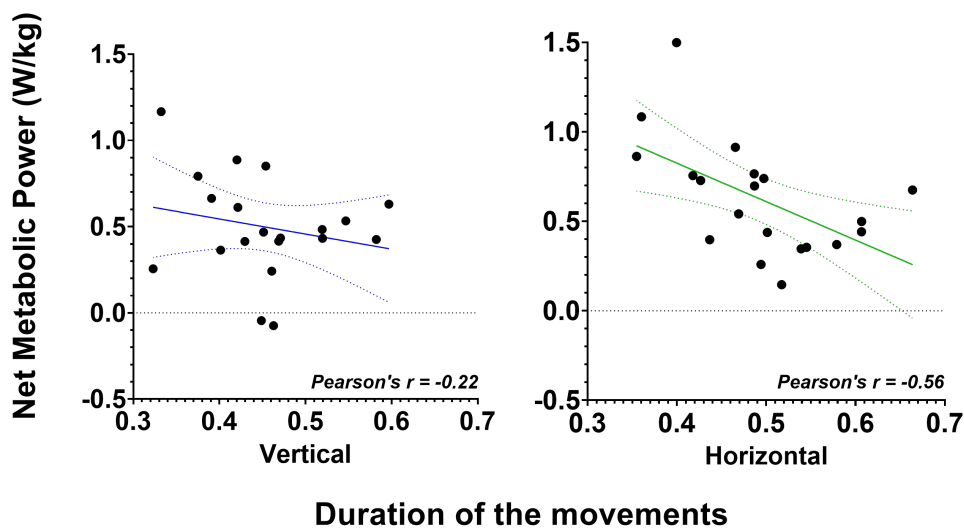


FIGURE 3.4 – **Linear correlation** between movement duration and energy consumption during vertical movements (left), horizontal movements (right). Blue : vertical movements, green : horizontal movements.

Discussion

In this work, we explored how gravity influences motor control of horizontal and vertical arm movements. The participants performed movements in both orientations while wearing a mask that was used to monitor the evolution of energy consumption. Our findings reveal a reduction in direction-dependent kinematics asymmetries when performing horizontally compared to vertically (as previously observed, Gaveau et Papaxanthis 2011; Gaveau et al. 2014; Gaveau et al. 2016; Gaveau et al. 2021). Negative epochs in phasic muscle activity were also observed during vertical movements (also previously observed, Gaveau et al. 2021; Poirier et al. 2022; Poirier et al. 2023b; Mathieu et al. 2024). More importantly, the present results revealed a reduction in energy consumption during vertical movements, compared to horizontal ones.

Optimization of gravity effects minimize energetic cost. Based on kinematic, electromyographic, and modeling results, previous studies have proposed that a gravity-related optimization process designs motor patterns that harvest gravity effects to minimize energy consumption (Gaveau et Papaxanthis 2011; Gaveau et al. 2014; Gaveau et al. 2016; Gaveau et al. 2021; Berret et al. 2008a). Cumulative supporting results were provided by varied experimental paradigms, notably manipulating the gravity acceleration level (normal, micro, and hypergravity; see Crevecoeur et al. 2009; Gaveau et al. 2016; Papaxanthis et al. 1998; Papaxanthis et al. 2005; Bringoux et al. 2012), movement direction and amplitude (Gentili

et al. 2007; Le Seac'h et McIntyre 2007), movement speed (Gaveau et Papaxanthis 2011; Papaxanthis et al. 2003b), the moving joints (mono-articular wrist, elbow, shoulder, a multi-articular combination of these, or even whole-body movements; Berret et al. 2008a; Gaveau et al. 2014; Mathieu et al. 2024; Papaxanthis et al. 1998), the task goal (pointing, drawing, grasping, raising from / sitting on chair; Crevecoeur et al. 2009; Papaxanthis et al. 2003a; Yamamoto et Kushiro 2014), the species involved (humans and non-human primates; Gaveau et al. 2021) or the participants' age (Mathieu et al. 2024; Poirier et al. 2023b; Poirier et al. 2020b). However, through kinematic and electromyographic investigations, previous experimental and modeling studies could not account for several phenomena that notoriously influence movement effort. For example, the muscle force-length and force-velocity relationships (Barclay 2023; Colson et al. 1999; Davies 1970; Dudley et al. 1990; Gordon et al. 1966; Seger et Thorstensson 2000; Westing et al. 1990) were not accounted for by previous modeling and experimental works (Gaveau et Papaxanthis 2011; Gaveau et al. 2014; Gaveau et al. 2016; Gaveau et al. 2021; Berret et al. 2008a). Inferring energetic consumption from kinematic and electromyographic measures is problematic, and a far better-suited methodology consists in analyzing exhaled gas (Huang et al. 2012; Jessup et al. 2023a, 2023b). The present results, analyzing exhaled gas during vertical and horizontal arm movements, are the first direct demonstration that human movements truly optimize gravity effects to minimize their metabolic cost.

Cost of time. Another interesting aspect of this study is the possibility to investigate the “cost of time”. All our actions require the selection of a speed. How is this speed chosen? During the planning of goal-oriented actions, there would be an attempt to subjectively balance time and effort (Jimura et al. 2009; Shadmehr et al. 2019; Summerside et al. 2018; Verdel et al. 2023a). If our movements are kinematically comparable, we could expect that this choice regarding time-effort balance is the same. That's not what we found, all participants performed horizontal movements at a slower speed than vertical movements, despite the constraints imposed by the protocol. This robust difference may suggest that the optimal kinematic pattern for these movements is not the same. We propose that the use of the mechanical effects of gravity is key to this difference. The present correlation results between energy consumption and movement duration may support this interpretation. As shown by figure 3.4, increasing movement speed tends to increase energy consumption differences between vertical and horizontal movements. This result is consistent with what Poirier et al. (2023a) found. Indeed, they showed that optimization of the mechanical effects of gravity during vertical arm movements requires relatively high speed. The authors specifically proposed that the CNS could not take advantage of gravitational effects during an upward movement when the inertial torque was less than the gravitational torque. In such a scenario, deactivating the antigravity muscles beyond the required level to counte-

ract gravitational torque would disrupt the movement's integrity, causing gravity to pull the arm down and potentially reversing the direction of the movement.

Combining simulation and empirical data. The present results support the general idea that arm movements are tuned to minimize their energetic cost. The motor system seems to use this strategy for a multitude of other basic tasks. For example, it has been suggested that gait parameters were adjusted to minimize the energetic cost of running and walking (Cotes et Meade 1960; Donelan et al. 2002; Maxwell Donelan et al. 2001; Selinger et al. 2015). This raises the question of what happens in more complex tasks, given that walking is an automatic process (Clark 2015). Previous work has suggested that, in this case, multiple strategies can be used regarding movement efficiency. Depending on factors like balance context and age, humans may adjust their motor strategies to either minimize or optimize their energetic expenditure (Paizis et al. 2008; Casteran et al. 2018; Mathieu et al. 2024). Hilt et al. (2016), used the optimal control theory to interpret such variations of motor strategies during complex movements. They found that energetic cost alone could not explain the kinematics of every participant in this whole-body task. In some instances, maximizing balance maintenance was a more appropriate cost. Overall, the present findings and previous ones support the need for fine behavioral paradigms and theoretical simulations to deeply understand motor behaviors (Krakauer et al. 2017; Poirier et al. 2021).

Humans tend to minimize the cost of their movements. In the motor neuroscience field, numerous experiments explored how humans adapt metabolic expenditure through expired gas analyses. Across a variety of tasks, these studies consistently report that humans tend to choose a movement speed and frequency that is close to energy optimal (Bruening et al. 2024; Holt et al. 1991; Maxwell Donelan et al. 2001; Selinger et al. 2022). Some studies, investigating motor adaptation to externally applied perturbing forces, proposed that humans can progressively adapt to new environmental dynamics to decrease their energetic rate (Huang et al. 2012; Huang et Ahmed 2014b; Selinger et al. 2015). This corresponds to the general view according to which the human motor system designs patterns that adapt to varied contexts in order to remain optimal (Diedrichsen 2007; Emken et al. 2007; Izawa et al. 2008; Scott 2012; Todorov 2004; Todorov et Jordan 2002; Wolpert et Ghahramani 2000). In studies investigating motor adaptation to a perturbing force, introducing the new dynamics produced a strong increase of the energetic rate. This rate then progressively declined as participants adapted to it. This consistent result may be well-explained by the fact that participants initially increase muscle co-contraction and then progressively reduce it (Burdet et al. 2001; Huang et al. 2012). Thus, while these studies have shown that participants adapt their movement to lower their energetic costs, they have not clearly demonstrated that the motor system takes advantage of the perturbing force to progressively

minimize the energetic cost. Whether finely-tuned motor patterns take advantage of the environment to minimize effort, as proposed by the optimal control theory (Scott 2012; Todorov 2004; Todorov et Jordan 2002; Wolpert et Ghahramani 2000), remains uncertain. The present study, probing the adaptation to the long-experienced gravity acceleration (the weight force), provides an important control for this bias. We observed no effect of time on the difference between the metabolic rate of vertical and horizontal movements (see Supplemental Table 4 and Supplemental Figures 3 and 4). Accordingly, we propose that the present results provide important new support for the optimal motor control theory.

Limits. Two elements were not controlled and could partly explain the difference observed between vertical and horizontal movements. First, anatomical differences relative to muscle position and constitution could impact energy consumption. Indeed, different types of muscle fibers differ in energy intake (Schiaffino et Reggiani 2011). It has also been reported that muscles can have different efficiencies (Barclay 2017). Second, the postural effort from trunk muscles to compensate for inertial torques may be higher during the horizontal blocks compared to vertical blocks. Indeed, both leftward and rightward horizontal movements required the compensation of some inertial interaction torques on the trunk. The back of the chair may have provided some support, but it is difficult to quantitatively appreciate how much. During vertical movements, only downward movements necessitated full muscular compensation, as the back of the chair should have provided the necessary support during upward movements. We don't know whether this aspect accounts for all the difference observed between vertical and horizontal movements in the present study. The postural control of vertical movements may have required more effort because of the higher vertical movement speed compared to horizontal. Further experiments will need to control for these biases.

We tested horizontal and vertical movements that were theoretically cinematically comparable to investigate a possible difference in optimization. We found the classic parameters of integration of gravity : asymmetries on the kinematics profiles and negativity on the phasic EMG signals. But more importantly, we observed a robustly reduced consumption of energy during vertical blocks compared to horizontal blocks, confirming the interpretations hitherto proposed so far in relation to the minimization of effort.

Material & Methods

Participants

Twenty young adults (10 females, 22.8 ± 3.7 y.o.) were included in the study after giving their oral informed consent. Participants had normal or corrected-to-normal vision and did not present any neurological or muscular disorders. The laterality index of each participant was superior to 50 (Edinburgh Handedness Inventory, Oldfield 1971), indicating that all participants were right-handed. The study was carried out following legal requirements and international norms (Declaration of Helsinki, 1964) and approved by the French National Ethics Committee (2019-A01558-49).

Experimental protocol and setup

Figure 3.5 A illustrates the experimental setup. Participants faced a white vertical screen. Note that they were not completely in front of the screen (22.5°) so as not to be restricted by the pectoralis major muscle bulk during inward horizontal movements (Figure 3.5 E). The acromion of the participants was aligned and placed in front of a black cross projected on the screen at a distance equal to 82 cm. Four other targets were projected on the screen. Two for vertical movements and two for horizontal movements. The vertical targets (Figures 3.5 B and 3.5 C) were equally distributed vertically around the black cross. The horizontal targets are also equally distributed horizontally around the black cross. However, to match the integrated gravity torque between movement orientations (horizontal and vertical), shoulder flexion was below the level required to point on the black cross (see Figure 3.5 A, flexion for horizontal movements was at 17°). The distance between the vertical targets (blue and red) and the distance between the horizontal ones (green and yellow) were not equal. They were adjusted after preliminary tests to obtain similar angular amplitudes (about 45°). The difference between the distances separating the vertical and horizontal targets, can be explained by the different alignment between the eyes, targets and shoulder in each movement orientation.

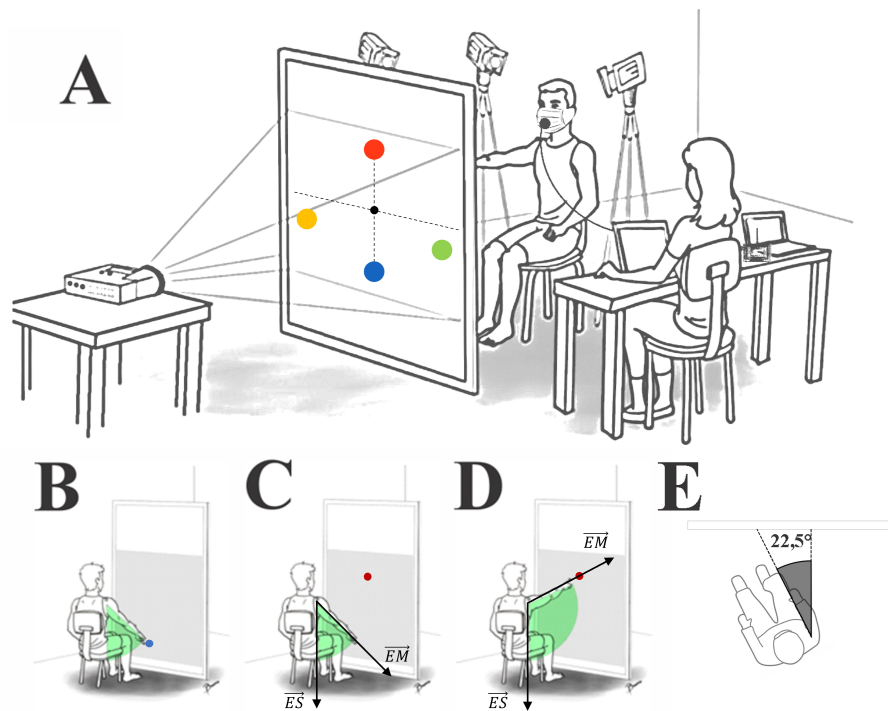


FIGURE 3.5 – . **A**. Setup of the experiment. The equipped participant is facing a screen where four targets are projected. Participant is surrounded by a motion capture system and is wearing a mask. **B**. Participant pointing on the downward blue target and waiting for the signal to perform an upward movement. **C**. A visual and audible signal is triggered, meaning a go signal for an upward movement. **D**. After the upward movement, the participant waits for the signal to perform a downward movement and so on for two minutes. **E**. The participant's position is rotated slightly counter-clockwise (22.5°) to prevent the pectoral muscle mass from restricting movement to the left.

All participants performed 8 blocks of arm movements, 4 vertical and 4 horizontal. They randomly started with a horizontal or a vertical block, then alternated between the two orientations. One block consisted of 120 consecutive single-degree-of-freedom movements. Each block lasted 2 minutes. Arm movements were timed by a metronome that beeped every 500ms. The instruction was to start a movement every other beep and arrive at the intended target the next beep. In addition to the audible signal, targets disappeared alternately, giving the go-ahead to point at the other target (Figure 3.5 B, 3.5 C, and 3.5 D). A pause of 6 minutes was given to the participant after each block to rest, but also after 4 blocks of movements to temporarily remove the mask.

Data Collection

Kinematics Fourteen ($n=14$) reflective markers were placed on the participant's back (C7 and T10), torso (jugular notch, where the clavicles meet the sternum and on the xiphoid of the sternum), shoulder (acromion), arm (3 markers placed in a triangle on the upper arm), elbow (lateral epicondyle and medial epicondyle), forearm (half of the forearm on the lateral part), wrist (both cubitus styloid processes), and fingers (second metacarp). We recorded the position of the markers with an optoelectronic motion capture system (Vicon system, Oxford Metrics, UK; 10 cameras) at a sampling frequency of 200 Hz. The spatial variable error of the system was less than 0.5 mm.

EMG We placed four bipolar surface electrodes (Cosmed, pico EMG, sampling frequency : 1000 Hz) on the anterior (AD) and posterior (PD) heads of the deltoid, on the infraspinatus (IS), and on the upper pectoral (UP). The location of each electrode was determined following the recommendations from Barbero et al. (2012).

Expired gas analyses The energy consumption was measured using a Cosmed K5 portable metabolic system using breath-by-breath mode (BxB). The metabolic system was calibrated before each data collection using certified gas mixtures and with a range of flow rates using a 3L calibration syringe. The metabolic system corrected all data with respect to standard temperature, humidity, and pressure. All participants had respiratory exchange ratios <1 during more than 99% of the experimental protocol (average 0.82), which indicated that predominantly aerobic metabolism was involved. The Giganet unit (Vicon, Oxford Metrics, UK) synchronously recorded kinematic and EMG data. The Cosmed K5 was started manually.

Data analysis

We processed kinematic and EMG data using custom programs written in Matlab (Mathworks, Natick, MA). Kinematic and electromyographic data processing was similar to previous studies (Gaveau et al. 2016; Gaveau et al. 2021; Mathieu et al. 2024; Poirier et al. 2022).

Kinematics analysis First, we filtered position using a third-order low-pass Butterworth filter (5 Hz cut-off, zero-phase distortion, "butter" and "filtfilt" functions). A 10% threshold of the peak 1D velocity defined movement onset and offset. We then computed two vectors :

\overrightarrow{Arm} , passing through the shoulder of the participant and his finger, and \overrightarrow{Vert} , the vertical passing through the shoulder of the participant (see Figure 3.5 C and D).

Next, we computed the subsequent metrics : duration of movement, amplitude of movement (using a scalar product : $\arccos\left(\frac{\overrightarrow{Arm}_{start} \cdot \overrightarrow{Vert}_{end}}{\|\overrightarrow{Arm}_{start}\| \cdot \|\overrightarrow{Vert}_{end}\|}\right)$), relative duration to maximum acceleration (rDPA, time to maximum acceleration divided by movement duration), and relative duration to maximum velocity (rDPV, time to maximum velocity divided by movement duration). We excluded all movements with two velocity, acceleration, or deceleration peaks, as well as all movements with an amplitude inferior to 350 mm (maximum 10% of the movements were excluded).

We computed the average total torque of the moving arm on each entire block. We used the weight of the participant, his height, and anthropometric tables (Winter 2009) to compute the weight of the arm and its length. Finally, we calculated the total torque using the equation 3.1 of motion for a single degree of freedom limb movement :

$$\tau = I.\ddot{\theta} + B.\dot{\theta} + GT(\theta, \gamma) \quad (3.1)$$

with amplitude angle (θ) computed using a scalar product ($\theta = \arccos\left(\frac{\overrightarrow{Arm} \cdot \overrightarrow{Vert}}{\|\overrightarrow{Arm}\| \cdot \|\overrightarrow{Vert}\|}\right)$), plane of motion inclination with respect to horizontal (γ), moment of inertia (I), viscous friction coefficient ($B = 0.87$, as in Nakano et al. 1999), and gravitational torque $GT(\theta, \gamma)$.

EMG analysis EMG signals were first rectified and filtered using a bandpass third-order Butterworth filter (bandpass 30-300 Hz, zero-phase distortion, “butter” and “filtfilt” functions). Signals were integrated using a 50ms sliding window and cut off from 300ms before movement onset to 50ms after movement offset. Then, signals were filtered using a low-pass third-order Butterworth filter to obtain the signal envelope (low-pass frequency : 20Hz) and averaged by block.

We analyzed the phasic component of the EMG signal using a subtraction approach widely recognized in studies of arm movements (Buneo et al. 1994; d’Avella et al. 2006; d’Avella et al. 2008; Flanders et al. 1994; Flanders et Herrmann 1992; Gaveau et al. 2021; Poirier et al. 2023b; Poirier et al. 2022; Poirier et al. 2023a). Specifically, we averaged the integrated EMG values over two distinct periods : 300 ms to 250 ms before the start of movement and 0 ms to 50 ms following the end of movement. The tonic component was then derived by linearly interpolating between these two averaged values. We isolated the phasic component by subtracting the tonic component from the entire EMG signal, enabling us to evaluate how effectively the central nervous system leverages gravitational forces during movement. To standardize data across participants, the phasic component was normalized

against the peak EMG value observed within each block.

Previous research has shown that the phasic EMG activity of antigravity muscles frequently exhibits negative phases during vertical arm movements (Gaveau et al. 2021 ; Poirier et al. 2023b ; Poirier et al. 2022 ; Poirier et al. 2023a), particularly when gravitational forces align with the direction of arm acceleration—such as during the acceleration phase of downward movements and the deceleration phase of upward movements. This pattern suggests a predictive motor strategy where muscle activation is reduced when gravity aids the movement, thereby conserving muscle effort. In our analysis, negative epochs were defined as periods when the phasic EMG signal dropped below a threshold of zero minus three times the standard deviation of the stable pre-movement phase, lasting at least 40 ms. This criterion was used to determine the onset and offset of negative phases.

For each identified negative phase, we measured : (i) the occurrence of negativity, calculated as the proportion of trials containing a negative period relative to the total number of trials in that condition ; (ii) the duration of negativity, expressed as the length of the negative period normalized to the overall movement duration ; and (iii) the amplitude of negativity, defined as the minimum Phasic Value / Tonic Value $\times 100$ during the negative phase. An amplitude of -100 signifies complete muscle relaxation, while an amplitude of 0 indicates full compensation of gravitational torque by the muscle.

Expired gas analysis We used VO_2 and VCO_2 measurements and applied the Brockway equation (Brockway 1987, equation 3.2) to calculate the metabolic power in watts :

$$P = C_1VO_2 + C_2VCO_2 \quad (3.2)$$

with P the power, C_1 an empirical coefficient equal to 16.38, VO_2 the volume of dioxygen consumed, C_2 an empirical coefficient equal to 4.64, VCO_2 the volume of dioxygen consumed. We normalized this value by dividing it by body mass to express the metabolic power in W/kg. Then, by averaging data over the movement block, we computed the energy consumption of each block. We used the average of the baseline pre-block (from -1min30 to -30sec before each block) to subtract the steady state energy consumption.

Statistics

All conditions for conducting an ANOVA were met : the data followed a normal distribution, and the variances across groups were homogeneous. We performed repeated measure analysis of variance (ANOVA) using JASP. ANOVAs Orientations \times Blocs (within partici-

parent factors : Vertical/Horizontal, Bloc 1/Bloc 2/Bloc 3/Bloc 4) were used to study the basic independent kinematic variables (amplitude, duration, total torque, and relative duration to peak velocity). After this initial analysis (detailed in the results section), we observed a difference in total torque between horizontal and vertical blocs. Because this difference may influence our main criterion, we performed an ANCOVA to analyze the metabolic rate with the total torque included as a covariate in the statistical model. To take our interpretation a step further, one sample T-tests were performed to study negativity on the phasic EMG (negativity duration, amplitude, and frequency). All conditions for conducting an independent t-test and correlation were also satisfied : the observations were independent, the data in each group followed a normal distribution, the variances between the two groups were equal, and there were no significant outliers. Finally, to get a better understanding of the mechanisms involved, correlations were used between kinematics parameters and energy consumption.

Supplementary files

TABLE 3.1 – Statistical results of the ANOVA (within participant factors : Orientation (horizontal and vertical) x Block (1, 2, 3, 4)) for the kinematics data. Are detailed here the Orientation effect, the Block effect, and the interaction Orientation x Block effect for A. movement amplitude, B. movement duration, C. total torque, and D. relative time to peak velocity.

Parameters	Effects	F	p-value	Effect size (partial η^2)
A. Movement amplitude	Orientation	0,142	7,11E-01	0,007
	Block	1,967	1,29E-01	0,094
	ANOVA Orientation x Block	0,811	4,93E-01	0,041
B. Movement duration	Orientation	48,78	1,18E-06	0,720
	Block	11,37	5,99E-06	0,374
	ANOVA Orientation x Block	1,519	2,19E-01	0,074
C. Total torque	Orientations	6,175	2,24E-02	0,245
	Blocks	7,167	3,64E-04	0,274
	ANOVA Orientation x Block	1,545	2,13E-01	0,075
D. DELTA Relative time to peak velocity	Orientation	11,81	2,77E-03	0,383
	Block	0,132	9,41E-01	0,007
	ANOVA Orientation x Block	2,475	7,10E-02	0,115

TABLE 3.2 – Various tests to check that our conclusions do not depend exclusively on the blocks selected (see table S1) or on the periods selected. Statistical results of the ANCOVA (within participant factors : Orientation (horizontal and vertical) x Block (1, 2, 3, 4)) for the kinematics data. Are detailed here the Orientation effect, the Blocks effect, and the interaction Orientation x Block effect for A. with the first block and, B. without the first block.

Parameters	Effects	F	p-value	Effect size (partial η^2)
A. Net Metabolic Power (all blocks)	Orientation	5,679	2,84E-02	0,240
	Block	1,069	3,70E-01	0,050
	ANCOVA Orientation x Block (Total torque as covariate)	0,814	4,91E-01	0,043
B. Net Metabolic Power (without the first)	Orientation	4,733	4,31E-02	0,208
	Block	0,649	5,83E-01	0,035
	ANCOVA Orientation x Block (Total torque as covariate)	1,268	2,94E-01	0,065

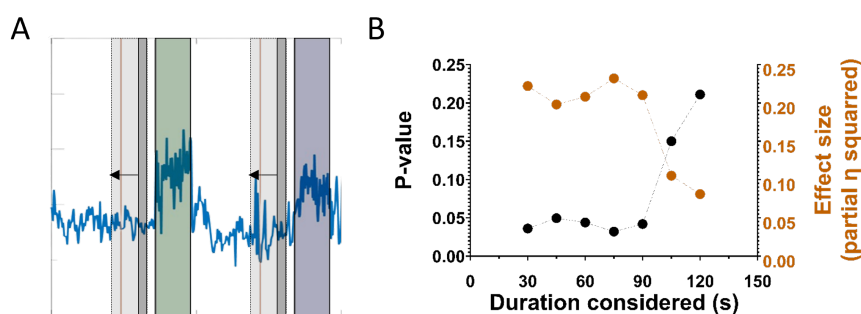


FIGURE 3.6 – **Baseline considered for energy consumption.** **A.** Typical Net Metabolic Power of a participant through 2 blocks of movements (blue : vertical movements, green : horizontal movements). The graph shows how phases have been averaged to quantify block energy consumption, both for the movement blocks and for the pre-block rest phases. Block consumption was averaged over the two minutes, and the baseline was averaged over (30s, 45s, 60s, 75s, 90s, 105s, 120s) between -30s and -2min before the bloc start. **B.** The result differs depending on the duration considered (black : p-value, orange : effect size). The graphs show the results of the statistic test (ANCOVA : within factor Orientation and Block) depending on the duration considered for the baseline (from 30s to 120s), with a constant duration to average the energy consumption during the block (120s).

We retain 60s of baseline considered for the main analysis presented in the manuscript.

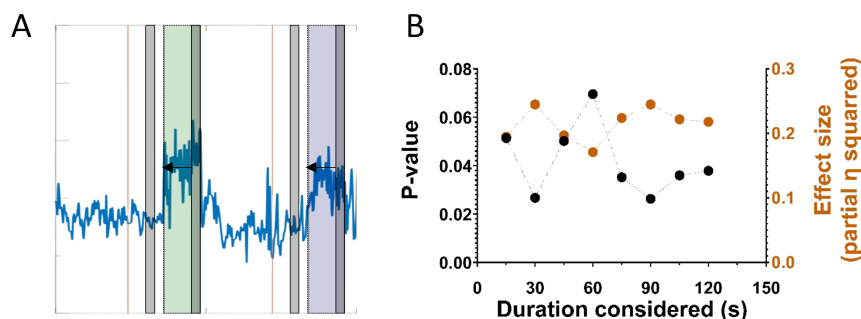


FIGURE 3.7 – **Block period considered for energy consumption.** **A.** Typical Net Metabolic Power of a participant through 2 blocks of movements (blue : vertical movements, green : horizontal movements). The graphs show how phases have been averaged to quantify block energy consumption, both for the movement blocks and for the pre-block rest phases. Block consumption was averaged over the last (15s, 30s, 45s, 60s, 75s, 90s, 105s, 120s) and the baseline was averaged over 30s between -30s and -1min before the bloc start. **B.** The result does not differ depending on the duration considered (black : p-value, orange : effect size). The graphs show the results of the statistic test (ANCOVA : within factor Orientation and Block) depending on the duration considered for the block (from 15s to 120s) with a constant duration to average the energy consumption during the baseline (30s).

We retain 120s of block considered for the main analysis presented in the manuscript.

TABLE 3.3 – The observation of the gravity effect over such long blocks has not been previously reported. We hypothesize that our protocol only allows the observation of energy optimization during the beginning of each block, as fatigue may alter movement control toward the end. Although there is only a slight interaction effect on rDPV, it suggests that the differences between vertical and horizontal movements become more pronounced as the block progresses (the rDPV for vertical movements diverges from 0, while that for horizontal movements converges toward it). No other significant time effects—either within or between blocks—were found for kinematics, EMG, or gas exchange.

Parameters	Effects	F	p-value	Effect size (partial η^2)
A. Relative time to peak velocity inter-block ANOVA Orientation x Blocks	Orientation	11,81	2,77E-03	0,383
	Block	0,132	9,41E-01	0,007
	Orientation x Block	2,475	7,10E-02	0,115
B. Relative time to peak velocity intra-block ANOVA Orientation x Timing	Orientation	9,833	5,40E-03	0,341
	Timing	1,127	3,35E-01	0,056
	Orientation x Timing	3,857	2,99E-02	0,169
C. Negativity inter-block ANOVA Direction x Block	Upward/Downward	115,1	1,68E-09	0,858
	Block	0,348	7,91E-01	0,018
	Upward/Downward x Block	0,586	6,27E-01	0,030
D. Negativity intra-block ANOVA Upward/Downward x Timing	Upward/Downward	128,4	6,79E-10	0,871
	Timing	1,643	2,07E-01	0,080
	Upward/Downward x Timing	5,168	1,03E-02	0,214
E. Energy consumption inter-block ANOVA Orientation x Block	Orientation	4,022	5,93E-02	0,175
	Block	1,731	1,70E-01	0,084
	Orientation x Block	0,362	7,81E-01	0,019

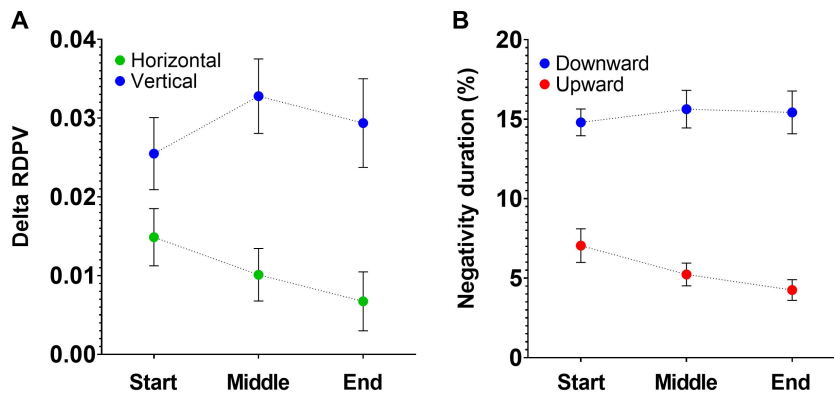


FIGURE 3.8 – **Intra-block time effect.** **A. Relative time to peak velocity** evolution along three timing points (beginning, middle, and end of the block) for both horizontal and vertical blocks. **B. Negativity duration** evolution along three timing points (beginning, middle, and end of the block) for both upward and downward movements during vertical blocks.

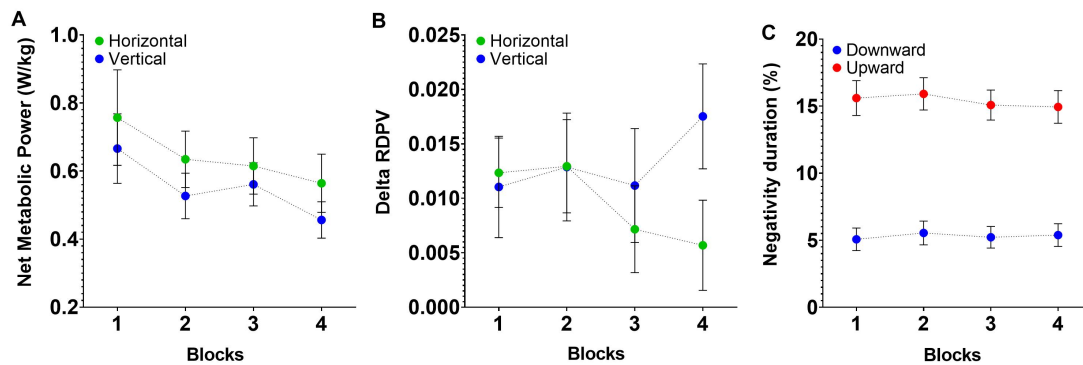


FIGURE 3.9 – **Inter-block time effect.** **A. Relative time to peak velocity** evolution across the four blocks for both horizontal and vertical blocks. **B. Negativity duration** evolution along the four blocks for both upward and downward movements during vertical block. **C. Energy consumption** evolution along the four blocks for both horizontal and vertical blocks.

3.2 Étude 2 - La comparaison entre le contrôle moteur du bras et celui de l'ensemble du corps permet de distinguer la détérioration liée à l'âge de la compensation

ARTICLE RÉVISÉ ET RECOMMANDÉ PAR PCI HEALTH AND MOVEMENT SCIENCES, AOÛT 2024.

COMPARING ARM TO WHOLE-BODY MOTOR CONTROL DISAMBIGUATES AGE-RELATED DETERIORATION FROM COMPENSATION

Robin Mathieu¹, Florian Chambellant¹, Elizabeth Thomas¹, Charalambos Papaxanthis^{1,2},
Pauline Hilt¹, Patrick Manckoundia^{1,3}, France Mourey¹, Jérémie Gaveau¹

1 : Inserm UMR 1093-CAPS, Université de Bourgogne, UFR des Sciences du Sport, F-21000, Dijon. Institut National de la Santé et de la Recherche Médicale : UMR 1093, Université de Bourgogne, France.

2 : Pôle Recherche et Santé Publique, CHU Dijon Bourgogne, F-21000 Dijon, France

3 : Département de Gérontologie, Hôpital de Champmaillot, Centre Hospitalier Universitaire de Dijon, Dijon, France

Objectif principal par rapport à la thèse

Cette expérimentation, couplée avec l'étude 3.3, est centrale dans le cadre de cette thèse. En effet, elle aborde spécifiquement la question des mécanismes en jeu lors du vieillissement. L'idée du processus de compensation a été largement prouvée dans divers domaines, notamment en cognition, où des zones corticales sont recrutées pour compenser celles qui sont détériorées. Cependant, aucun consensus n'existe dans le domaine sensorimoteur. Plusieurs études ont tenté, sans succès, de lier des mesures corticales à des mesures comportementales grossières. C'est probablement la nature grossière de ces mesures qui a empêché de conclure clairement sur le mécanisme. Cette étude vise à prouver l'existence du phénomène de compensation lié à l'âge dans le domaine sensorimoteur. Pour cela, nous avons utilisé le cadre de l'intégration de la gravité et différents types de tâches. **Les personnes âgées adaptent-elles leurs mouvements en fonction des contraintes, notamment**

celles liées à l'équilibre?

Résumé en français

Avec le vieillissement de la population mondiale, il est crucial de comprendre les mécanismes de compensation sensorimotrice. Nous pensons que ces mécanismes permettent aux personnes âgées de rester en bonne santé physique, mais malgré d'importants efforts de recherche, ils restent essentiellement des hypothèses. L'un des principaux problèmes liés à leur identification est l'interprétation ambiguë des altérations liées à l'âge. Il est difficile de déterminer si un changement reflète une détérioration ou une compensation. Nous avons comparé les schémas électromyographiques et cinématiques de différentes tâches motrices chez des adultes jeunes ($n = 20$; âge moyen = 23,6 ans) et âgés ($n = 24$; âge moyen = 72 ans). En se basant sur le fait que les humains profitent des effets de la gravité pour minimiser leur effort musculaire, nous avons testé la capacité des jeunes adultes et des adultes plus âgés à planifier des mouvements énergétiquement efficaces pendant les mouvements du bras seul et de l'ensemble du corps. Conformément aux études précédentes et en comparaison avec les jeunes adultes, les schémas d'activation musculaire ont révélé que les adultes plus âgés utilisaient une stratégie de mouvement moins efficace lors des tâches de mouvement du corps entier. Nous avons constaté que cette altération liée à l'âge était spécifique à la tâche. Elle n'affectait pas les mouvements des bras, ce qui confirme l'hypothèse selon laquelle les personnes âgées en bonne santé conservent la capacité de planifier des mouvements efficaces sur le plan énergétique. Plus important encore, nous avons constaté que la réduction de l'efficacité des mouvements du corps entier était corrélée avec les mesures cinématiques du contrôle de l'équilibre (c'est-à-dire l'amplitude et la vitesse du mouvement du centre de gravité). Plus la stratégie de mouvement est efficace, plus l'équilibre est difficile. Dans l'ensemble, ces résultats suggèrent que la réduction de l'efficacité des mouvements chez les personnes âgées en bonne santé ne reflète pas une détérioration, mais plutôt un processus de compensation qui adapte la stratégie de mouvement aux spécificités de la tâche. Lorsque l'équilibre est en jeu, les personnes âgées en bonne santé préfèrent la stabilité à l'efficacité énergétique.

Introduction

Living old and healthy, also known as successful aging, is a blessing but is nonetheless associated with deterioration in various organs and functions. In terms of motor deterioration, aging is associated with loss of muscle mass (Larsson et al. 2019), sensory receptor degradation (Goble et al. 2009; Zalewski 2015; Saftari et Kwon 2018), and cortical atrophy (Hoffstaedter et al. 2015; Salat 2004). Functionally, this translates into a decline in muscle strength and power (Larsson et al. 2019; Pousson et al. 2001), and movements that tend to become slower and more variable (Buckles 1993; Darling et al. 1989). If the deteriorations are too great, they lead to reductions in quality of life and, ultimately, to dependency. Importantly, successful aging is thought to depend on compensatory processes that offset deteriorations (Baltes et Baltes 1990; P. Martin et al. 2015; Zhang et Radhakrishnan 2018). Even the most elementary concept of health includes compensatory processes at its core. The World Health Organization defined health as “a state of complete physical, mental, and social well-being and not merely the absence of disease or infirmity” (1948). Scientists and clinicians later redefined it even more generally as “the ability to adapt and to self-manage” (Huber et al. 2011; The Lancet 2009). So, despite the normal deterioration associated with age, compensatory processes enable older adults to adapt and remain in good health (i.e., aging successfully), and thus continue to live comfortably.

In a world with a rapidly aging population (Rudnicka et al. 2020), it is essential to understand the compensatory processes that enable older people to remain healthy. This represents a critical step toward implementing interventions aimed at detecting, preventing, or reducing frailty and later dependency (for reviews, see Barulli et Stern 2013; Ouwehand et al. 2007; Poirier et al. 2021; Zhang et Radhakrishnan 2018). Compensation has long been theorized and could be defined as “a response to loss in means (resources) used to maintain success or desired levels of functioning (outcomes)” (Baltes 1997). In contexts of severe deterioration, the most basic form of compensation is the use of external aids (e.g., a crutch for walking). Such compensations are observed in frail or dependent older adults, i.e. when deterioration is severe. When considering more subtle deterioration levels, identifying compensation becomes challenging. In these cases, compensatory processes enable older adults to maintain behavioral performances similar to those of younger adults, at least for the less demanding tasks of daily life (Barulli et Stern 2013). These compensatory processes are the result of neurophysiological and behavioral adaptations that are more difficult to observe with the naked eye. Almost thirty years ago, in his famous theory of selection, optimization, and compensation, Paul Baltes and his colleagues already noted this difficulty (Baltes et Baltes 1990; Baltes 1997).

Since then, countless studies have explored compensatory processes using powerful tools and analyses (for recent reviews, see Bunzeck et al. 2024; Fettrow et al. 2021a; Poirier et al. 2021). These studies have considerably advanced the description and understanding of age-related neural alterations. Nevertheless, behavioral compensatory processes and their underlying neural mechanisms remain essentially chimeras. Building on the theoretical work of Krakauer et al. (2017), we recently proposed that an important reason for this failure may be that studies focusing on age-related neural alterations have used overly crude behavioral paradigms (Poirier et al. 2021). Typically, these studies have used broad measures such as muscle strength, reaction time, or movement time. Although these measures and paradigms tested important functional motor performances, they measured the combination of several behavioral strategies and subtending neural mechanisms. Since these strategies and mechanisms likely showed different levels of age-related deterioration, previous studies have likely mixed deterioration and compensation processes (Poirier et al. 2021). Identifying neural compensation requires linking the brain to behavior and, to establish a precise link, we need fine behavioral measures and experimental paradigms that allow approaching the constituent processes of a behavior (Krakauer et al. 2017; Pereira et al. 2020; Urai et al. 2022). It is therefore essential to first develop detailed knowledge of age-related compensation at the behavioral level.

We sought to fill this gap by building upon the results of two different bodies of literature. On one hand, several studies have demonstrated that the brain plans efficient arm movements that take advantage of the mechanical effects of gravity to save muscle effort, thus to save energy (Berret et al. 2008a; Crevecoeur et al. 2009; Gaveau et al. 2014; Gaveau et al. 2016; Gaveau et al. 2021; Gaveau et Papaxanthis 2011; Gueugneau et al. 2023; for a review, see O. White et al. 2020). Importantly, recent work demonstrates that this ability is maintained and maybe even upregulated in older adults (Healy et al. 2023; Huang et Ahmed 2014b; Poirier et al. 2020b; Summerside et al. 2024). On the other hand, studies probing the control of movements performed with the entire body have reported a different conclusion. Kinematic results suggest that older adults plan whole-body movements that are less energy-efficient than younger adults (Casteran et al. 2018; Paizis et al. 2008). This is unexpected because such movements require more energy expense in older adults than in younger adults (Hortobagyi et al. 2003; Hortobagyi et al. 2011; Julius et al. 2012; VanSwearingen et Studenski 2014). Since the ability to plan efficient movements is maintained in older adults, as testified by arm movements studies, one may speculate that this decreased efficiency reflects an age-related compensation that changes movement strategy (i.e. an age-related motor adaptation process). However, because these literatures used very different experimental paradigms and measurements, this conclusion is highly speculative. More importantly, the results of numerous other studies could also interpret the decreased

efficiency observed in whole-body movements as a deterioration of the ability to produce efficient motor patterns (Goodpaster et al. 2006; Henry et Baudry 2019; Quinlan et al. 2018; Vernazza-Martin et al. 2008). Here we test the hypothesis that age-related alterations in movement efficiency correspond to an adaptation process, i.e. a change in movement strategy that compensates for other deteriorated sensorimotor components. To overcome the aforementioned limitations, using a specific muscle activation pattern analysis that has proven relevant to focusing on this precise process of energetic efficiency (Chambellant et al. 2024; Gaveau et al. 2021; Poirier et al. 2022; Poirier et al. 2023b; Thomas et al. 2023), we compare older to younger adults on tasks involving either arm or whole-body movements. We then test whether energy efficiency is correlated to balance control.

Material & Methods

Participants

Because we had no a-priori data to calculate the ideal sample size, we included as many participants as possible over a fixed recruitment period. Twenty younger adults (23.6 ± 2.1 y.o.) and twenty-four older adults (72 ± 5.3 y.o.) were included in the study after giving their oral informed consent. Participants had normal or corrected-to-normal vision and did not present any neurological or muscular disorders. The laterality index of each participant was superior to 60 (Edinburgh Handedness Inventory, Oldfield 1971), indicating that all participants were right-handed. The study was carried out following legal requirements and international norms (Declaration of Helsinki, 1964) and approved by the French National Ethics Committee (2019-A01558-49). Each participant was included in the study by a medical doctor.

Experimental Protocol

All participants performed four tasks in a randomized order. These task either required moving the arm only (Figure 3.10 A), or the whole-body (Figure 3.10 B-D). Whole-body movements consisted in seat-to-stand/back-to-sit (STS/BTS, Figure 3.10 B), whole-body reaching toward near targets (WBR D1, Figure 3.10 C), and whole-body reaching toward far targets (WBR D2, Figure 3.10 D). The arm task was selected because it is the reference task that has been studied to demonstrate how muscle patterns take advantage of gravity effects to save energy. The whole-ody tasks were selected because they include an equilibrium constraint, are movements of the daily life, and they have been investigated in previous studies (Casteran et al. 2018; Jeon et al. 2021; Manckoundia et al. 2006; Millington

et al. 1992; Mourey et al. 1998; Paizis et al. 2008). 3.10

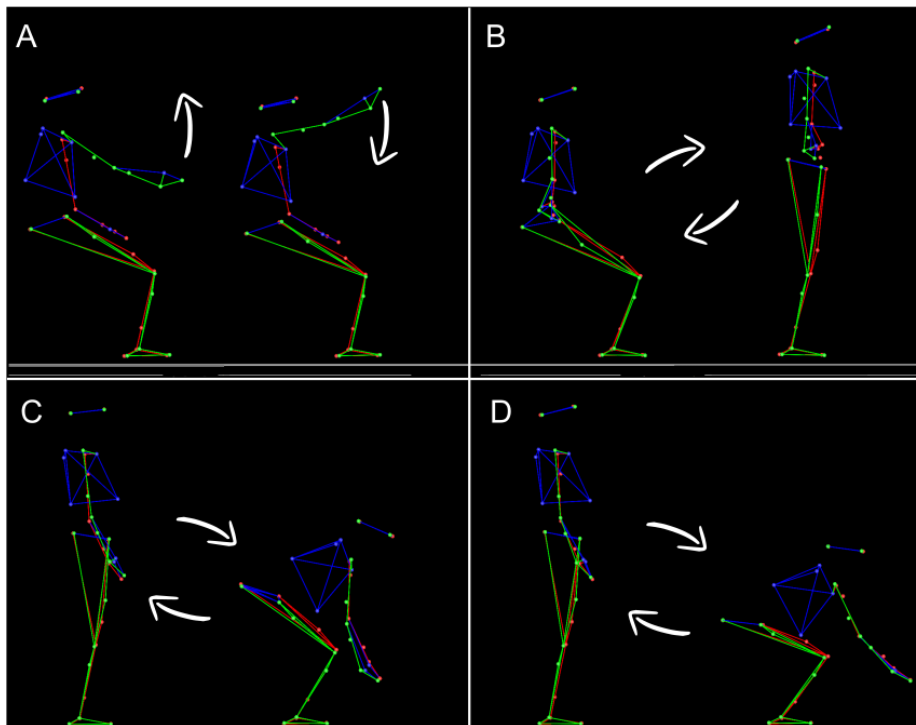


FIGURE 3.10 – **Illustration of the four tasks.** Each panel illustrates the extreme body positions between which participants performed their movements. Each position was alternatively the starting or the ending target of a movement, depending on movement direction. **A** : Single degree of freedom arm movements flexion/extension around the shoulder joint (flexion/extension). Participants performed upward and downward arm movements. **B** : Seat-to-stand/Back-to-sit movements. Participants performed vertical multi-articular whole-body movements to either stand up from the stool (upward movement) or sit on it (downward movement). **C** : Whole-body reaching task toward a near target. Participants performed vertical multi-articular whole-body movements to either reach towards targets that were located nearby the floor (downward movement) or to bounce back from this position toward a rest vertical standing position (upward movement). **D** : same as C but with targets that were placed farther away on the antero-posterior axis.

ARM task Over a variety of arm movement tasks including single or multi-degree of freedom pointing movements, drawing movement, reach to grasp movements, or arm movements that transport a hand-grasped object, the results consensually support an optimization principle that shapes arm motor patterns to take advantage of gravity effects in saving energy (Crevecoeur et al. 2009; Gaveau et Papaxanthis 2011; Gaveau et al. 2011; Le Seac'h et McIntyre 2007; Papaxanthis et al. 1998; Papaxanthis et al. 2005; Yamamoto et Kushiro 2014; Berret et al. 2008a). Thus, to make the protocol doable in a single session with each participant, we only included one arm task in the present experiment. This task was simi-

lar to a task used in several previous studies probing human movement adaptation to the gravity environment (Gaveau et Papaxanthis 2011 ; Gaveau et al. 2011 ; Gaveau et al. 2014 ; Gaveau et al. 2016 ; Gaveau et al. 2021 ; Le Seac'h et McIntyre 2007 ; Yamamoto et Kushihiro 2014 ; Poirier et al. 2020b ; Poirier et al. 2022). Using their right arm, participants carried out single-degree-of-freedom vertical arm flexion/extension movements around the shoulder joint. Two blocks of arm movements were performed in a randomized order. One block consisted of six slow movements, and one block consisted of twelve fast movements. Two targets (diameter of 3 cm) were placed in front of the participant's right shoulder (in a parasagittal plane) at a distance corresponding to the length of their fully extended arm plus two centimeters. The prescribed movement amplitude between the two targets was 45°, corresponding to an 112.5° (upward target, 22.5° above horizontal) and 67.5° (downward target, 22.5° below horizontal) shoulder flexion/extension.

STS/BTS task This task was similar to those of previous studies (Jeon et al. 2021 ; Mourey et al. 1998 ; Manckoundia et al. 2006 ; Millington et al. 1992). Participants were seated on an armless stool whose height was adjusted to correspond to 30% of the participant's height. The hands were positioned on the hips, and the back was instructed to be maintained about vertical. Participants were asked to stand up from the stool, make a short pause (about 2s), and then sit back on the stool. Similarly to arm movements, participants executed two blocks of movements in a randomized order. One block consisted of six slow movements, and the other consisted of 12 fast movements.

WBR task This task was similar to those of Casteran et al. (2018) and Paizis et al. (2008). Starting from an upright position, we asked participants to perform whole body reaching movements (WBR) toward two targets nearby the floor with their two index fingers (10% of their heights above the floor). The two targets (4 × 2 cm) were spaced by 0.5m on a medio-lateral axis and centered on the participant's sagittal axis. They were placed in front of the participant at two different distances, corresponding to 15% (D1) or 30% (D2) of their height on the antero-posterior axis. Distances were measured from the participant's big toe. Similarly to the previous two tasks, for each distance and in a randomized order, participants executed two blocks of trials performed at two different speeds. One block consisted of six slow movements and the other twelve fast movements (total of four blocks : two speeds × two distances).

Trial organization The organization of a trial was similar for all tasks. It was carried out as follows : i) the experimenter indicated to get ready ; ii) the participant adopted the

requested initial position; iii) after a brief delay (≈ 1 second), the experimenter verbally informed the participant that she/he was free to reach the requested final position whenever she or he wanted. Note that reaction time was not emphasized in our experiment; iv) the participant was requested to maintain the final position for a brief period (about 1 second); v) the experimenter instructed to move back to the starting position (reversed movement) whenever desired; vi) lastly, the participant was asked to relax. A short rest period (≈ 20 s) separated trials to prevent muscle fatigue. Additionally, participants were free to rest as long as they wanted between blocks. Participants were allowed to perform a few practice trials (≈ 3 trials) before each block. Low-speed and high-speed blocks were similar except that the instructions were to perform the movements in roughly 5 seconds or as fast as possible, respectively.

Data Collection

Kinematics We used the Plug-In Gait full body model (Vicon, Oxford Metrics, UK) following their recommendations to place the 39 reflective markers on the participant's head (temples and backs of the head to form a rigid plan with the head), back (C7, T10 and on the right scapula), torso (jugular notch where the clavicles meet the sternum and on the xiphoid of the sternum), shoulders (acromion), arms (upper lateral 1/3 for the left arm, and 2/3 for the right arm), elbows (lateral epicondyle), forearms (lower lateral 1/3 for the left forearm, and 2/3 for the right forearm), wrists (both cubitus styloid processes), hands (middle of the proximal knuckle of the index), pelvis (anterior and posterior superior iliac spine), thighs (upper lateral 1/3 for the left leg, and 2/3 for the right leg), knees (lateral side of the flexion-extension axis), calves (upper lateral 1/3 for the left calf, and 2/3 for the right calf), ankles (lateral malleolus), and feet (second metatarsal head and heel). The markers on the scapula, on the arms, on the forearms, on the thighs, and on the calves have been deliberately placed asymmetrically so that the model can best dissociate the right and left sides, these markers are not used for the analyses presented in this manuscript. We recorded the position of all markers with an optoelectronic motion capture system (Vicon system, Oxford Metrics, UK; 18 cameras) at a sampling frequency of 200 Hz. The spatial variable error of the system was less than 0.5mm.

EMG We placed sixteen bipolar surface electrodes (Cosmed, pico EMG, sampling frequency : 1000Hz) on the anterior (AD) and posterior (PD) heads of the deltoid, vastus lateralis (VL), biceps femoris (BF), spinal erectors on L1 (ESL1) and on T7 (EST7), the soleus (SOL), and on the tibialis anterior (TA) to record EMG activity. Electrodes were placed bilaterally. The location of each electrode was determined following the recommendations

from Barbero et al. (2012). The Giganet unit (Vicon, Oxford Metrics, UK) synchronously recorded kinematic and EMG data.

Data Analysis

We processed kinematic and EMG data using custom programs written in Matlab (Mathworks, Natick, MA). Data processing was inspired by previous studies (Gaveau et al. 2021 ; Poirier et al. 2022) and was similar for all tasks.

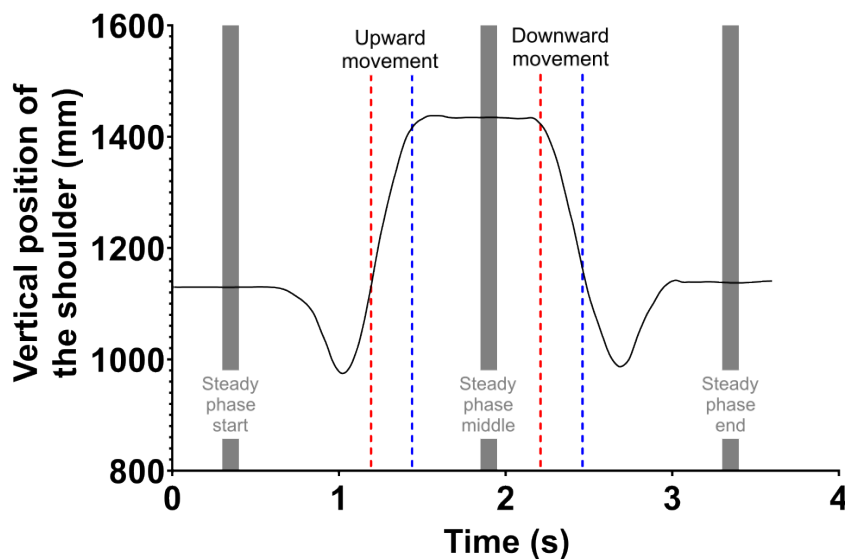


FIGURE 3.11 – **Detection of movement start and end.** This panel displays the recording of two successively opposite fast Sit to stand / Back to sit movements. The black trace represents the position of a shoulder marker through time. Rest position is collected during steady phases, before and after each movement (ascending or descending). Based on the data obtained in steady phases, a recursive algorithm automatically defined movement onset and offset as the moments when the displacement rose above or fell below a threshold corresponding to 5% and 95% of the total movement amplitude, respectively.

Kinematics analysis First, we filtered position using a third-order low-pass Butterworth filter (5 Hz cut-off, zerophase distortion, “butter” and “filtfilt” functions). We then computed the amplitude of the movement using steady phases (200ms for fast movements and 500ms for slow movements) before and after the movement, using the marker of the right shoulder (for whole-body movements, see Figure 3.11) or the right finger (for arm movements). The amplitude was computed on the Z axis for fast movements and on X, Y and Z axes for slow movements. For slow movements, we used 3D position to minimize detection error on signals that were more variable than those obtained during fast movements. Last, we

automatically defined movement onset and offset as the moments when the displacement rose above or fell below a threshold corresponding to 5% and 95% of the total movement amplitude, respectively.

On behalf of using the kinematics to define the start and end of movement, we analyzed the displacement of the Center of Mass (CoM) in three dimensions to understand how equilibrium was maintained during the whole-body tasks. This was done to reproduce the work of Casteran et al. (2018) et Paizis et al. (2008), but also, and more importantly, to perform a simple analysis testing whether our main criterion, quantified via electromyographic activity, is linked to a simple, interpretable kinematic change. Our analysis utilized a seven-segment mathematical model incorporating rigid segments such as the Trunk, Thigh, Shank, Foot, Upper arm, Forearm, and Hand. We used anthropometric data from (Winter 2009), as performed by previous studies (Berret et al. 2009; Stapley et al. 1999). Our choice of movement segmentation for this specific kinematic analysis has been guided by the works of Casteran et al. (2018) et Paizis et al. (2008). We determined movement onset and offset on velocity profiles, using a threshold of 5% of the peak velocity. We further explored the kinematics of the whole-body tasks using two simple parameters : i) the total displacement of the center of mass, calculated as the distance between the start and end positions and normalized by the subject's height; and ii) the peak velocity of the center of mass. We focused on downward movements as these are the ones that have been studied and present the greatest challenge to balance. The specific process to compute criteria used by previous studies (Casteran et al. 2018; Paizis et al. 2008) are detailed and available in supplemental X.

EMG analysis Below, following methodologies developed by several previous studies, we detail how we obtain EMG marker. **Pre-processing.** EMG signals were first rectified and filtered using a bandpass third-order Butterworth filter (bandpass 30-300 Hz, zero-phase distortion, “butter” and “filtfilt” functions) followed by a low-pass third-order Butterworth filter (low-pass frequency : 5 Hz) to highlight important features of muscular activities. Signals were integrated using a 100ms sliding window (trapezoidal numerical integration from Matlab Inc. 2022), and cut off. For fast movements, EMG signals were cut off from 240ms before movement onset to 90ms after movement offset. For slow movements, EMG signals cut off from 75ms before movement onset to 75ms after movement offset. These timing values were obtained from preliminary analyses detecting EMG activity start and stop before and after all movements. The result is the average of all participants. Importantly, those values were kept constant for all participants and, thus, should not bias group comparisons.

Phasic/tonic separation. We then computed the phasic component of each EMG signal using a well-known subtraction procedure that has mostly been used to study arm movements (Buneo et al. 1994; d'Avella et al. 2006; d'Avella et al. 2008; Flanders et al. 1994; Flanders et Herrmann 1992; Gaveau et al. 2021, see Figure 3.12). This processing allows quantifying how much the central nervous system takes advantage of the gravity torque when moving the body in the gravity environment (Gaveau et al. 2021; Poirier et al. 2022; Poirier et al. 2023b). Here, we customized this procedure to investigate whole body movements. First, the tonic signal was obtained from the six slow movements. For that purpose, the cut movements (as described earlier with delays) were normalized in duration to be finally averaged together in one tonic signal. Second, to improve signal to noise ratio, EMG traces of fast movements were ordered according to movement mean velocity and averaged across two trials (from the two slowest to the two fastest movements). This resulted in six EMG traces to be analyzed for each block. Each set of two traces was normalized in duration (corresponding to the mean duration of the two traces) before averaging. Third, the phasic component was obtained by subtracting the tonic EMG from the EMG trace of each pair of fast movements. Finally, to set the data of all participants on a common scale, phasic activity was normalized by the maximal EMG value recorded in each task for each participant.

Muscles selection. It was recently shown that the phasic EMG activity of antigravity muscles, those that pull against the gravity vector, consistently exhibits negative epochs (Chambellant et al. 2024; Gaveau et al. 2021; Poirier et al. 2022; Thomas et al. 2023) when the arm acceleration sign is coherent with the gravity acceleration sign (i.e., in the acceleration phase of downward movement and in the deceleration phase of upward movements). This observation likely reflects an optimal predictive motor strategy where muscle activity is decreased when gravity assists arm movements, thereby saving energy (Gaveau et al., 2021). In the present study, the antigravity muscles are : i) the Anterior Deltoid (DA), flexing the shoulder joint ; ii) the Vastus Lateralis (VL), extending the knee joint ; iii) the Erector Spinae L1 (ESL1), extending the rachis ; iv) the Erector Spinae D7 (ESD7), extending the rachis ; v) the Soleus (SOL), flexing the ankle in the plantar direction. Because the Erector Spinae D7 and the Soleus muscles did not play a strong focal role but a rather postural one in the present tasks, we focused our analyses on the remaining three muscles (DA, VL and ESL1). Probing the activation of a postural muscle, per definition, is not appropriate to test whether the nervous system takes advantage of gravity effects to move our body limbs. Compared to other joints (e.g., hips and knees), the ankle and upper rachis were only minimally mobilized in the tasks we investigated here (see stick diagrams in Figure 1). Including these muscles in our analyses would thus add noise to our dependent variables and likely impede our ability to test our hypothesis. Therefore, we focused on DA during arm movements and on VL and

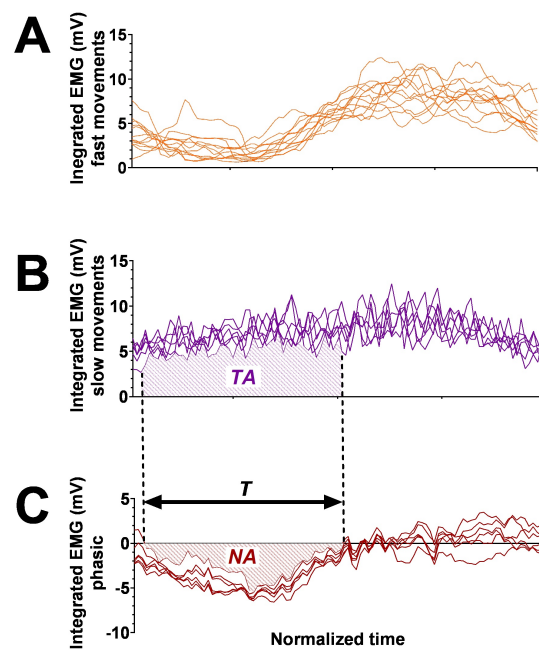


FIGURE 3.12 – **Illustration of the calculation method to obtain phasic EMG components.** Electromyographic signals (mV) are presented as a function of time. Pattern duration and amplitude are normalized (see methods). **A** : Six integrated Vastus Lateralis EMG signals during fast BTS movements of a typical participant (BTS : Back-to-seat); **B** : Six integrated Vastus Lateralis EMG signals recorded during slow BTS movements of a typical participant. These signals represent the tonic component. TA : Tonic Area integrated on the tonic signal between the negativity onset and offset; **C** : Integrated phasic EMG component computed using the six fast (panel **A**) and slow movements (panel **B**). The phasic is calculated by subtracting the mean of the slow acquisitions from the fast acquisitions (Phasic = Fast – Tonic). T : the duration of the negative epoch normalized by movement duration and NA : the Negative Area integrated on the phasic signal between negativity onset and offset.

ESL1 during movement of the entire body.

Quantifying negativity. We defined negative epochs as an interval where the phasic EMG signal was inferior to zero minus three times the standard deviation of the stable phase preceding the movement, and this for at least 40ms. This duration has been chosen after preliminary tests to avoid detecting false-positive. We kept it constant for all analyses. We used this value as a threshold to automatically detect negativity onset and offset. On each negativity phase, we computed : i) a negativity index, defined as $T \times NA / TA$, with NA the Negative Area integrated on the phasic signal between negativity onset and offset, TA the Tonic Area integrated on the tonic signal between the negativity onset and offset, and T the duration of the negative epoch normalized by movement duration (see Figure 3.12). This value is always negative or null. The lower the value, the greater the efficiency;

ii) negativity occurrence, defined as the number of trials where a negative epoch was automatically detected, divided by the total number of trials in the condition; iii) negativity duration, defined as the duration of the negative epoch normalized by movement duration; iv) negativity amplitude, defined as the minimal $\times 100$ during the negative period. A value of -100 indicates that the muscle is completely relaxed and a value of 0 indicates that the muscle exactly compensated the gravity torque. As is often the case with EMG recordings, some of the EMG signals exhibited aberrant values. Those signals are usually due to poor contact between the electrodes and the skin. Supplementary Table 3.19 summarizes the issues encountered with all electrodes and participants.

Machine Learning

Here we were interested in comparing arm movement and whole-body movement control because the scientific literature has reported that whole-body movements control changes with age, whilst arm movement control does not (Casteran et al. 2018; Paizis et al. 2008; Poirier et al. 2020b; Poirier et al. 2023b; Vernazza-Martin et al. 2008). Focusing on a limited number of muscles is problematic, as we risk probing muscles whose activation patterns are not affected by age. To ensure that our restrictive theory-driven analysis provides meaningful results, we verified that our cherry-picked muscles truly conveyed information about age-related modifications of whole-body movements control. To this aim, we employed machine learning analyses that quantified how much each muscle activation was altered by age. This allowed controlling that we were actually focusing on muscles that discriminated movement control between younger and older adults.

Our rationale was the following : If the algorithm can successfully separate the data of younger and older adults, using antigravity muscle activation patterns, this would demonstrate that important information is contained in those muscles regarding age-related modifications of movement control. For more details on similar use and operation of machine learning algorithms on EMG signals, please see (Chambellant et al. 2024; Thomas et al. 2023; Tolambiya et al. 2011). Here we present the results of a Linear Discriminant Analysis (LDA, Johnson et Wichern 1988) but we verified that we obtained similar conclusions with two other algorithms, namely the Quadratic Discriminant Analysis (QDA, Cover 1965) and the Support Vector Machine (SVM, Vapnick et Lerner 1963). We used custom Matlab scripts (Inc. 2022) to perform all machine learning analyses. The ESL1G was not considered for these analyses because the electrode was defective for several younger participants (see Supplementary Table 3.19).

The input data was the phasic EMG signals of the 15 muscles taken individually or the

whole set at once. These vectors were fed to the algorithms using binary classification setups, where the algorithm learned to distinguish between the EMGs of the two groups. To ensure robustness of the results, we employed a five-fold cross-validation method. This involved splitting the whole dataset into five sets while ensuring equal representation of both directions in each set. The algorithm was trained on four of those sets before being evaluated on the fifth set (containing data unknown to the trained algorithm). This operation was repeated five times so each set was tested once. Cross-validation allowed computing the average accuracy and its variance across the testing sets, thereby providing a reliable estimate of the accuracy obtained by the algorithm. Finally, we could compare the accuracy of the algorithm for each muscle.

Univariate Statistics

After an initial kinematic analysis (detailed in the results section), we observed a difference in movement duration between younger and older adults (conducting a repeated measure analyses of variance with a between factor Age with two levels : Young/Older and a within factor Task-type with two levels : Arm/Whole-body movements). Because movement duration is known to influence phasic EMG negativity (Poirier et al. 2023b), we added movement duration as a covariate. We performed repeated measure analyses of covariance (ANCOVA) using JASP software. Two ANCOVA analyses were carried out. We first used a mixed ANCOVA with a between factor Age (two levels : Young/Older) and a within factor Task-type (two levels : Arm/Whole-body movements) to test whether age effects on movement control depended on the type of task being performed. Second, to detail the age differences observed during movements of the entire body, we used a mixed ANCOVA with a between factor Age (two levels : Young/Older) and a within factor Whole-Body-Tasks (three levels : STS_BTS/WBR D1/WBR D2). In all cases, the significance level was set to 0.05. To test for a possible beneficial effect (i.e., a compensation) of the EMG alterations that we observed with aging, we performed a kinematic analysis of the center of mass. We then used independent Student-tests and Pearson correlation coefficients to study potential differences between groups and associations between variables.

Results

Movement duration of fast movements varied between tasks and was slightly reduced in younger compared to older participants (see Figure 3.13 and Supplementary Table 3.20 for detailed results). Overall older adults were 3.5% slower than younger adults. A repeated measures ANOVA revealed that this age-difference was significant ($F_{(1,42)} = 14.5$, $P=4.58E-$

05, $\eta^2=0.256$). For this reason, we used movement duration as a covariate in the following statistical analyses. Nevertheless, as revealed by Figure 3.13, it is important to note that an important number of older adults moved with durations that were similar to those of younger adults.

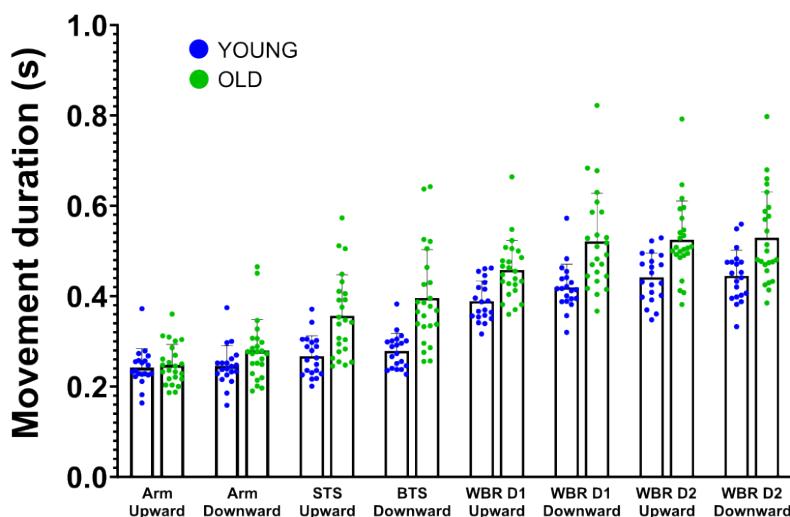


FIGURE 3.13 – Mean \pm SD movement durations (s) for fast movements performed in all tasks and both groups (STS : Seat-to-stand, BTS : Back-to-seat, WBR : Whole-body-reaching, D1 : Short distance=15% of the height of the subject and D2 : Long distance=30% of the height of the subject). Each point corresponds to the average duration of the trials of one participant. The blue points represent the young participants and the green points correspond to the older participants.

A body of computational studies has demonstrated that human arm movements take advantage of gravity effects to save energy (Berret et al. 2008a; Crevecoeur et al. 2009; Gaveau et al. 2011; Gaveau et al. 2014; Gaveau et al. 2016; Gaveau et al. 2021). Most of these studies used mathematical models that minimized the absolute work of muscle force to produce the arm displacement (Berret et al. (2008a), Gaveau et al. (2011), Gaveau et al. (2014), Gaveau et al. (2016) et Gaveau et al. (2021)). More specifically, the study from Berret et al. (2008a) formally demonstrated that this muscle work cost, and associated behavior, corresponded to an energetic-like optimum. Because previous studies have shown that the amplitude of kinematic and electromyographic markers directly relates to energetic efficiency (Gaveau et al. 2021; Poirier et al. 2022), here we compare the amplitude of an EMG marker between younger and older adults. If the EMG marker increases, this means that energetic efficiency increases – i.e., the minimization process is upregulated – and thus muscle work decreases. If the EMG marker decreases, this means that energetic efficiency decreases – i.e., the minimization process is downregulated – and thus muscle work increases.

Figure 5 displays average phasic EMG profiles for each muscle, direction, and task. As recently reported, phasic EMG signals of arm movements show negative phases during the deceleration of upward and the acceleration of downward arm movements, i.e., where gravity torque helps generate the arm's motion (Gaveau et al. 2021; Poirier et al. 2022; Poirier et al. 2023b). Previous works demonstrated that this negativity is not erratic but systematic and indicate that muscles contract less than necessary to compensate for gravity effects. It is therefore especially prominent on antigravity muscles and reveals that the central nervous system (CNS) exploits gravity effects to produce efficient movements, i.e., motor patterns that save unnecessary muscle effort. Here, we extend this result to movements performed with the entire body. Indeed, for STS/BTS and WBR movements, Figure 3.14 B-D unveils phasic EMG negativity during the deceleration of upward movements and the acceleration of downward movements, i.e. when gravity can help produce the motion. This first qualitative result demonstrates that movements that are performed with the entire body, similarly to more focal arm movements, exploit gravity effects to save unnecessary muscle work (Gaveau et al. 2021). More importantly, the present results qualitatively reveal that older adults also use such an efficient strategy, both when moving their arm and their entire body.

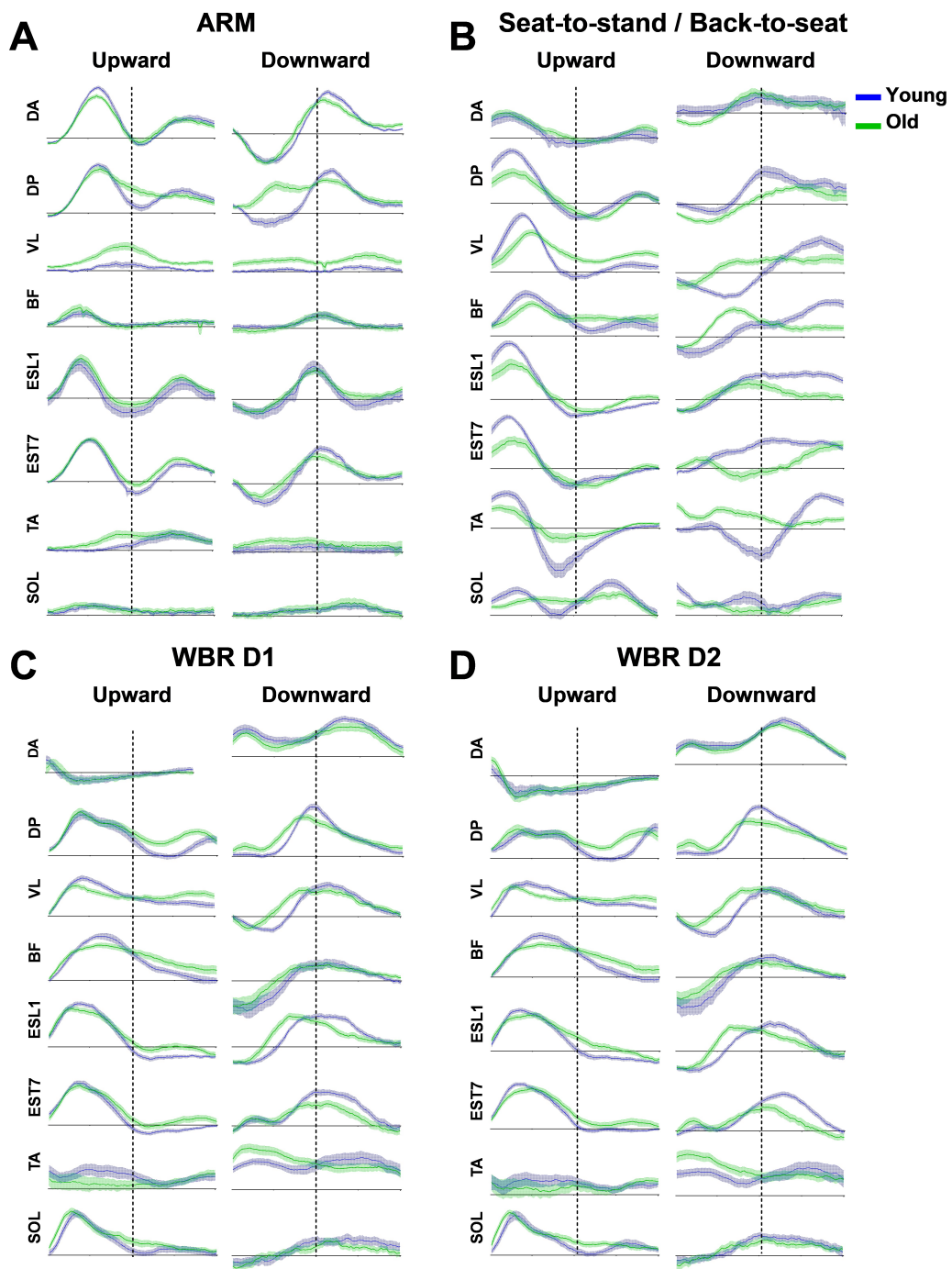


FIGURE 3.14 – Mean (\pm SE) integrated phasic EMGs recorded for both groups ($n = 20$ for younger and $n = 24$ for older) during arm (panel A), Seat-to-stand/Back-to-seat (panel B), and whole body reaching movements (panel C for short distance D1 and panel D for long distance D2). Blue traces present EMGs recorded for younger participants, while green traces present EMGs recorded for older participants. The dotted line divides the movement in two : the first half is acceleration and the second is deceleration. (DA : Anterior deltoid, DP : Posterior deltoid, VL : Vastus Lateralis, BF : Biceps Femoris, ESL1 : Erector Spinae in L1, EST7 : Erector Spinae in T7, TA : Tibialis Anterior, SOL : Soleus).

Main analysis

Following our primary hypothesis, we first analyzed a single metric quantifying phasic EMG negativity on an average muscle activation pattern (vastus lateralis and erector spinae in L1 were averaged for whole-body tasks and deltoid anterior was used for arm tasks), namely the negative area of phasic EMG patterns (see methods and Poirier et al. 2022; Poirier et al. 2023b). The bigger the negativity index, the more efficient the muscle contractions, in the sense that gravity effects were maximally exploited to save energy (Gaveau et al. 2021). Figure 3.15 displays the results of this ANCOVA analysis (Age \times Task-Type), revealing a significant interaction between age and task factors ($F_{(1,42)} = 5.48$, $P=2.44E-02$, $\eta^2=0.120$) but no Age or Tasks effect (for detailed statistical results, please see Supplementary Table 3.21). This result demonstrates that age differently alters motor strategies for arm movements vs whole-body movements. Older adults used gravity effects to a similar extent as younger ones when performing arm movements (older adults, mean \pm SD : -10.7 ± 5.6 , 95% CI : $[-8.4;-13.0]$; younger adults, -11.4 ± 3.6 , $[-9.8;-13.0]$), but to a lesser extent when performing whole-body movements (older adults, -9.7 ± 3.2 , $[-8.0;-11.5]$; younger adults, -15.6 ± 3.3 , $[-14.1;-17.0]$). As recently reported by Poirier et al. (2023b), similar arm results in younger and older adults suggest that the ability to plan movements that optimally use gravity effects to save energy remains functional in older adults. The results obtained in whole-body movement tasks (STS/BTS and WBR) could thus suggest that the difference observed between older and younger adults does not reflect a deterioration of the ability to plan movements that are optimally adapted to the gravity environment. Instead, it would suggest a change in movement strategy that compensates for other deteriorated control processes (for example, the loss of muscle mass & force).

We performed a complementary analysis to determine whether every whole-body tasks showed the same age-effect (ANCOVA Age \times Whole-Body-Tasks). This test did not reveal any interaction effect ($F_{(2,42)} = 0.77$, $P=4.67E-01$, $\eta^2=0.019$), further supporting the interpretation that this is the “whole body” aspect of the task that impacts the motor strategy in older adults (please see Supplementary Table 3.21 for full analysis).

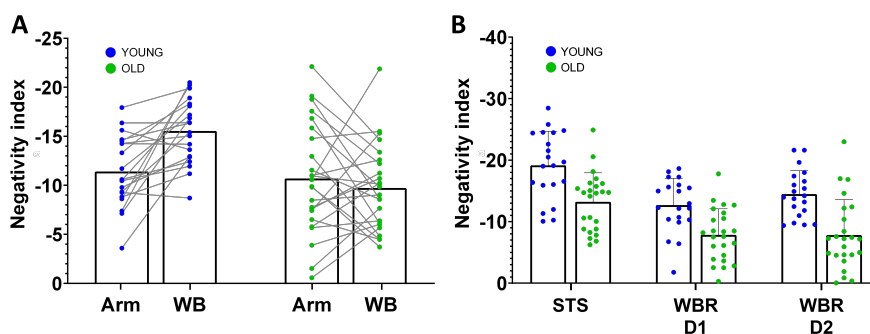


FIGURE 3.15 – **Negativity index** computed for **A.** arm and whole-body movements in both groups (WB : Whole Body combines seat-to-stand/back-to-seat, whole-body reaching from D1 and whole-body reaching from D2) and **B.** each whole-body tasks (STS/BTS : seat-to-stand/back-to-sit, WBR D1 : whole-body reaching from D1 and WBR D2 : whole-body reaching from D2). The negativity index, defined as $T \times NA / TA$, with NA the Negative Area integrated on the phasic signal between negativity onset and offset, TA the Tonic Area integrated on the tonic signal between the negativity onset and offset, and T the duration of the negative epoch normalized by movement duration. The blue points correspond to the younger participants and the green points correspond to the older participants. Each point corresponds to the mean value of one participant (mean across trials and antigravity muscles and/or tasks).

Previous studies have proposed that the change in kinematic strategies observed between older and younger adults during whole-body movements could be explained as a strategy maximizing equilibrium maintenance rather than energetic efficiency (Casteran et al. 2018; Paizis et al. 2008). Following this hypothesis, one would predict increasing differences between younger and older adults when the equilibrium constraint increases. In the present experiment, increased equilibrium constraint was produced by increasing the target distance during whole body reaching movements (WBR D1 vs WBR D2; alike Casteran et al. 2018). The Age x Whole-Body-Tasks ANCOVA however did not reveal such a difference. Last, we analysed kinematic patterns in order to investigate whether the decreased energetic efficiency observed during whole body tasks in older adults could actually be interpreted as a compensation. We tested whether the negativity of phasic EMGs correlated with kinematic parameters that are related to balance control (the COM displacement, and COM peak velocity, see Figure 3.16 and see Supplementary Figure 3.22) for detailed results of the reproduction of the tests conducted by Casteran et al. (2018) et Paizis et al. (2008). The EMG criterion during the Back to Seat task was found significantly correlated with the COM displacement (Pearson correlation, $P=2.2E-2$, Pearson's $r^2=-0.343$) and the COM peak velocity (Pearson correlation, $P=1.9E-3$, Pearson's $r^2=-0.476$). This same EMG criterion also turned out to be significantly correlated for the Whole-Body Bending task with the COM displacement (Pearson correlation, $P=3.2E-3$, Pearson's $r^2=-0.435$) and with the COM peak

velocity (Pearson correlation, $P=1.2E-7$, Pearson's $r^2=-0.700$). The linear regressions revealed that the more a participant used the effects of gravity, the more and the quicker she/he displaced his COM. One could interpret this result as demonstrating that older adults lose the ability to plan energetically efficient movement and, thus, move their whole-body less and more slowly. However, the null age effect on arm movement control supports the hypothesis that planning efficient movements remains functional in older adults, as also supported by recent other results (Healy et al. 2023 ; Huang et Ahmed 2014a ; Poirier et al. 2020b ; Summerside et al. 2024). Overall, during movements performed with the entire body, i.e., when equilibrium maintenance is challenged, the present results support an age-related adaptation process that selects a less energetically efficient but more stable movement strategy in healthy older adults.

Exploratory analyses

To provide a fine-grained analysis of the age effect on phasic EMG negativity during whole-body motion, we probed negativity duration, negativity amplitude, and negativity occurrence across tasks and age-groups (see Figure 3.17). Here also, the bigger the values, the bigger the use of gravity effects to produce body motion. A repeated measures ANCOVA Age x Tasks (Young/Older x STS_BTS/WBRD1/WBRD2) revealed a significant age effect where negativity duration was larger in younger compared to older participants ($F_{(1,36)} = 21.49$, $P=4.54E-05$, $\eta^2=0.374$). The age effect did not reach significance for negativity occurrence ($F_{(1,36)} = 3.62$, $P=6.55E-02$, $\eta^2=0.091$) nor for negativity amplitude ($F_{(1,36)} = 1.16$, $P=2.81E-01$, $\eta^2=0.031$). No interaction between Age and the other factors reached significance (see Supplementary Table 3.21 for detailed results). Overall, all variables showed qualitatively smaller negativity on phasic EMGs, thus reduced use of gravity effects, in older compared to younger adult. As already observed for arm movements (Poirier et al. 2023b), it is mainly the duration of inactivation that is modulated.

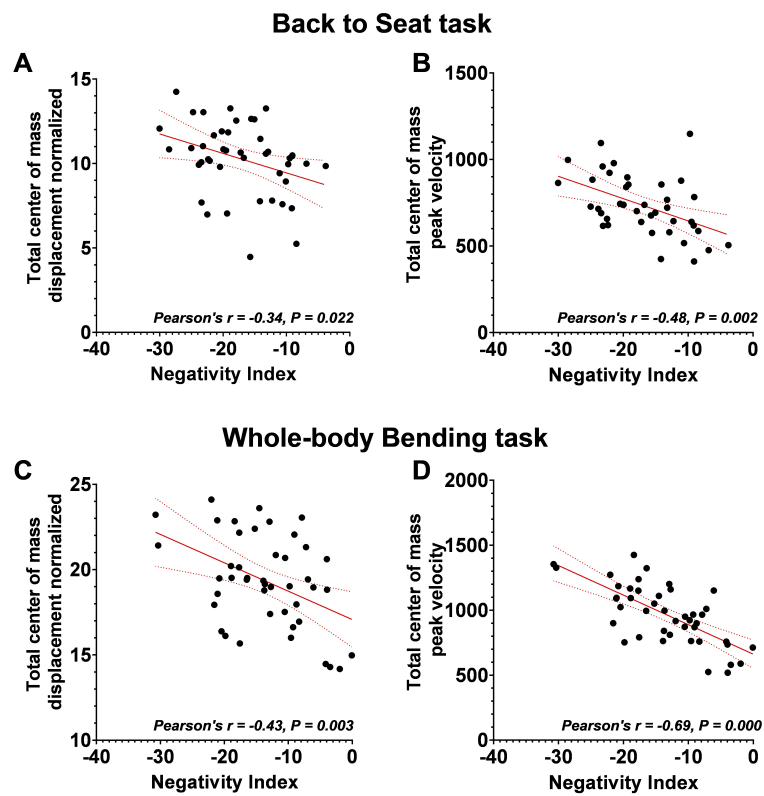


FIGURE 3.16 – **Center of mass analyses.** Linear relationship between EMG negativity (Vastus Lateralis and Spinal Erector L1) and total displacement of the center of mass during **A.** back-to-sit movements and **B.** bending movements from the whole-body reaching tasks (averaged between distances D1 and D2).

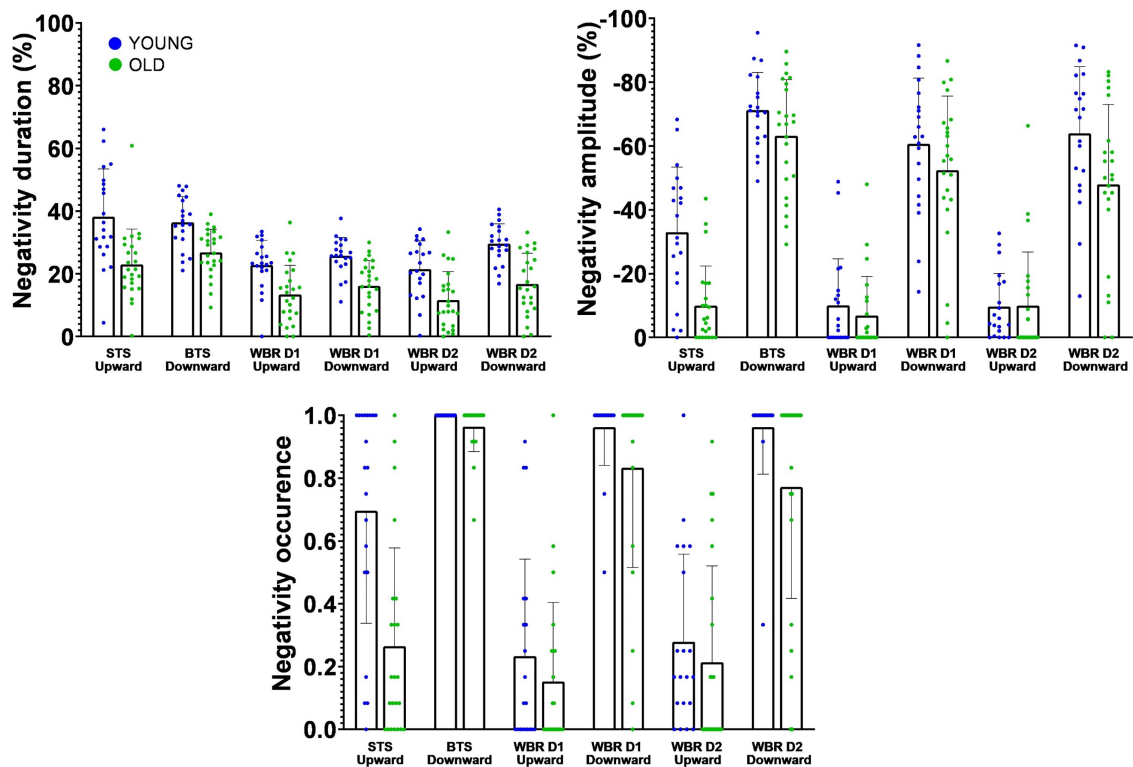


FIGURE 3.17 – **Mean \pm SD negativity quantification** for all tasks and groups (STS : Seat-to-stand, BTS : Back-to-seat, WBR : Whole-body-reaching, D1 : Short distance=15% of the height of the subject and D2 : Long distance=30% of the height of the subject). Quantification was carried out using three criteria : negativity duration (panel A), negativity amplitude (panel B) and negativity occurrence (panel C) on the antigravity muscles (vastus lateralis and the erector spinae). The blue points correspond to the younger participants and the green points correspond to the older participants. Each point corresponds to the mean value across trials and antigravity muscles.

Here we were interested in comparing arm movement and whole-body movement control because the scientific literature has reported that the control of whole-body movements changes with age, while the control of arm movements does not (Casteran et al. 2018; Paizis et al. 2008; Poirier et al. 2020b; Poirier et al. 2023b; Vernazza-Martin et al. 2008). Focusing on a limited number of muscles is problematic, as we risk probing muscles whose activation patterns are not affected by age. To ensure that our restrictive theory-driven analysis provides meaningful results, we verified that our cherry-picked muscles truly conveyed information about age-related modifications of whole-body movement control. To this aim, we employed machine learning analyses that quantified how much each muscle activation

was altered by age. This allowed controlling that we were actually focusing on muscles that discriminated movement control between younger and older adults. Our rationale was the following : if the algorithm can successfully separate the data of younger and older adults, using antigravity muscle activation patterns, this would demonstrate that important information is contained in those muscles regarding age-related modifications of movement control. For more details on similar use and operation of machine learning algorithms on EMG signals, please see (Chambellant et al. 2024 ; Thomas et al. 2023 ; Tolambiya et al. 2011). Here we present the results of a Linear Discriminant Analysis (LDA, Johnson et Wichern 1988) but we verified that we obtained similar conclusions with two other algorithms, namely the Quadratic Discriminant Analysis (QDA, Cover 1965) and the Support Vector Machine (SVM, Vapnick et Lerner 1963). The Machine Learning analysis indeed revealed that antigravity muscles contained important information, allowing separating age-groups with some of the best success-rates (see Figure 3.18 for results regarding LDA accuracy). The vastus lateralis (VL) and the spinal erectors on L1 (ESL1) achieved the best classification accuracies of 57.72% and 59.51% respectively (considering that these classifications are significantly better than chance if they are above 52.5% according to a fairness test). The main results presented here are therefore quantitatively based. They originate from analyses of the muscles that show the most information to distinguish younger from older adults during whole-body movement. Other muscles, such as DP or EST7, also exhibit reasonably good classification accuracies. This is not unexpected as humans and animals are known to control their varied muscles in a synergistic manner (Berret et al. 2009 ; d'Avella et al. 2006 ; Tresch et al. 1999), and even the slightest alteration of movement strategy may require modifying the activation of several muscles.

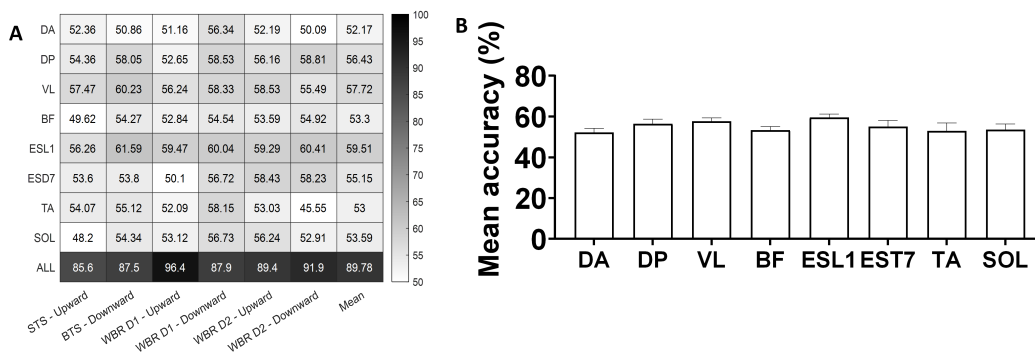


FIGURE 3.18 – **Machine learning results** **A**. Heatmap representing the accuracy of the LDA algorithm to discriminate young from older adults using phasic EMGs recorded during the tasks mobilizing the entire body. The height first lines correspond to the accuracy for each individual muscle. The last line corresponds to the accuracy taking all muscles simultaneously (DA : Anterior deltoid, DP : Posterior deltoid, VL : Vastus Lateralis, BF : Biceps Femoris, ESL1 : Erector Spinae in L1, EST7 : Erector Spinae in T7, TA : Tibialis Anterior, SOL : Soleus). The first six columns correspond to the six whole-body tasks of the experiment (STS = Sit To Stand; BTS = Back To Sit; WBR D1 = Whole Body Reaching near target; WBR D2 = Whole body reaching far target), the last column corresponds to the average accuracy of the six tasks for each muscle. This analysis has been conducted to showcase which muscles are important for discrimination. We can see those antigravity muscles (muscles that act against gravity, in our case, the VL and the ESL1) contain relevant information as they reach the highest scores. **B**. Mean \pm SD distance between groups representations by the LDA algorithm for each individual muscle (DA : Anterior deltoid; DP : Posterior deltoid; VL : Vastus Lateralis; BF : Biceps Femoris; ESL1 : Erector Spinae in L1; EST7 : Erector Spinae in T7; TA : Tibialis Anterior; SOL : Soleus). The higher the distance, the more differentiable the groups are. Values corresponds to the average distance obtain for all six tasks. We can see those antigravity muscles (muscles that act against gravity, in our case, the VL and the ESL1) contain relevant information as they reach some of the highest values. Error bars correspond to standard error across a five-fold cross-validation.

Discussion

In younger and older adults, we investigated the muscle activation patterns responsible for arm and whole-body movements. The results revealed an age-related alteration of muscle activation that differ between the type of tasks. Comparing older adults to younger ones, we found that a muscle marker of energetic efficiency was reduced during whole-body movements but the results show no evidence that this marker was reduced during arm movements. Previous works have demonstrated that this marker allows quantifying the output of a sensorimotor control process that adapts human movements to gravity (Gaveau et al. 2021 ; Poirier et al. 2022 ; Poirier et al. 2023b). More precisely, this marker allows for quantifying how much one harvests gravity effects to save energy. Here, arm movement

results reveal that this energetic-efficiency process remains functional in older adults. During whole-body movements, however, the present results reveal that a criteria linked to energetic-efficiency was downregulated in older adults compared to younger adults. Overall, the present results suggest a compensation process that modulates planning strategies to maximize equilibrium in older adults.

Age-related compensatory processes in sensorimotor control. A number of studies have proposed that the differences observed between younger and older adults can be interpreted as compensations for age-related deteriorations. Of particular interest are studies from the last decade that have sought to investigate specific motor control processes rather than broad motor performance. For example, some of these studies indirectly suggested that older adults favor feedforward rather than feedback control (Moran et al. 2014; Wolpe et al. 2016) to compensate for the attenuation of sensory processing with increasing age (Moran et al. 2014; Parthasharathy et al. 2022; Saenen et al. 2023). Others indirectly suggested that older adults favor movement efficiency over precision (Healy et al. 2023; Poirier et al. 2020b) to compensate for their increased energetic cost (Didier et al. 1993; Hortobagyi et al. 2011; John et al. 2009). Yet, because the focus of these studies was not on compensatory processes, they did not include dedicated experimental conditions. The aim of the present study was to fill this gap.

Maintained efficiency of arm movements in older adults. The metabolic rate is known to influence resource use, body size, rate of senescence, and survival probability (Brown et al. 2004; DeLong et al. 2010; Strotz et al. 2018; Van Voorhies et Ward 1999). The nervous system has therefore developed the ability to design movement strategies that minimize our every-day efforts (Cheval et al. 2018; Gaveau et al. 2016; Huang et al. 2012; L. Morel et al. 2017; Selinger et al. 2015; Shadmehr et al. 2016). The present findings confirm the results of previous arm movement studies that proposed a theory according to which motor control takes advantage of gravity effects to save energy (Berret et al. 2008b; Crevecoeur et al. 2009; Gaveau et al. 2014; Gaveau et al. 2016; Gaveau et al. 2021; Gaveau et Papaxanthis 2011). Here, we focused on the muscle activation marker of gravity-related energetic-efficiency, i.e. the negativity of phasic EMG. Previous modeling and experimental work demonstrated that this phasic EMG negativity results from an optimal control process that plans efficient arm movements in the gravity field (Gaveau et al. 2021). As reported by Poirier et al. (2023b), we found similar phasic EMG negativity during arm movements in older and younger adults. Thus, arm movements equally optimized gravity effects in younger and older adults. These results align with those of studies that probed progressive motor adaptation to a new environment in older adults. Using locally induced force fields in a robotic environment, these studies revealed that older adults decreased their metabolic

costs similarly to younger adults while adapting to new environmental dynamics (Healy et al. 2023 ; Huang et Ahmed 2014a). Overall, results from arm movement studies advocate for the maintenance of the ability to optimally integrate environmental dynamics and plan arm movements that minimize muscle effort in older adults.

Whole-body movements also harvests gravity effects to save energy. Current results also extend the current knowledge on the planning of energetically efficient movements to more global movements, both in younger and older adults. They unravel that deactivating muscles, below the tonic level that would be necessary to compensate for external dynamics are not only relevant to control focal arm movement but also for whole-body movements. Using a combination of modeling and experimental work, previous studies demonstrated that healthy participants move their arms following trajectories and using muscular patterns that save energy in the gravity environment (Berret et al. 2008b ; Crevecoeur et al. 2009 ; Gaveau et al. 2014 ; Gaveau et al. 2016 ; Gaveau et al. 2021 ; Gaveau et Papaxanthis 2011). To isolate gravity effects, most studies focused on one-degree-of-freedom arm movements. Although those studies allowed us to clearly demonstrate how motor planning integrates gravity effects into motor planning, one-degree-of-freedom movements are hardly representative of the rich and complex human movement repertoire. The present study, using more ecological movements, basically extends the optimal integration of gravity effects theory to every-day movements.

Decreased efficiency of whole-body movements in older adults. Contrary to focal arm movements, we observed a strong age difference during global movements that engaged the entire body, here sit to stand / back to sit and whole-body reaching movements. Specifically, the negativity of phasic EMG was significantly reduced in older compared to younger adults. This suggests that whole-body movements are less energetically efficient in older adults than in younger ones, adding to the general result that global movements are more energy-demanding for older adults compared to younger adults (Didier et al. 1993 ; Hortobagyi et al. 2003 ; Hortobagyi et al. 2011 ; John et al. 2009). Previous kinematic studies suggested that older adults favor movement strategies that maximize balance maintenance rather than energy efficiency (Casteran et al. 2018 ; Paizis et al. 2008). However, age differences observed during whole-body movements may also be interpreted as an inability to save energy when coordinating complex movements (Goodpaster et al. 2006 ; Henry et Baudry 2019 ; Quinlan et al. 2018 ; Vernazza-Martin et al. 2008). Here, contrasting results from arm and whole-body movements in the same participants, we provide support for a compensation process that adapts movement strategy in older adults, rather than a deterioration of the ability to optimally coordinate whole-body movements. Since arm movements revealed that older participants maintained the ability to plan energetically efficient

movements, altered whole-body movement may be explained as an adaptation of movement strategy rather than a deteriorated motor planning. More, we found that decreased efficiency was associated to decreased center-of-mass displacement and speed, i.e. less instability. This further suggests that decreased efficiency in older adults is a compensation process that trades movement efficiency with equilibrium maintenance. This could be explained as an optimal motor planning process that minimizes a composite cost function; i.e., energy and instability. It has been proposed that the central nervous system combines different costs – related to energy, precision, or duration for example – when planning a movement (Berret et al. 2011; Gielen 2009; Healy et al. 2023; Liu et Todorov 2007; Mombaur et al. 2010; Poirier et al. 2023b; Tanis et al. 2023; Vu et al. 2016). In older adults, this combination would increase the relative weighting of the instability (equilibrium) cost and decrease the relative weighting of the energetic cost. Future work may use this framework to probe age-related motor adaptation.

Effect of target distance. During the whole-body reaching task, reusing the protocol (Casteran et al. 2018), we varied the antero-posterior distance of the target to be reached. Casteran et al. (2018) found larger differences between younger and older participants when the target was further. Consequently, we hypothesized that the further away the target, the greater the age differences in the negativity epochs of phasic EMGs. The present results do not validate this hypothesis (see Supplementary Table 3.21).

Age-related compensation in the brain. In the sensorimotor field, following the consensus that aging is associated with increased activation and increased spatial recruitment, numerous studies have attempted to establish a correlation between brain activation and behavioral performance in older adults (for reviews, see Fetzrow et al. 2021b; Poirier et al. 2021; Seidler et al. 2010; Ward 2006). This literature has not reached a consensus on the neural changes underlying compensatory mechanisms in the aging brain. Several studies reported a positive correlation (Cassady et al. 2020a; D. J. Clark et al. 2014; Harada et al. 2009; Heuninckx et al. 2008; Holtzer et al. 2015; Jor'dan et al. 2017; Larivière et al. 2019; Mattay et al. 2002; Spedden et al. 2019), and as many reported no correlation or even a negative correlation (Bernard et Seidler 2012; Cassady et al. 2019; Cassady et al. 2020b; Fernandez et al. 2019; Hawkins et al. 2018; Holtzer et al. 2016; Loibl et al. 2011; Riecker et al. 2006; Ward et al. 2008). Building on the theoretical work of Krakauer et al. (2017), we recently proposed that an important reason for this lack of consensus may be that previous studies, while focusing on brain activations, used crude behavioral paradigms that likely mixed deteriorated and compensatory processes (Poirier et al. 2021). Using behavioral paradigms that focus on specific motor control processes, as performed here, could help differentiating compensatory mechanisms from deteriorative ones.

Role of physical and cognitive fitness in age-related compensation. Physical and cognitive fitness may influence how much older adults favor stability over energetic efficiency. It is well-known that physical and cognitive fitness significantly impact functional mobility in older adults (Marusic et al. 2018; Wickramarachchi et al. 2023; Zhao et al. 2014). One could speculate that physical and cognitive fitness is inversely related to the level of physical and cognitive deterioration. For example, muscle force and sensory integration are crucial for controlling balance. The more deteriorated they are, the more the need for compensatory process to adapt movement control to the participant capacities. Future research should account for variations in physical and cognitive fitness to better understand their role in the development of compensatory mechanisms.

Simple mono-articular vs complex multi-articular arm movements. Another aspect that needs to be highlighted here is the choice of the arm task, which is not representative of all existing tasks for studying upper limb motor skills. Using this very same task, the results from two previous studies also support the preservation of arm movement efficiency in older adults (Poirier et al. 2020b; Poirier et al. 2023b). One may wonder whether the present conclusions would hold for more complex arm movements. Using multi-degree of freedom arm movements to study motor adaptation to an externally imposed force-field, other studies also reported results showing that, alike younger adults, older adults maintain the ability to produce movements that are energetically efficient (Healy et al. 2023; Summerside et al. 2024). The present mono-articular results therefore likely generalize to other types of arm movements. In young adults, the efficient integration of gravity effects to save energy has been demonstrated with varied arm movements, such as single or multi-degree of freedom pointing movements, drawing movements, reach to grasp movements, or arm movements that transport a hand-grasped object (Berret et al. 2008a; Crevecoeur et al. 2009; Gaveau et Papaxanthis 2011; Gaveau et al. 2011; Le Seac'h et McIntyre 2007; Papaxanthis et al. 1998; Papaxanthis et al. 2005; Yamamoto et Koshiro 2014). Future work may test whether the present conclusions extend to more complex and functional arm movements.

In conclusion, probing a specific motor control process, the present study provides a set of behavioral results that support the interpretation of a compensatory process that counterbalances other deteriorated processes in older adults. Probing age effects on specific sensorimotor control processes may help disentangle compensation from deterioration processes that occur through healthy aging (Poirier et al. 2021). We believe that understanding compensation at a behavioral level is an important step toward pinpointing its neural underpinning (Krakauer et al. 2017) and, later, preventing unhealthy aging (Baltes et Baltes 1990; P. Martin et al. 2015; Zhang et Radhakrishnan 2018).

Supplementary files

FIGURE 3.19 – Some of the EMG recordings exhibited aberrant values. This table reports the quality of EMG recordings for the main antigavity muscles in each participant (numbered on the left), and each task, i.e. DA (Deltoid Anterior head) during focal arm movements, and VL (Vastus Lateralis) and ESL1 muscles (Erector Spinae at Lumbar 1 level) during global whole-body movements. “X” : all trials were correct. “Fast” : some of the fast trials, maximum 4/12, have been excluded. “Slow” : some of the slow trials, maximum 2/6, have been excluded. “NO” : too many trials exhibited aberrant values and, therefore, the muscle was not used for the analyses presented in this manuscript. STS/BTS : Seat-to-stand/Back-to-seat. WBR D1 : Whole body reaching near target. WBR D2 : whole body reaching far target.

Subjects	ARM		STS/BTS			WBR D1				WBR D2				
	DA		VL	ESL1		VL		ESL1		VL		ESL1		
	Right	Right	Left	Right	Left	Right	Left	Right	Left	Right	Left	Right	Left	
Young	1	X	X	X	X	NO	X	X	X	NO	X	X	X	NO
	2	X	X	X	X	X	X	X	X	Slow	X	X	X	X
	3	X	X	X	X	NO	X	X	X	NO	X	X	X	NO
	4	X	X	X	X	NO	X	X	X	NO	X	X	X	NO
	5	X	X	X	X	NO	X	X	X	NO	X	X	X	NO
	6	X	X	NO	NO	NO	X	X	X	NO	X	X	X	NO
	7	X	X	X	X	NO	X	X	X	NO	X	Slow	Slow	NO
	8	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	9	X	X	X	X	X	X	Slow	X	Slow	X	X	X	X
	10	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	11	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	12	X	X	X	X	X	X	X	X	Slow	Slow	X	X	X
	13	X	X	NO	X	X	Fast	NO	X	X	X	X	X	X
	14	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	15	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	16	X	X	X	X	Slow	X	X	X	X	X	X	X	X
	17	X	X	X	X	X	X	X	NO	NO	X	X	X	X
	18	X	X	X	X	X	X	X	Slow	Slow	X	X	Slow	Slow
	19	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	20	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Old	1	X	X	X	X	Fast	X	X	X	X	X	Fast	X	X
	2	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	3	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	4	X	X	X	X	X	X	X	X	NO	X	Slow	Slow	NO
	5	X	X	X	X	X	NO	Slow	Slow	Slow	NO	X	X	X
	6	X	X	X	X	X	Slow	X	NO	NO	X	X	NO	NO
	7	X	X	X	X	X	X	X	Slow	X	X	X	X	X
	8	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	9	X	X	NO	X	X	Fast	NO	X	X	Fast	NO	X	X
	10	X	X	X	X	X	X	NO	X	X	X	NO	X	X
	11	X	NO	NO	X	X	NO	NO	X	X	NO	NO	X	X
	12	X	Slow	X	NO	X	X	X	NO	X	X	X	NO	X
	13	X	X	X	X	X	X	X	X	X	Fast	NO	X	X
	14	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	15	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	16	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	17	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	18	X	X	X	Slow	X	X	NO	X	X	X	X	NO	NO
	19	X	X	X	X	X	X	X	X	X	Fast	Fast	Fast	Fast
	20	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	21	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	22	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	23	X	X	X	X	X	Slow	Slow	Slow	Slow	X	X	X	X
	24	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X

FIGURE 3.20 – Mean movement durations \pm (SD) are presented for each task, movement direction, movement speed and age-group. STS/BTS = Sit To Stand / Back To Sit; WBR D1 = Whole-Body Reaching near target; WBR D2 = Whole-Body reaching far target.

Task	Direction	Group	Mean (s) \pm SD (s)
ARM	Tonic	Upward	OLD 6,104 \pm 2,8
		YOUNG	3,907 \pm 1,4
	Downward	OLD	6,395 \pm 3,6
		YOUNG	3,544 \pm 1,6
	Fast	Upward	OLD 0,221 \pm 0,08
		YOUNG	0,210 \pm 0,08
Downward	OLD	0,249 \pm 0,10	
	YOUNG	0,213 \pm 0,08	
STS/BTS	Tonic	Upward	OLD 2,144 \pm 0,7
		YOUNG	1,698 \pm 0,5
	Downward	OLD	2,858 \pm 1,0
		YOUNG	2,141 \pm 0,6
	Fast	Upward	OLD 0,357 \pm 0,09
		YOUNG	0,267 \pm 0,05
Downward	OLD	0,396 \pm 0,11	
	YOUNG	0,279 \pm 0,04	
WBR D1	Tonic	Upward	OLD 4,009 \pm 1,2
		YOUNG	3,106 \pm 1,0
	Downward	OLD	3,375 \pm 0,9
		YOUNG	2,739 \pm 0,7
	Fast	Upward	OLD 0,521 \pm 0,11
		YOUNG	0,419 \pm 0,05
Downward	OLD	0,458 \pm 0,07	
	YOUNG	0,389 \pm 0,05	
WBR D2	Tonic	Upward	OLD 4,083 \pm 1,3
		YOUNG	3,276 \pm 0,9
	Downward	OLD	3,594 \pm 1,2
		YOUNG	2,747 \pm 0,8
	Fast	Upward	OLD 0,529 \pm 0,10
		YOUNG	0,445 \pm 0,06
Downward	OLD	0,525 \pm 0,09	
	YOUNG	0,442 \pm 0,05	

FIGURE 3.21 – Details of the statistical analyses presented in the manuscript for **A.** the movement duration, **B.** the negativity index for whole-body tasks, **C.** the negativity index for the comparison arm and whole-body tasks, **D.** the negativity duration for whole-body tasks, **E.** the negativity amplitude for whole-body tasks, and **F.** the negativity frequency for whole-body tasks. Are gathered in the table the F, the p-value and the effect size (partial η^2).

	Effects	F	p-value	Effect size (partial η^2)
A. Movement duration	Type of Tasks effect	433	9,38E-24	0,911
	Age effect	14,5	4,58E-04	0,256
ANCOVA Age x Type of Tasks	Age x Type of Tasks effect	20,0	5,72E-05	0,322
B. Negativity Index	Type of Tasks effect	0,53	4,70E-01	0,013
	Age effect	0,54	4,68E-01	0,013
ANCOVA Age x Whole-body tasks	Age x Type of Tasks effect	5,48	2,44E-02	0,120
C. Negativity Index	Whole-body Tasks effect	0,78	9,30E-01	0,002
	Age effect	4,50	4,00E-02	0,103
ANCOVA Age x Type of Tasks	Age x Whole-body Tasks effect	0,77	4,67E-01	0,019
D. Negativity Duration	Whole-body Tasks effect	0,32	7,20E-01	0,009
	Age effect	21,5	4,54E-05	0,374
ANCOVA Age x Whole-body tasks	Age x Distance effect	2,49	8,99E-02	0,065
E. Negativity Amplitude	Whole-body Tasks effect	0,63	5,37E-01	0,017
	Age effect	1,16	2,80E-01	0,031
ANCOVA Age x Whole-body tasks	Age x Distance effect	0,72	4,89E-01	0,020
F. Negativity Frequency	Whole-body Tasks effect	0,39	6,75E-01	0,011
	Age effect	3,62	6,50E-02	0,091
ANCOVA Age x Whole-body tasks	Age x Distance effect	0,358	7,01E-01	0,010

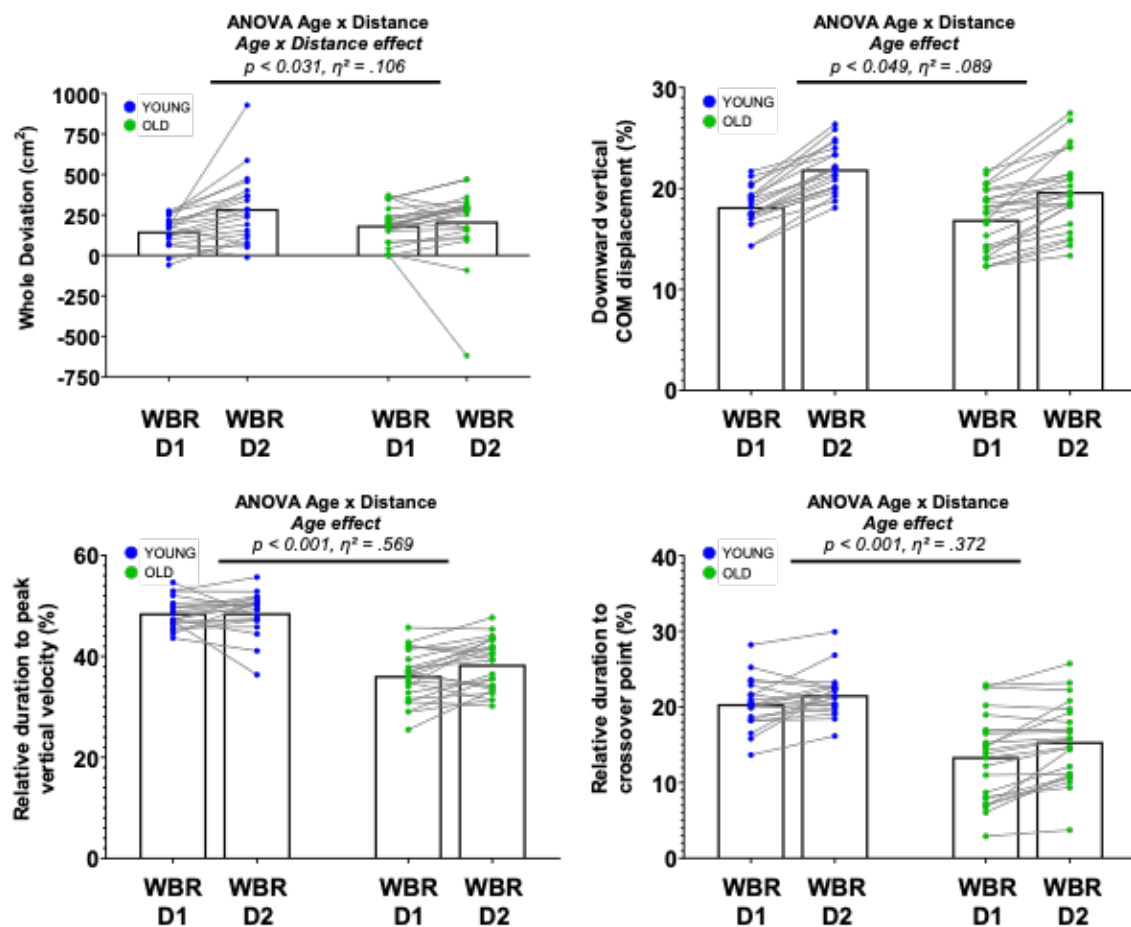


FIGURE 3.22 – Reproduction of the analyses of Paizis et al. (2008) (panels A and B) and Casteran et al. (2018) (panels C and D). Both studies showed age-related differences in motor skills during balance tasks (downward whole-body reaching tasks).

Paizis et al. (2008). We computed the two main criteria used by Paizis et al. (2008) : the whole deviation and the downward vertical center of mass (CoM) displacement. The whole deviation was computed using a trapezoidal numerical integration from Matlab [Mat, 2021] to obtain the area between the actual trajectory from the wrist and the straight path between movement start and end. The downward vertical displacement was computed on the CoM using the mathematical seven-segment model of the body detailed in the manuscript between movement start and end and was normalized by the height of the participant. Paizis et al. (2008) only tested one distance. We observe an interaction Age x Distance effect where Paizis et al. (2008), with only one distance, only observe an Age effect. We observe the same Age effect as they did for the vertical CoM displacement, with the younger participants having more displacement than the older ones. The results we found are in direct agreement with those obtained by the authors.

Casteran et al. (2018). We computed the two main criteria used by Casteran et al. (2018): the relative duration to peak vertical velocity of the CoM and the relative duration to crossover point. The relative duration to peak vertical velocity of the CoM was obtained using the mathematical seven-segment model of the body detailed in the manuscript between movement start and end. The crossover point between the anteroposterior and vertical velocities was obtained by decomposing the CoM velocity profile into its Antero-Posterior (ΔAP trajectory) and Vertical (ΔV) components. The point of interest is the moment when the vertical component surpasses the antero-posterior one. Casteran et al. (2018) tested the same two distances. We observe an Age effect for the relative time to peak vertical velocity, as by Casteran et al. (2018) did, suggesting a vertical peak velocity occurring earlier for older participants. We found an Age effect for the crossover point between vertical and antero-posterior components of the CoM velocity, while Casteran et al. (2018) suggested that – but did not directly test – there may exist an interaction effect Age x Distances. The present results do not validate the supposed interaction effect. Distance does not seem to more strongly affect the movements of older adults compared to younger adults.

3.3 Etude 3 - Augmentation plus forte de l'effort en cas de contrainte d'équilibre chez les adultes plus âgés que chez les plus jeunes

ARTICLE À SOUMETTRE EN COMBINAISON AVEC L'ÉTUDE 3.2.

STRONGER INCREASE OF EFFORT WITH BALANCE CONSTRAINT IN OLDER COMPARED TO YOUNGER ADULTS

Robin Mathieu¹, Denis Barbusse¹, France Mourey¹, Jérémie Gaveau¹

1 : Inserm UMR 1093-CAPS, Université de Bourgogne, UFR des Sciences du Sport, F-21000, Dijon. Institut National de la Santé et de la Recherche Médicale : UMR 1093, Université de Bourgogne, France.

Objectif principal par rapport à la thèse

Cette expérimentation est couplée avec l'étude 3.2, et est centrale dans le cadre de cette thèse. En effet, elle teste le processus de compensation qui adapte le mouvement aux contraintes de l'environnement. L'étude 3.2 nous a permis de montrer une utilisation moins importante des effets de la gravité chez les personnes âgées lors de tâches de tout le corps. Nous avons pu tirer cette conclusion grâce à des données électromyographiques. Nous avons interprété cette différence comme un changement de stratégie, les personnes plus âgées tendant vers une stratégie de maximisation de l'équilibre comparées aux jeunes qui minimiseraient leurs efforts. Nous souhaitons dans cette étude vérifier la composante effort liée à cette conclusion. **Est-il effectivement possible d'observer une différence d'effort liée à l'âge en lien avec une contrainte d'équilibre ?**

Résumé en français

Ce travail explore la façon dont le vieillissement affecte la consommation d'énergie lors de tâches impliquant l'équilibre. Cette étude compare les jeunes adultes et les personnes âgées dans des tâches de marche et d'atteinte d'un objet (*whole-body reaching*) pour examiner si les changements liés à l'âge reflètent une détérioration ou une compensation. Des

mesures de perception de l'effort ainsi que de la consommation d'énergie ont été utilisées. Les résultats montrent que, pendant la marche, les adultes plus âgés augmentent davantage leur consommation d'énergie et leur perception de l'effort lorsque les tâches deviennent plus exigeantes sur le plan de l'équilibre. Ce changement est interprété non pas comme une dégradation, mais comme un processus compensatoire où les personnes âgées privilégient la stabilité au détriment de l'efficacité énergétique. Cette stratégie semble liée à un besoin accru de prévenir les chutes.

Introduction

In our previous study (study 3.2), we observed that as the population ages, understanding how older adults adapt to physical decline becomes crucial for developing strategies to prevent frailty and dependence. Health is not only the absence of disease; it also includes the ability to adapt to changes, particularly in the musculoskeletal, nervous, and sensory systems. Drawing directly on the results of the 3.2 study, this work seeks to determine whether age-related changes in movement represent deterioration or compensation. Previous researches indicate that older adults often adopt less energy-efficient but more stable movement strategies, especially in tasks requiring balance, such as walking and whole-body reaching. While younger adults typically prioritize energy efficiency, older adults focus on maintaining balance, which may lead to increased energy consumption and perceived effort. This study aims to explore the relationship between energy consumption, balance constraints, and aging. We hypothesize that older adults will compensate for balance challenges by employing strategies that prioritize stability over energy efficiency. To test this, we measured energy consumption, kinematics, and effort perception in both young and older adults during walking and whole-body reaching tasks under varying balance constraints.

Material & Methods

Participants

Because we had no prior data to calculate the ideal sample size, we included as many participants as possible over a fixed recruitment period. Twenty younger adults (22.9 ± 2.8 y.o.) and twenty older adults (70.6 ± 4.6 y.o.) were included. All participants gave their oral informed consent. Participants had normal or corrected-to-normal vision and did not present any neurological or muscular disorders. The study was carried out following legal requirements and international norms (Declaration of Helsinki, 1964) and approved by the French National Ethics Committee (2019-A01558-49).

Experimental Protocole

The goal of the experiment was to quantify energy consumption during balance-related tasks. The tasks were performed using a block design, as it was done in study 3.1. The aim was to reach a stabilized state of energy consumption (see Figure 3.23).



FIGURE 3.23 – **Example of a possible organization of the experience.** Typical timeline of the experiment with two blocks of walking at 2.5 km/h (W1 : normal walking, W2 : walking on a line), three blocks of whole-body reaching (R1, R2, and R3 corresponding respectively to 15, 22.5, and 30% of the participant’s height), and two blocks of walking at 4km/h (FW1, FW2, shaded blocks, only for young participants). Each block lasted 3mins and blocks were interspersed with a 4.5min rest period during which the participants sat still. 6min rest breaks were also included to remove the mask and free participants to drink and stretch their legs.

Walking task Participants were asked to walk on a treadmill (TecMachine ®) under two conditions : walking as usual and walking along an imaginary line (see Figures 3.24 A and B). Older participants completed two 3-minute walking blocks at 2.5 km/h. Younger participants also completed two walking blocks at 2.5 km/h, as well as two additional blocks at 4 km/h (see gray shaded block in Figure 3.23). The blocks were separated by 4-minute 30-second rest periods, during which participants rested in a chair. The order of the equilibrium conditions was randomized. Before the experiment began, participants were given a 5-minute period to familiarize themselves with walking on the treadmill.

WBR task This task was inspired by the studies of Mathieu et al. (2024), Casteran et al. (2018) et Paizis et al. (2008). We introduced a third distance (22.5%, an intermediate between the two distances used by Mathieu et al. (2024) et Casteran et al. (2018), positioning targets at three different distances in front of the participants. These distances were measured from the participants’ big toe and corresponded to 15% (D1), 22.5% (D2), or 30% (D3) of their heights along the antero-posterior axis (see Figure 3.24). In contrast to the studies that inspired this work, in which participants performed 10 or 12 movements per condition, we required participants to perform the movements in a repeated, cyclic manner for 3-minute blocks, with 4-minute 30-second breaks in between. During each block, participants initiated a gesture every 2 seconds in response to both auditory and visual stimuli projected in front of them. Each block consisted of 45 downward and 45 upward movements. During rest periods, participants sat comfortably in a chair and were asked to remain still. Before the experiment began, participants were given the opportunity to practice the movements to become accustomed to the rhythm.

Trial organization The organization of the blocks was similar for all tasks. It was carried out as follows : i) the experimenter indicated to get in place 30s prior to the beginning of the block (to get on the treadmill or to get behind the line for the reaching). ii) Walking : the experimenter gradually increases the speed of the treadmill to reach the target speed. Reaching : the experimenter reminds the participant of the instructions for starting the block. iii) a PowerPoint projected on a screen provided instructions throughout the 3 min block.

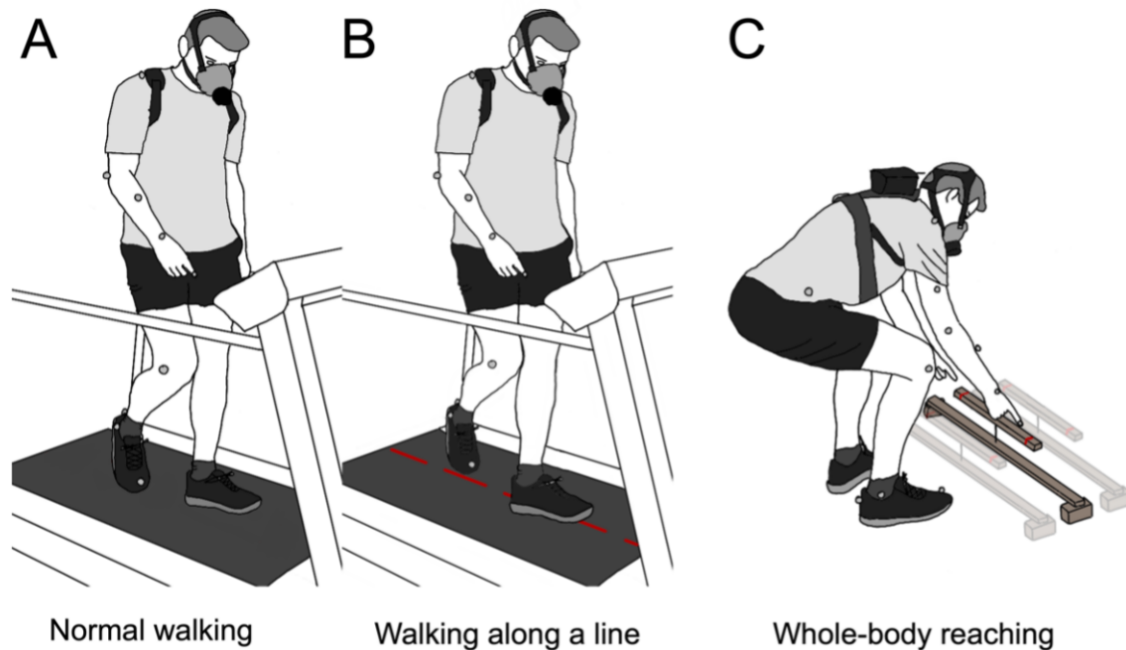


FIGURE 3.24 – **Illustration of the tasks.** **A.** Walking normally on a treadmill. **B.** Walking following an imaginary line on a treadmill. **C.** Whole-body reaching towards near the ground targets (three distances : R1, R2, and R3 corresponding respectively to 15, 22,5, and 30% of the participant's height).

Data Collection

Kinematics We used a custom model (Vicon, Oxford Metrics, UK). 14 reflective markers were placed on the participant's shoulder (acromion), arm (upper lateral 1/3, marker for model creation), elbow (lateral epicondyle), wrist (intern cubitus styloid process), finger (index finger nail), pelvis (anterior superior iliac spine and second sacrum vertebra), knee (lateral side of the flexion-extension axis), and feet (second metatarsal head, heel, and the shoe strap, marker for model creation). We recorded the position of all markers with an optoelectronic motion capture system (Vicon system, Oxford Metrics, UK ; 18 cameras) at a sampling frequency of 200 Hz. The spatial variable error of the system was less than 0.5mm.

Exhaled gas Energy consumption was assessed with a Cosmed K5 portable metabolic system employing breath-by-breath mode (BxB), held on the back of participants. Prior to each data collection, the metabolic system underwent calibration using certified gas mixtures and a 3L calibration syringe across various flow rates. All data were subsequently adjusted for standard temperature, humidity, and pressure by the metabolic system.

Effort perception We measured perception of effort, defined by Marcora (2010) as “the conscious sensation of how hard, heavy, and strenuous a physical task is.” We used the 6–20 RPE scale proposed by Borg (1998) with standardized oral instructions given to each participant. The perception of effort was measured right after each block and was requested for the entire block that had been completed.

Data Analysis

We processed data using custom programs written in Matlab (Inc. 2022). Data processing was similar to studies 3.2 and 3.1.

Kinematics analysis We first filtered position using a third-order low-pass Butterworth filter (5 Hz cut-off, zerophase distortion, “butter” and “filtfilt” functions). Walking task. We computed three criteria : i) the distance between feet, ii) the step rate, and iii) the step length and its variability. To compute the distance between feet during the tasks, we calculated the difference along the medio-lateral axis between the average position of the left foot and that of the right foot. We performed peak detection of the right foot position to determine the number of steps, which we then divided by the time spent between the first and last peaks. Finally, we computed the step length by detecting peaks on the right foot position along the antero-posterior axis, and we calculated the prominence of these peaks. Whole-body reaching task. We first detected peak velocity of the shoulder. Then, we used a 10% threshold to find the start and the end of the movement (as performed in Study 3.1). We finally computed movement duration.

Energy consumption analysis We used VO_2 and VCO_2 measurements and applied the Brockway equation (Brockway 1987) to calculate metabolic power in watts. Additionally, we normalized this value by dividing it by body mass to express metabolic power in W/kg. Then, we computed the energy consumption rate by averaging the last minute of the block. We used the average of the baseline between -1min and -30sec before each block to subtract the steady state consumption.

Univariate Statistics

We performed repeated measure analyses of variance (ANOVA) using JASP software. We performed split analyses for the two types of task. For the walking task, we used a mixed ANOVA with a between factor Age (two levels : Young/Older) and a within factor Task-type (two levels : moderate and high equilibrium constraint) to test whether age effects on movement control depended on equilibrium constraint level or not. For the whole-body reaching task, we used a similar model : a mixed ANOVA with a between factor Age (two levels : Young/Older) and a within factor Task-type (three levels : moderate, high, and very high equilibrium constraint).

Results

Before looking specifically at energy consumption, we checked that the tasks were not performed differently depending on the group of participants. Walking task. As expected, a difference in foot spacing was observed at 2.5km/h between equilibrium conditions but not between groups (see Figure 3.25 A). A repeated measures ANOVA revealed that this condition-difference was significant ($F_{(1,37)}=174.6$, $P=1.39E-15$, $\eta^2=0.825$). The group ($F_{(1,37)}=2.83$, $P=1.00E-01$, $\eta^2=0.071$) and interaction effects ($F_{(1,37)}=0.18$, $P=6.76E-01$, $\eta^2=0.005$), on the other hand, were not significant. Similar results were found comparing young participants walking at 4km/h with older adults still at 2,5km/h. We observed a significant difference in conditions ($F_{(1,37)}=172.67$, $P=1.65E-15$, $\eta^2=0.823$) and no groups ($F_{(1,37)}=2.83$, $P=6.65E-02$, $\eta^2=0.088$) or interaction effects ($F_{(1,37)}=1.13$, $P=2.94E-01$, $\eta^2=0.029$). Whole-body reaching task. We observed a difference in movement duration depending on conditions but not on age (see Figure 3.25 B). A repeated measures ANOVA revealed that this condition-difference was significant ($F_{(1,37)}=7.47$, $P=1.11E-03$, $\eta^2=0.168$). The group ($F_{(1,37)}=2.64$, $P=1.13E-01$, $\eta^2=0.067$) and interaction effects ($F_{(1,37)}=1.56$, $P=2.17E-01$, $\eta^2=0.040$), on the other hand, were not significant.

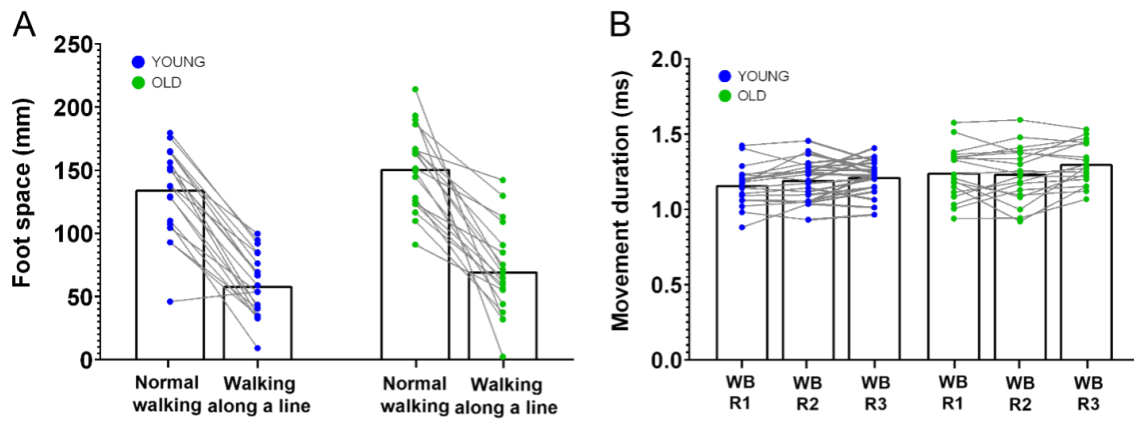


FIGURE 3.25 – **Kinematic controls.** **A.** Foot spacing across conditions of walking for the two groups. **B.** Movement duration across conditions of whole-body reaching tasks for the two groups. The blue points correspond to the younger participants, and the green points correspond to the older participants. Each point corresponds to the mean value of one participant.

Main analysis The aim of this experiment was to test the potential link between energy consumption and balance constraints, in relation to aging.

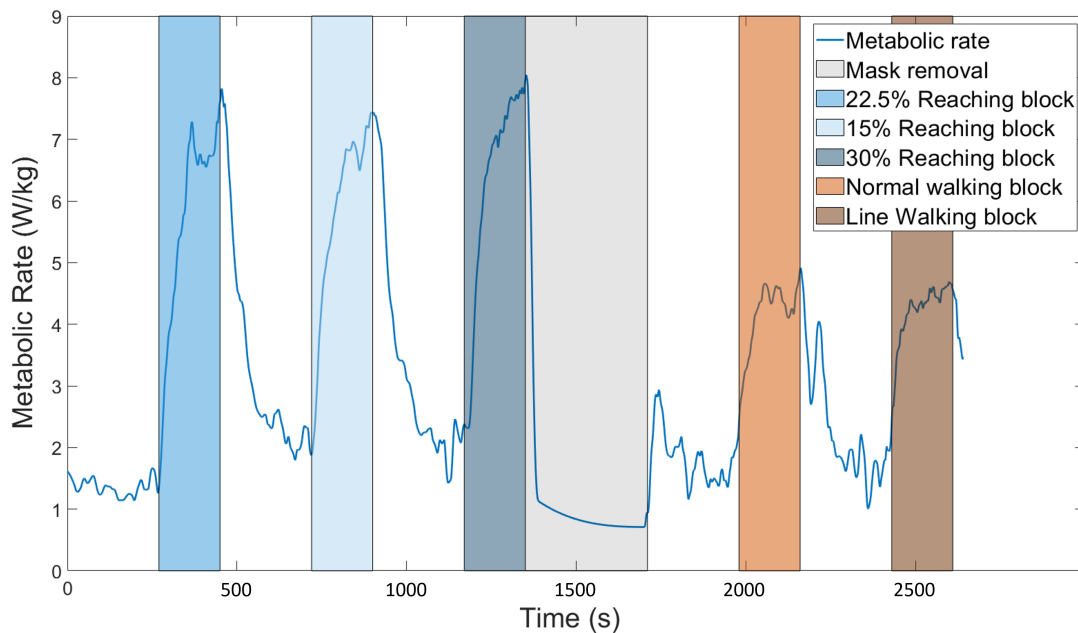


FIGURE 3.26 – Metabolic Power of a typical participant throughout the experiment.

Figure 3.26 shows the typical evolution of energy consumption throughout the experiment.

riment. Walking task. Figure 3.27 depicts energy consumption and effort perception results for the two walking blocks. We performed an ANOVA analysis (Age \times Equilibrium Conditions) to compare groups walking at the same speed (2.5km/h). We found an Age \times Conditions interaction effect for both effort perception ($F_{(1,38)}=5.82$, $P=2.08E-02$, $\eta^2=0.133$) and net metabolic power ($F_{(1,38)}=14.1$, $P=5.86E-04$, $\eta^2=0.270$). The equilibrium condition effect was greater in older adults than in younger adults. We also found a significant equilibrium condition effect and a significant group effect; indeed, we noted that at the same speed, older people consumed more energy than younger people (see Supplemental 3.4 for detailed results). We reproduced this analysis by integrating data from young participants walking at a higher speed (4km/h). We wanted to match the effort perception of the two groups to test the effect of balance on the same effort perception level. We found the same trend but not the same level of significance (effort perception : $F_{(1,38)}=3.07$, $P=8.77E-02$, $\eta^2=0.074$ and net metabolic power : $F_{(1,38)}=2.74$, $P=1.06E-01$, $\eta^2=0.067$, see Supplemental 3.4 for detailed results).

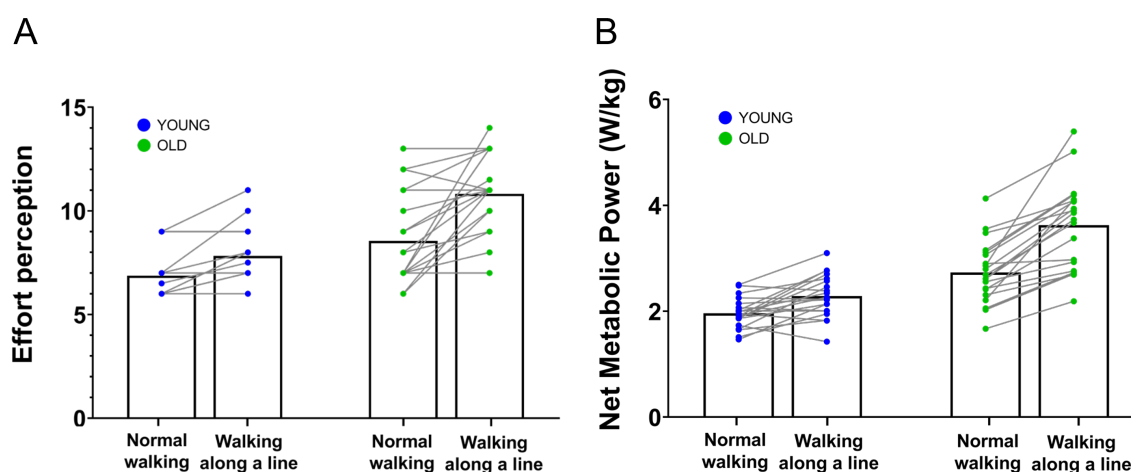


FIGURE 3.27 – **WALKING : Effort Percpetion & Net Metabolic Power.** Quantification of effort perception (panel A) and Net Metabolic Power (panel B) for both groups during the walking task. The blue points correspond to the younger participants, and the green points correspond to the older participants. Each point of the panel B corresponds to the mean value of the Net Metabolic Power during the last minute of each block from which we have subtracted the baseline value calculated between -1min and -30s.

Whole-body reaching task. The figure 3.28 shows the results in energy consumption for the various whole-body reaching blocks. The ANOVA (Age \times Equilibrium Conditions) only revealed a equilibrium condition effect ($F_{(1,76)}=28.1$, $P=7.23E-10$, $\eta^2=0.425$) but no group effect ($F_{(1,38)}=28.1$, $P=1.63E-01$, $\eta^2=0.051$) or interaction Age \times Equilibrium Conditions ($F_{(1,38)}=0.23$, $P=7.92E-01$, $\eta^2=0.006$).

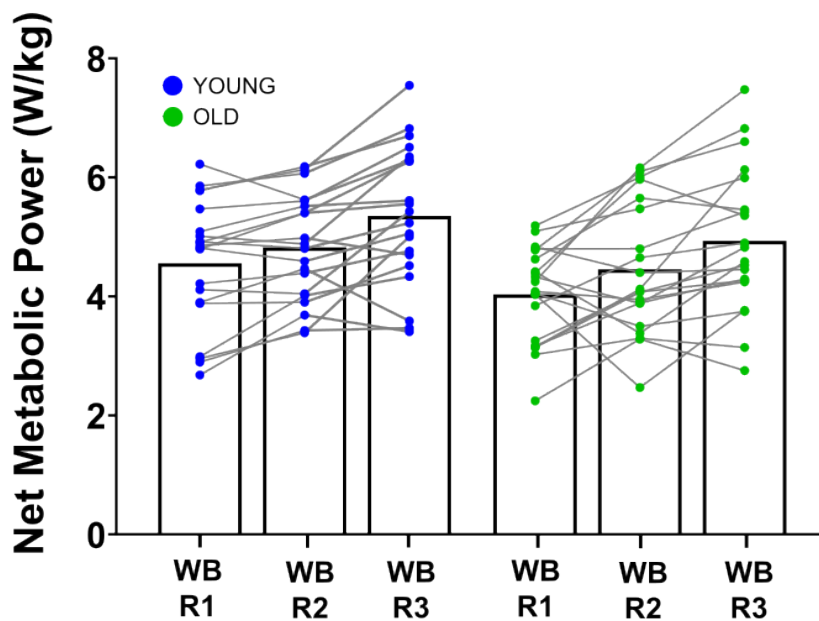


FIGURE 3.28 – **WHOLE-BODY REACHING : Net Metabolic Power** for both groups across conditions (R1, R2 and R3 corresponding respectively to 15, 22,5 and 30% of the participant's height) of the whole-body-reaching task. The blue points correspond to the younger participants, and the green points correspond to the older participants. Each point corresponds to the mean value of the Net Metabolic Power during the last minute of each block from which we have subtracted the baseline value calculated between -1min and -30s.

Exploratory analysis We tested the links between the increase in energy consumption, between high and low levels of equilibrium constraint, and kinematic criteria linked to equilibrium during the walking task : the step variability and the step rate. We wanted to know whether the increase in energetic cost between conditions was linked to an evolution in kinematics or not. Figure 3.29 represents the relationships between the difference of the net metabolic power (between equilibrium conditions : high demanding equilibrium condition minus light equilibrium condition) and the difference of the kinematic criteria also between equilibrium conditions. We did not find any link for young participants (step length and energy : Pearson correlation, $P=5.95E-01$, Pearson's $r=0.126$; step rate and energy : Pearson correlation, $P=3.65E-01$, Pearson's $r=-0.214$). On the other hand, we found significant correlations in older adults (step length and energy : Pearson correlation, $P=2.16E-02$, Pearson's $r=0.537$; step rate and energy : Pearson correlation, $P=1.15E-02$, Pearson's $r=0.581$). Surprisingly, in older adults, we have on one hand an increase in step length linked to an increase in energy consumption, and on the other, an increase in variability with an increase in energy consumption.

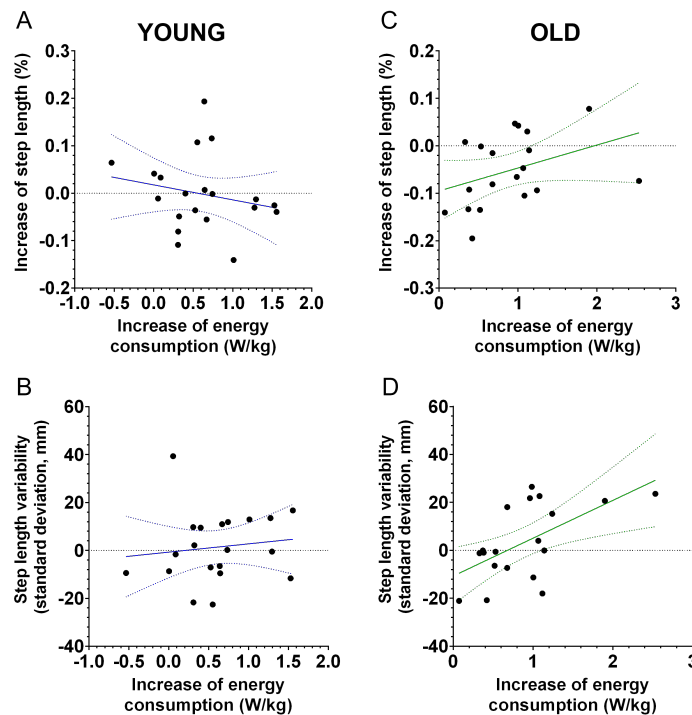


FIGURE 3.29 – **Linear correlation between energy consumption and equilibrium.** Linear correlation between energy consumption and step variability for young (panel A) and older participants (panel C) and between energy consumption and step rate for young (panel B) and older participants (panel D).

Discussion

This study investigates how aging affects energy consumption during equilibrium related tasks. It was hypothesized that older adults compensate for balance challenges by adopting strategies that prioritize stability over energy efficiency. The experiment involved younger and older adults performing walking and whole-body reaching tasks under varying balance constraints. The results showed that older adults consumed more energy and perceived greater effort as the equilibrium constraint increased during the walking task but not during the whole-body reaching task.

Age-Related Changes in Effort and Energy Consumption. During the walking task, we observed a more pronounced increase in both perceived effort and energy expenditure (via exhaled gas analysis) in older adults compared to younger adults as balance challenges intensified. Previous kinematic studies have suggested that older adults prioritize movement strategies that enhance balance over those that optimize energy efficiency (Casteran et al. 2018; Paizis et al. 2008). However, the differences seen in whole-body move-

ments between age groups may also indicate an age-related difficulty in conserving energy during complex movements (Goodpaster et al. 2006; Henry et Baudry 2019; Quinlan et al. 2018; Vernazza-Martin et al. 2008). Our findings suggest that increased energy expenditure is associated with higher balance demands, implying a compensatory mechanism that adjusts movement strategies in response to these constraints. Mathieu et al. (2024) reached a similar conclusion by comparing older and younger groups performing arm movements and balance-related tasks. They observed an age-related change in movement optimization that was task-specific, as it did not impact arm movements. This supports the hypothesis that healthy older adults maintain the ability to plan energetically efficient movements. They also found that decreased efficiency in whole-body movements was correlated with kinematic measures of balance control. Our study confirms the strategy shift that occurs with age, reducing the emphasis on effort minimization in favor of balance maximization. Interestingly, recent researches have reported that the increased energy cost of walking in older participants is primarily linked to neuromuscular mechanisms and changes in connective tissue (Boyer et al. 2023). Here, we demonstrate that there is also a “strategic” component, potentially aimed at minimizing the risk of falling, even if it means consuming more energy.

Kinematics and Energy Consumption. We investigated the potential links between the increase in energy consumption and kinematic criteria (step variability and step length). We hypothesized that older adults using a balance strategy would consume more energy but have kinematics similar to younger participants. This was observed with step length but not with step variability. The difference in step length appeared to be positively correlated with the difference in energy consumption, while the difference in step variability was negatively correlated with the difference in energy consumption. Although these results are not necessarily intuitive, it aligns with the conclusions of Malatesta et al. (2003), who also found no link between kinematic parameters and energy consumption.

Walking Speed as a Factor. Walking speed is an important parameter in this experiment. We selected a relatively low speed (2.5 km/h) to ensure that all older participants could complete the task. However, previous literature has reported that older individuals have a greater perception of effort and higher energy costs than younger individuals performing the same tasks (Didier et al. 1993; Hortobagyi et al. 2003; Hortobagyi et al. 2011; John et al. 2009). Therefore, we asked younger participants to also perform the walking task at a higher speed (4 km/h, after preliminary tests, to match the effort perception). In addition to the interaction effect showing that older people perceive more effort than younger people when balance constraints increase at the same speed, the results also show an age-related effect. This confirms that older people perceive more effort for the same task. However, comparing at the same speed is still relevant, as older participants face the same everyday

challenges as the young ones. For example, the time allowed to cross a crosswalk does not depend on the age of the person crossing (Asher et al. 2012). Future studies might consider testing participants at their spontaneous walking speed, as this differs with age (Malatesta et al. 2003; Himann et al. 1988).

Effect of Target Distance. A portion of this study was designed following the work of Casteran et al. (2018), who used target distances in the whole-body reaching task to vary the equilibrium constraint. The authors found larger differences between younger and older participants when the target was further away. Moreover, Casteran et al. (2018) demonstrated that older adults make temporal adjustments during tasks requiring forward leaning to reach a target, prioritizing balance maintenance over speed or efficiency. Consequently, we hypothesized that the further away the target, the greater the age differences in energy consumption. However, the present study shows no age-related distance effects. A prior study focused on electromyographic patterns (study 3.2, Mathieu et al. 2024) also did not report a distance effect. This raises questions about the conclusions reached by Casteran et al. (2018). The criteria they used are complex and not intuitively linked to balance, focusing on two main factors : (i) the timing when vertical velocity exceeds anteroposterior velocity, and (ii) the relative time to the vertical velocity peak. While age-related differences are suggested and seem valid, the impact of distance as evidence of different adaptations between age groups appears inconsistent and was not supported by statistically robust effects in Casteran et al. (2018). The authors concluded that distance effects existed by comparing a significant result in older adults with a non-significant result in younger adults, despite the well-known fact that this is not a valid statistical method for testing interaction effects (Gelman et Stern 2006). The failure to replicate their findings in two studies using different paradigms, by more than doubling the number of participants, suggests that their distance-related results were likely an epiphenomenon. Therefore, we do not believe that increasing distance necessarily increases equilibrium constraints, or at least not solely. This conclusion had already been suggested by earlier studies (Pozzo et al. 2002; Stapley et al. 1999).

This study explored the impact of balance constraints on motor control during aging by comparing young and older adults in walking and whole-body reaching tasks. The findings indicate that older adults tend to prioritize balance over energy efficiency during the walking task, suggesting a compensatory mechanism rather than simple deterioration. Indeed, older adults exhibited a greater increase in energy consumption and perceived effort during walking as balance constraints increased. However, no significant age-related differences in energy consumption were found during reaching tasks. The study underscores the importance of understanding compensatory strategies in aging to develop interventions that could prevent or delay frailty and dependence.

Supplementary files

TABLE 3.4 – **Additional statistics.** Details of statistical results for all factors for A. perception of effort at equivalent speed, B. perception of effort at different speed, C. net metabolic power at equivalent speed, and D. net metabolic power at different speed.

	Effects	F	p-value	Effect size (partial η^2)
A. Effort perception 2,5km/h ANOVA Age x Equilibrium conditions	Equilibrium conditions	34,5	8,60E-07	0,476
	Age effect	23,1	2,43E-05	0,379
	Age x Equilibrium effect	5,8	2,08E-02	0,132
B. Effort perception 2,5km/h vs 4km/h ANOVA Age x Equilibrium conditions	Equilibrium conditions	32,1	1,64E-06	0,458
	Age effect	1,1	3,01E-01	0,028
	Age x Equilibrium effect	3,1	8,77E-02	0,075
C. Net Metabolic Power 2,5km/h ANOVA Age x Equilibrium conditions	Equilibrium conditions	65,1	9,32E-10	0,631
	Age effect	43,1	1,00E-07	0,532
	Age x Equilibrium effect	14,1	5,86E-04	0,270
D. Net Metabolic Power 2,5km/h vs 4km/h ANOVA Age x Equilibrium conditions	Equilibrium conditions	74	1,87E-10	0,661
	Age effect	0,39	5,37E-01	0,100
	Age x Equilibrium effect	2,7	1,06E-01	0,067

3.3.1 Stagiaire

Dans le cadre du mémoire de **Master 1 d'Amélie Calvier**, intitulé "*Effet de la contrainte d'équilibration sur le coût énergétique chez les individus âgés et jeunes*" 20 participants (10 jeunes ainsi que 10 âgés) sont passés sur une expérience similaire. L'idée était de refaire l'expérience avec i) une vitesse spontanée pour la marche, ii) des contraintes d'équilibration différentes pour les mouvements de pointage vers le sol.

Résumé du mémoire

L'être humain adapte ses mouvements à l'environnement gravitationnel. De nombreuses études montrent que le cerveau utilise la force de la pesanteur comme source d'énergie gratuite pour minimiser les coûts énergétiques. Cette étude vise à comprendre les processus de compensation liés à l'âge au niveau de la stratégie de mouvement. Nous examinons l'influence du vieillissement sain sur l'équilibre et la consommation d'énergie lors d'une tâche de marche sur tapis roulant et d'une tâche présente dans la vie quotidienne. Des jeunes adultes ($n = 10$; âge moyen = 22 ans) et des personnes âgées ($n = 10$; âge moyen = 71 ans) ont participé à l'étude. Les participants ont réalisé trois blocs de marche sur un tapis roulant à leur vitesse de marche spontanée. Ensuite, de manière aléatoire, ils ont effectué une tâche de pointage de cibles vers le sol où ils atteignaient un objet placé devant eux au sol, selon trois conditions d'équilibre différentes. Nous avons mesuré le coût énergétique à l'aide d'un masque d'échanges gazeux et les caractéristiques cinématiques des mouvements pour chaque bloc. Nous n'avons trouvé aucun effet des conditions d'équilibre sur le coût énergétique avec l'avancée en âge. Cependant, nous avons observé un ralentissement moteur chez les personnes âgées, suggérant un processus compensatoire pour préserver une faible consommation d'énergie.

Résultats deuxième groupe

Ce stage avait pour objectif d'examiner différentes conditions impliquant également l'équilibre. Pour la tâche de marche, les participants (jeunes et âgés) se sont déplacés à leur vitesse spontanée, tandis que pour la tâche de pointage vers le sol, ils ont été confrontés à des défis différents de ceux de l'expérience principale. Nous leur avons demandé de réaliser les mouvements les pieds joints, ainsi que les pieds posés sur une mousse instable.

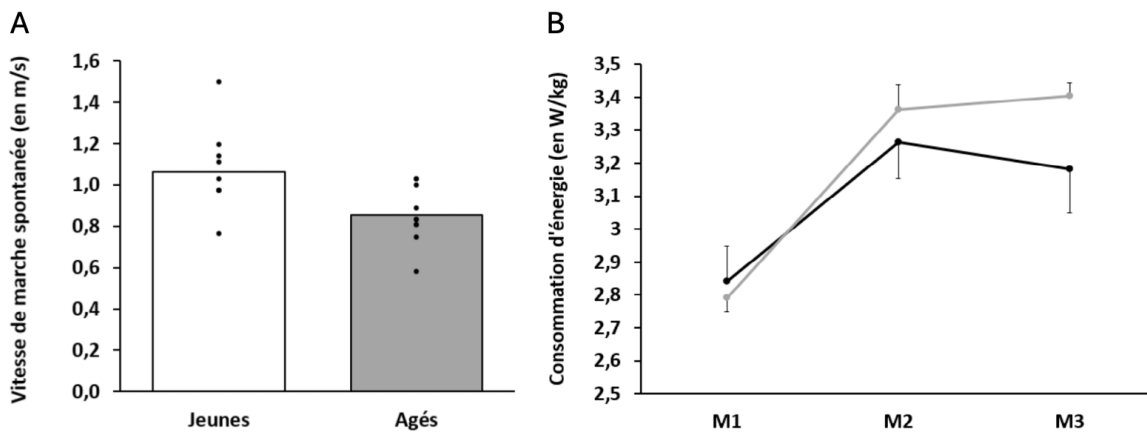


FIGURE 3.30 – **A.** Évolution de la consommation d'énergie en fonction des conditions d'équilibre (M1, M2 et M3) pendant la tâche de marche et selon les groupes d'âge. Chaque point représente la moyenne du groupe et les barres d'erreur représentent l'erreur standard. **B.** Moyennes (histogrammes) et valeurs individuelles (nuage de points) de la vitesse de marche spontanée (en m/s) pour la tâche sur tapis roulant en fonction de l'âge.

Cette manipulation de contrôle a mis en évidence que la vitesse de marche spontanée, dans le cadre de notre protocole, diffère selon le groupe d'âge. Les personnes âgées ont marché en moyenne à 3 km/h, tandis que les jeunes ont marché à 3,9 km/h. Ces vitesses sont assez proches de celles utilisées lors de l'expérience principale, où nous avons demandé aux participants de marcher à 2,5 km/h (jeunes et âgés) et à 4 km/h (uniquement les jeunes). Un résultat similaire a été observé concernant la consommation d'énergie : les contraintes d'équilibre ont eu un effet différencié sur celle-ci selon les groupes d'âge, bien que cet effet n'ait pas atteint le seuil de significativité. Deux raisons pourraient expliquer ce résultat : **(i)** logiquement, nous avons observé un résultat proche de celui à vitesses différentes dans l'étude principale, les différences de vitesse réduisant la variabilité entre les groupes; **(ii)** le nombre de participants était inférieur à celui de l'étude principale (10 par groupe contre 20).

3.4 Etude 4 - Les critères d'optimisation liés à la gravité sont dé-corrélés de sa perception chez les adultes jeunes et plus âgés

ARTICLE EN PRÉPARATION.

OPTIMIZATION CRITERIA RELATED TO GRAVITY
DECORRELATED FROM ITS PERCEPTION IN YOUNG AND
OLDER ADULTS.

Robin Mathieu¹, Gabriel Poirier¹, France Mourey¹, Jérémie Gaveau¹

1 : Inserm UMR 1093-CAPS, Université de Bourgogne, UFR des Sciences du Sport, F-21000, Dijon. Institut National de la Santé et de la Recherche Médicale : UMR 1093, Université de Bourgogne, France.

Objectif principal par rapport à la thèse

Cette thèse explore largement le paradigme de l'utilisation des effets de la gravité pour optimiser la motricité. Nos mouvements sont organisés de manière à tirer avantage de cette force pour minimiser l'effort. Bien que cette capacité soit maintenue avec l'âge, la littérature a largement rapporté un déclin de la perception chez les personnes âgées. Plus particulièrement, il a été démontré une diminution de la capacité à percevoir la verticale. **Comment les personnes âgées parviennent-elles à tirer avantage d'une force qu'elles perçoivent moins bien? N'est-il pas nécessaire d'avoir une représentation précise de cette force pour l'utiliser efficacement?**

Résumé en français

Cette étude explore la manière dont le vieillissement affecte la perception de la gravité et son rôle dans l'optimisation motrice. Nous avons comparé des adultes jeunes et âgés dans une série de tâches perceptives et motrices, en nous concentrant sur les verticales visuelles, haptiques et posturales subjectives, ainsi que sur l'optimisation des mouvements du bras par rapport à la gravité. Les résultats indiquent que les adultes plus âgés connaissent un déclin

général de la perception de la gravité, comme le montrent les augmentations de la variabilité et du biais dans les tâches verticales subjectives et l'augmentation de la variabilité dans les tâches haptiques subjectives. Cependant, leur capacité à optimiser les mouvements dans le champ gravitationnel, en particulier à minimiser l'effort pendant les mouvements des bras, reste intacte même dans l'obscurité. Ce paradoxe suggère qu'une perception précise de la gravité n'est peut-être pas nécessaire pour en bénéficier dans les tâches motrices. Malgré cela, aucun lien significatif entre les capacités de perception et l'optimisation des mouvements n'a été trouvé, probablement en raison de mécanismes compensatoires ou de la puissance statistique limitée de l'étude. Ces résultats offrent de nouvelles perspectives sur la relation complexe entre le déclin sensoriel et la fonction motrice dans les populations vieillissantes.

Introduction

The growing number of older adults represents a major challenge for the coming decades, with the primary objective being to maintain their independence for as long as possible. Falls among this population are the leading cause of institutional admissions worldwide. The probable causes of falls in older adults are multifaceted, including sensory decline (Goble et al. 2009; Zalewski 2015; Saftari et Kwon 2018; Kenshalo 1986; Swenor et Ehrlich 2021), muscular decline (Goodpaster et al. 2006; Hunter et al. 2016), cognitive decline (Hoffstaedter et al. 2015; Lee et Kim 2022), and poor motor control (Robinovitch et al. 2013; B. C. Clark et al. 2019).

The ability to perceive the environment, particularly gravitational acceleration, is directly linked to falls (Horak 2006). The perception of gravity relies on a combination of sensory feedback (Barra et al. 2010; Dakin et Rosenberg 2018). Several tests, including the Subjective Visual Vertical (SVV), Subjective Haptic Vertical, and Subjective Postural Vertical tests, are commonly used to assess these abilities. The SVV test (Čakrt et al. 2016; Fukata et al. 2017; Kobayashi et al. 2002; Baccini et al. 2014; Abdul Razzak et al. 2020; Zakaria et al. 2019; Cheng et al. 2022), which involves returning an initially inclined segment to its vertical position, shows no significant difference in angular bias between younger and older participants. However, older adults exhibit greater variability in their responses (Baccini et al. 2014), especially when additional contextual factors, such as inclined shapes that disrupt perception (Abdul Razzak et al. 2020), are introduced, indicating a decline in performance with age. Fewer studies have examined the effects of aging on haptic vertical perception (Silva et al. 2022; Čakrt et al. 2016). However, the existing results suggest that older adults perform worse than younger ones, with haptic tests possibly being more sensitive to age-related differences than visual tests. Similarly, postural vertical tests reveal a negative effect of aging, particularly for stimuli that deviate strongly from the upright vertical posture, further highlighting age-related declines in environmental perception abilities (Fukata et al. 2017; Nestmann et al. 2020).

The literature widely reports that the motor system adapts to the gravitational environment to minimize energy consumption during simple arm movements (Berret et al. 2008b; Crevecoeur et al. 2009; Gaveau et Papaxanthis 2011; Gaveau et al. 2014; Gaveau et al. 2016; Gaveau et al. 2021; Gueugneau et al. 2023; O. White et al. 2020). A model minimizing effort successfully replicated detailed empirical observations, such as the directional asymmetry in vertical movements, where peak speed occurs earlier in upward than in downward motion. Electromyography (EMG) data revealed phases of negativity during vertical movements, absent in horizontal movements, suggesting that gravity assists the movement—a

strategy the brain may use to minimize effort.

The integration of gravity into the context of aging was explored by Poirier et al. (2020b), Poirier et al. (2023b) et Mathieu et al. (2024). Poirier et al. (2020b) replicated an arm movement paradigm to examine aging's effects on motor planning and effort optimization in vertical movements. The findings indicated that older adults, like younger ones, continue to optimize movements to minimize effort, albeit with greater asymmetries, possibly due to overestimating gravity's impact or focusing more on effort reduction. In a subsequent study, (Poirier et al. 2023b) extended this investigation to include the non-dominant arm and EMG measurements, revealing significant age-related changes in motor lateralization but also confirming older adults' ability to utilize gravity effectively. These results were later reproduced by Mathieu et al. (2024).

It seems paradoxical that, on one hand, perceptual capacities related to gravity decline with aging, while on the other hand, the ability to optimize the effects of gravity remains preserved. However, the literature has reported links between gait disorders and proprioceptive problems (Riskowski et al. 2005 ; Tan et al. 2011 ; Shao et al. 2022), suggesting that such connections do exist. To better understand and test these potential gravity-related connections, we asked young and elderly participants to perform classic arm movements to quantify their optimization capacity as well as perceptual tasks. We hypothesize that there are only weak links between perception and optimization, as the elderly have maintained their ability to optimize movements, likely through compensatory mechanisms.

Material & Methods

Participants

We included as many participants as possible over a fixed recruitment period. Sixteen younger adults (23.6 ± 3.4 y.o.) and seventeen older adults (71.9 ± 5.6 y.o.) were included in the study after giving their oral informed consent. Participants had normal or corrected-to-normal vision and did not present any neurological or muscular disorders. The laterality index of each participant was superior to 60 (Edinburgh Handedness Inventory, Oldfield 1971), indicating that all participants were right-handed. The study was carried out following legal requirements and international norms (Declaration of Helsinki, 1964) and approved by the French National Ethics Committee (2019-A01558-49).

Experimental Protocol

All participants performed the tasks in a randomized order. Two types of tasks were used : perceptive tasks and arm pointing movements.

ARM task This task (see Figure 3.31 A) resembled those used in several previous studies investigating human movement adaptation to gravity (Gaveau et Papaxanthis 2011 ; Gaveau et al. 2014 ; Gaveau et al. 2016 ; Gaveau et al. 2021 ; Poirier et al. 2020b ; Poirier et al. 2023b ; studies 3.2 and 3.1). These studies showed that participants take advantage of gravity effects in discounting muscle effort during such tasks. In our case, participants used their right arm to perform single-degree-of-freedom vertical flexion/extension movements around the shoulder joint. They completed two blocks of arm movements in a randomized order : one block of thirty movements with vision and another of thirty movements in complete darkness. Two targets, small red LEDs, were positioned in front of the participant's right shoulder in a parasagittal plane, at a distance equal to 90cm. The LEDs were positioned behind a black sheet to remove visual vertical reference cues during blocks in the dark. The movement amplitude between the targets was 45°, with the upward target at 112.5° (the arm being oriented 22.5° above horizontal) and the downward target at 67.5° (22.5° below horizontal) shoulder flexion/extension. The trial organization was consistent across blocks and proceeded as follows :

1. the experimenter signaled the participant to get ready ;
2. the participant adopted the initial position ;
3. after a brief delay of approximately 1 second, the experimenter verbally indicated that the participant could reach the final position at their discretion (reaction time was not emphasized) ;
4. the participant held the final position for about 1 second ;
5. the experimenter instructed the participant to return to the starting position whenever they wished ;
6. the participant held the final position for about 1 second ;
7. the participant relaxed.

There was one important difference, however, between the block with vision and the block in the dark : the two LEDs were never lit simultaneously for the block in the dark to avoid creating a vertical cue. But they were constantly on for the block with vision. To prevent muscle fatigue, a short rest period of approximately 15 seconds separated the trials, and participants could rest as long as needed between blocks. Before each block, participants were allowed to perform about three practice trials. The instruction was to

perform all the movements at high speed.

Subjective Visual Vertical task This task (see Figure 3.31 C) has already been widely used in the clinical field and in the research field (Čakrt et al. 2016; Fukata et al. 2017; Kobayashi et al. 2002; Baccini et al. 2014; Abdul Razzak et al. 2020; Zakaria et al. 2019; Cheng et al. 2022). The experimental setup for measuring subjective visual vertical (SVV) consisted of a computer screen on which a round mask (30cm diameter) was fixed. Once the participant was positioned at 60cm from the screen using a chin and forehead support, no visual cues other than what was displayed on the screen were visible. The software Virtualys, commonly used in the clinical field, was used. Participants were asked to use a controller to bring a virtual bar, displayed on the screen, in a perfectly upright orientation. They performed three randomized blocks : i) standard SVV without anything else on the screen ; ii) SVV with a static inclined (18°) squared frame, 14.5cm side, as the visual background ; iii) SVV with a dynamic background made up of round white shapes on a black background, 2 cm in diameter, rotating at 24 degrees per second. Participants performed 24 randomized trials per block, consisting of angles of 1°, 2°, 4°, 8°, 16°, 32°, and their corresponding negative angles, each repeated twice. Participants had as much time as they needed to complete the task.

Subjective Haptic Vertical task This task (see Figure 3.31 B) has already been used in varied studies (Čakrt et al. 2016; Day et al. 2022; Bronstein et al. 2003). The experimental setup for measuring subjective haptic vertical (SHV) consisted of a vertical round board with a wood rod, 20 cm long and 2 cm thick, mounted at its center. The rod could rotate 360° around its central axis, requiring only minimal force to change its orientation. Positioned approximately 40 cm in front of the participant, the device was aligned with the right shoulder of the participant. During the tests, subjects sat in a chair with their eyes blindfolded and reached for the rod in the most comfortable manner. Ten trials were performed, five counterclockwise and 5 clockwise (starting positions : approximately 15°, -15°, 30°, -30°, 45°, -45°, 60°, -60°, 80°, -80°). The tests were organized as follows :

1. the experimenter places the stick in an oblique position ;
2. the participant is instructed to return the stick to a vertical position ;
3. the participant can release the stick once he's satisfied with its position and relax.

The instruction was to perform the task precisely without any timing constraint. Participants were allowed to perform few practice tests before the block.

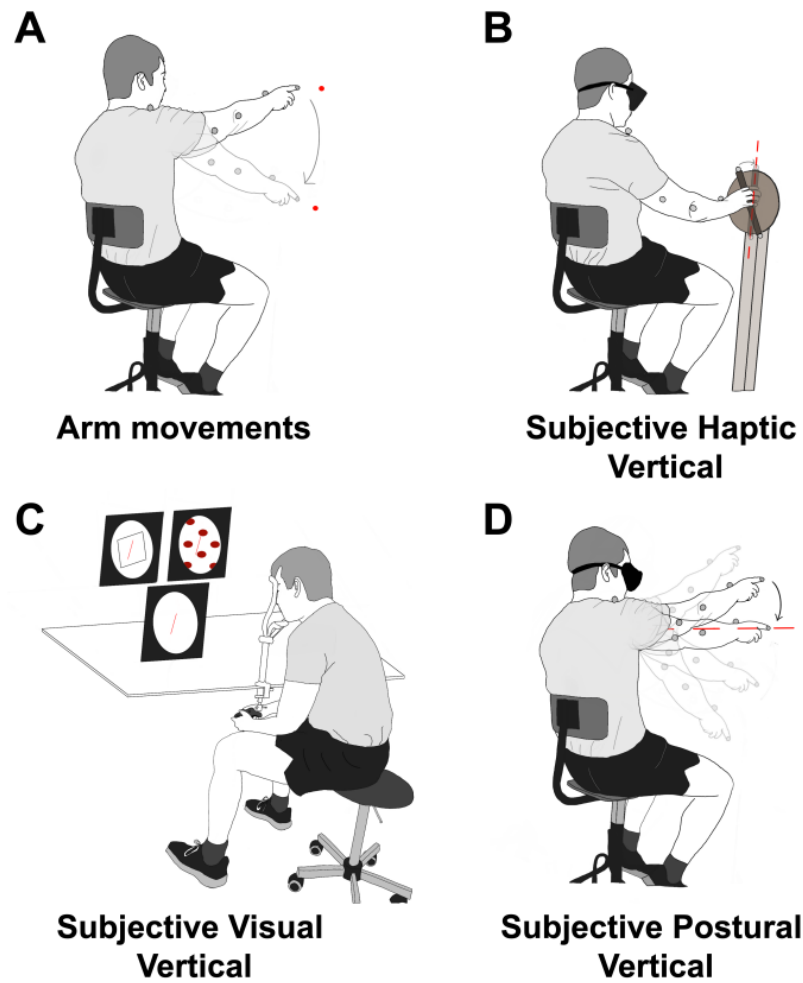


FIGURE 3.31 – **Illustration of the four tasks.** Each panel illustrates one of the tasks that participants performed. **A** : Single-degree of freedom arm movements flexion/extension around the shoulder joint. Participants performed upward and downward arm movements between two targets, the room being either illuminated or dark. **B** : Subjective Haptic Vertical. Participants had to bring a rod to a vertical orientation from different initial angular positions. **C** : Subjective Visual Vertical. Participants had to bring a virtual line to a vertical orientation from different initial angular positions. Three different visual contexts were used : none, static with an inclined squared frame, and dynamic with spheres moving horizontally. **D** : Subjective Postural Vertical. Participants had to place their arm in a horizontal orientation from different initial angular positions.

Subjective Postural Horizontal task Participants performed another perceptive task (see Figure 3.31 D). The idea was to have a postural task fairly close to the arm movement task we study. That's why we designed this task, the aim of which was for participants to return their arm to a horizontal position after having been placed obliquely. During the tests, subjects sat in a chair with their eyes blindfolded. Ten trials were performed, five

counterclockwise and 5 clockwise (approximately 8°, -8°, 15°, -15°, 22°, -22°, 30°, -30°, 45°, -45° from vertical). The tests were organized as follows :

1. the experimenter places the arm of the participant in an oblique position ;
2. the participant is instructed to move their arm to a horizontal position ;
3. the participant is instructed to move back to the start position ;
4. the participant stays in the position for about a second ;
5. the participant can relax his arm.

The instruction was to perform the task precisely without any timing constraint. Participants were allowed to perform a few practice trials before the block.

Data Collection

Kinematics We placed five reflective markers on the participant's body at the following locations : the shoulder (acromion), the arm (middle of the humerus), the elbow (lateral epicondyle), the wrist (ulnar styloid process), and the finger (nail of the index finger). The marker on the arm has been deliberately placed roughly for the creation of the model and is not used for the analyses presented in this manuscript. We also placed two markers at both ends of the stick of the SHV apparatus. We recorded the position of all markers with an optoelectronic motion capture system (Vicon system, Oxford Metrics, UK; 5 cameras) at a sampling frequency of 100 Hz. The spatial variable error of the system was less than 0.5mm.

EMG We placed two bipolar surface electrodes (Cosmed, pico EMG, sampling frequency : 1000Hz) on the anterior (AD) and posterior (PD) heads of the deltoid on the participants' right shoulder. The location of each electrode was determined following the recommendations from Barbero et al. (2012).

The Giganet unit (Vicon, Oxford Metrics, UK) synchronously recorded kinematic and EMG data.

Data Analysis

We processed kinematic and EMG data using custom programs written in Matlab (Mathworks, Natick, MA). Data processing was similar to previous studies (Gaveau et al. 2021; Poirier et al. 2022; Poirier et al. 2023b; studies 3.2 and 3.1).

Kinematics analysis - arm movement task First, we filtered position using a third-order low-pass Butterworth filter (5 Hz cut-off, zerophase distortion, “butter” and “filtfilt” functions). A 10% threshold of the peak velocity (3D) of the finger was used to define movement onset and offset. The following parameters were computed to quantify kinematic patterns : i) movement duration (MD = offset - onset); ii) movement amplitude (Amp = offset angle - onset angle); iii) relative duration to peak acceleration (rD-PA = duration to peak acceleration / MD); iv) relative duration to peak velocity (rD-PV = duration to peak velocity / MD).

EMG analysis - arm movement task

Pre-processing EMG signals were rectified and filtered using a bandpass third-order Butterworth filter (30-300 Hz, zero-phase distortion) followed by a low-pass filter (5 Hz) to highlight key muscular activity features. Signals were integrated using a 50ms sliding window (trapezoidal integration in Inc. 2022) and then cut off.

Phasic/Tonic Separation The phasic component of each EMG signal was extracted using a subtraction method (Buneo et al. 1994; d’Avella et al. 2006; d’Avella et al. 2008; Flanders et al. 1994; Flanders et Herrmann 1992; Gaveau et al. 2021). This analysis quantifies how the central nervous system leverages gravity torque during movement (Gaveau et al. 2021; Poirier et al. 2022; Poirier et al. 2023b; studies 3.2 and 3.1).

Quantifying Negativity Negative epochs were defined as intervals where the phasic EMG signal fell below zero minus three times the standard deviation of a stable recorded before movement onset. For a negative phase to be detected, the activity had to remain below this threshold for at least 40ms. This threshold was set to avoid false positives and remained consistent across analyses. We computed the Negativity Index : defined as $T \times NA / TA$, with NA the Negative Area integrated on the phasic signal between negativity onset and offset, TA the Tonic Area integrated on the tonic signal between negativity onset and offset, and T the duration of the negative epoch normalized by movement duration. This value is always negative or null. The lower the value, the greater the efficiency.

Subjective Vertical analysis

SVV The Virtualys software provided us directly with the angular performance of each acquisition. We then simply calculated the mean bias and standard deviation per condition and per participant.

SHV After filtering the position (using a third-order low-pass Butterworth filter, 5 Hz cut-off, zerophase distortion, “butter” and “filtfilt” functions) of the top and bottom markers on the rod, we calculated the angle formed by the vector passing through these two markers relative to the vertical. We then calculated the mean bias and standard deviation for each condition and each participant.

SPV We filtered the finger and shoulder positions in the same way as we did for the SHV acquisitions. We then calculated the angle between the vector passing through the finger marker and the shoulder marker and the horizontal vector. We finally calculated the mean bias and standard deviation for each condition and each participant.

Univariate Statistics

To compare the results of each test individually, we performed repeated measures analyses of variance (ANOVA) using JASP software. For the subjective visual vertical tests, we used a mixed ANOVA with a between-subjects factor of Age (two levels : Young/Older) and a within-subjects factor of Condition (three levels : Standard, Static, and Dynamic) to test whether age has an effect on perception. For movements, we used a mixed ANOVA with a between-subjects factor of Age (two levels : Young/Older), a within-subjects factor of Condition (two levels : Light or Dark), and another within-subjects factor of Direction (two levels : Upward or Downward) to test whether age has an effect on movement control. We performed independent sample t-tests for the postural and haptic tasks. Finally, to address the main question of this paper—’Does a decline in perceptual ability lead to a decline in optimization ability?’—we used linear regression to try to predict movement optimization based on perceptual capacities.

Results

Movements tasks

Movements duration Either the presence or absence of light, or belonging to an older group or to a younger group, have no impact on movement speed (see Figure 3.32). Indeed, our analysis did not reveal any Age or Light Condition impact on movement duration (Age : $F_{(1,29)}=1.90$, $P=1.78E-01$, $\eta^2=0.062$, Light Conditions : $F_{(1,29)}=0.33$, $P=5.72E-01$, $\eta^2=0.011$ and interaction Age x Light Conditions effect : $F_{(1,29)}=2.24$, $P=1.45E-01$, $\eta^2=0.071$).

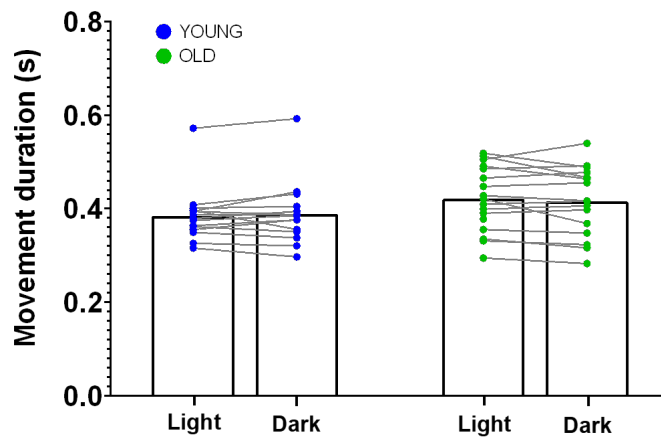


FIGURE 3.32 – **Mean movement durations (s)** for arm movements performed in both conditions and both groups (with light and in darkness). Each point corresponds to the average duration of the trials of one participant. The blue points represent the young participants, and the green points correspond to the older participants.

Optimization criteria Two classic optimization criteria have been computed : the relative duration to peak velocity (RDPV) and the index of negativity (see Figure 3.33). Both criteria were strongly linked to direction (RDPV : $F_{(1,29)}=17.0$, $P=2.89E-04$, $\eta^2=0.369$, Index negativity : $F_{(1,29)}=178.8$, $P=6.25E-14$, $\eta^2=0.860$). The relative duration to peak velocity was shorter for upward movements compared to downward movements.

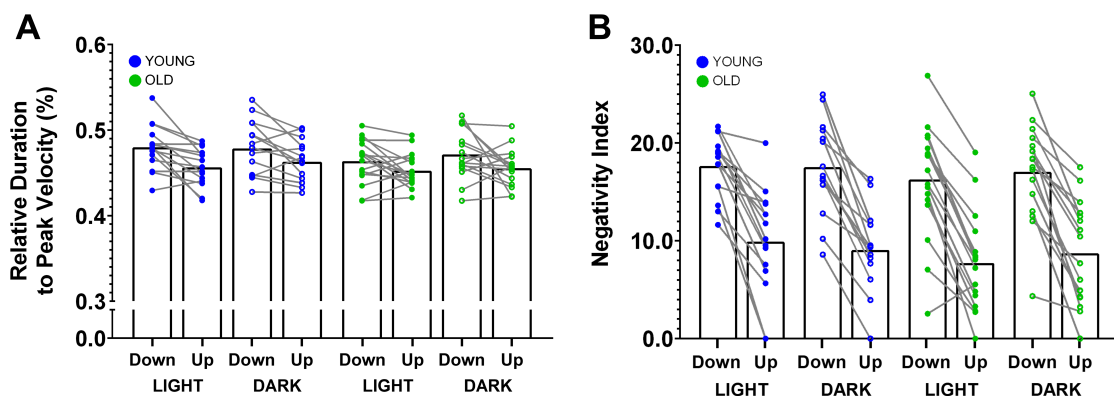


FIGURE 3.33 – **Optimisation criteria** for arm movements performed in both conditions (with light and in darkness), both directions (upward and downward), and for both groups. **A.** Relative Duration to Peak Velocity. **B.** Negativity Index computed on the anterior deltoid. Each point corresponds to the average duration of the trials of one participant. The blue points represent the young participants, and the green points correspond to the older participants.

Similarly, we observed more negativity on phasic EMG for downward movements than upward movements. However, the light and age conditions had no impact on motor optimization, as testified by the RDPV (Age : $F_{(1,29)}=1.17$, $P=2.88E-01$, $\eta^2=0.038$, Light Conditions : $F_{(1,29)}=2.40$, $P=1.32E-01$, $\eta^2=0.076$ and interaction Age x Light Conditions effect : $F_{(1,29)}=0.19$, $P=6.63E-01$, $\eta^2=0.007$) and the index of negativity (Age : $F_{(1,29)}=0.57$, $P=4.55E-01$, $\eta^2=0.019$, Light Conditions : $F_{(1,29)}=0.49$, $P=4.91E-01$, $\eta^2=0.016$ and interaction Age x Light Conditions effect : $F_{(1,29)}=3.34$, $P=7.81E-02$, $\eta^2=0.103$).

Perceptive tasks

Subjective Visual Vertical We used the absolute mean angular bias as well as the standard deviation (SD) of the bias to quantify the capacity of the participants to perceive the vertical during the visual task (see Figure 3.34). We used 3 visual context conditions (standard, static context, and dynamic context; see methods). Both criteria were strongly linked to context conditions (mean bias : $F_{(1,54)}=16.3$, $P=2.60E-06$, $\eta^2=0.368$, SD : $F_{(1,54)}=4.08$, $P=2.23E-02$, $\eta^2=0.131$).

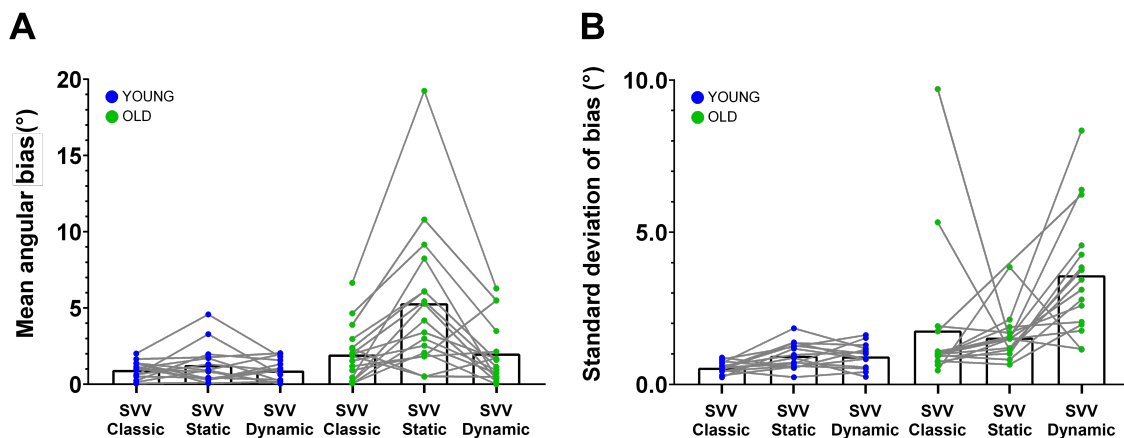


FIGURE 3.34 – **Subjective visual vertical** estimated bias and variability for three contexts (none, static incline square, and dynamic). **A.** mean angular bias. **B.** Standard deviation of the bias. Each point corresponds to the average duration of the trials of one participant. The blue points represent the young participants, and the green points correspond to the older participants.

Furthermore, the age significantly influenced the subjective Visual Vertical. Indeed, our analysis revealed an Age and an Age x Context Conditions impact on the mean bias (Age : $F_{(1,28)}=4.17$, $P=5.06E-02$, $\eta^2=0.130$, and interaction Age x Context Conditions effect : $F_{(1,56)}=5.54$, $P=6.39E-03$, $\eta^2=0.165$) and on the SD (Age : $F_{(1,27)}=33.2$, $P=3.97E-06$, $\eta^2=0.551$,

and interaction Age x Context Conditions effect : $F_{(1,54)}=3.14$, $P=5.09E-02$, $\eta^2=0.104$). The average bias and the variability were greater for older adults. The introduction of context, whether static or dynamic, had a greater impact on the elderly than on the young. Interestingly, the same pattern was not found for the average bias and the variability. The static context led to a much higher average performance decline for the elderly, whereas it was the dynamic context that made them the most variable.

Subjective Haptic & Postural Vertical Similarly to SVV, we used the mean bias and standard deviation to quantify the differences. The Figure 3.35 illustrated the results. No age-related differences were observed in the postural tests (one sample T-Test on mean bias : $t_{(30)}=0.13$, $P=8.99E-01$, Cohen's $d=0.044$, one sample T-Test on SD bias : $t_{(30)}=0.75$, $P=4.55E-01$, Cohen's $d=0.268$). On the other hand, haptic tests proved more discriminating. Statistical tests revealed significant differences in standard deviation (sample T-Test on mean bias : $t_{(30)}=1.38$, $P=1.77E-01$, Cohen's $d=0.364$, sample T-Test on SD bias : $t_{(30)}=2.26$, $P=3.12E-02$, Cohen's $d=0.380$). Older people did not exhibit a different average bias from younger people, but they were more variable.

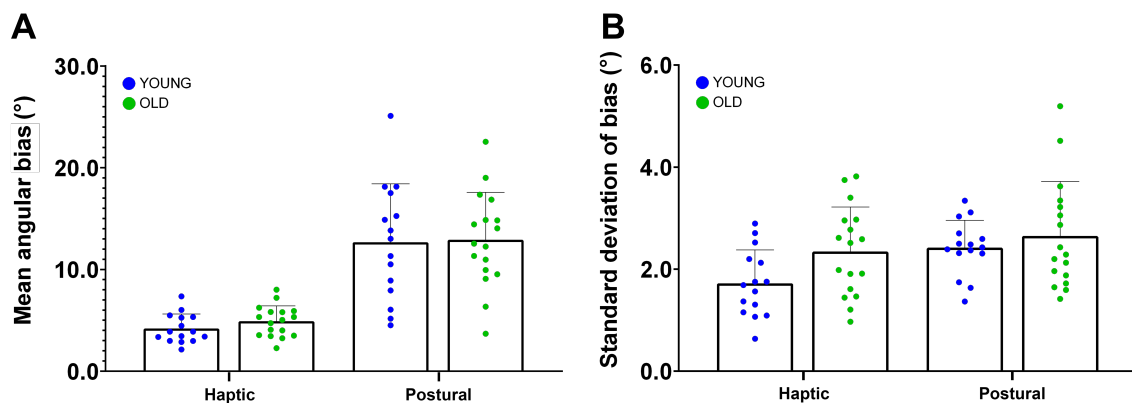


FIGURE 3.35 – **Subjective visual vertical** estimated bias and variability for three contexts (none, static incline square, and dynamic). **A.** mean angular bias. **B.** Standard deviation of the bias. Each point corresponds to the average duration of the trials of one participant. The blue points represent the young participants, and the green points correspond to the older participants.

TABLE 3.5 – **Multiple linear regression** to predict optimization criteria from postural tests for young and older adults. The dark values correspond to p-value. Blue values correspond to the adjusted R². Red values correspond to significant statistical results.

OLDER PARTICIPANTS		LIGHT				DARK			
		Δ RDPV		Negativity		Δ RDPV		Negativity	
MEAN	MODEL	-0,008	0,442	0,023	0,376	-0,220	0,989	-0,016	0,461
	Postural		0,225		0,828		0,761		0,900
	Haptic		0,169		0,170		0,826		0,400
	SVV		0,764		0,282		0,908		0,175
SD	MODEL	0,076	0,277	-0,121	0,738	-0,013	0,453	-0,216	0,951
	Postural		0,574		0,561		0,770		0,858
	Haptic		0,276		0,529		0,925		0,709
	SVV		0,093		0,584		0,121		0,708

YOUNGER PARTICIPANTS		LIGHT				DARK			
		Δ RDPV		Negativity		Δ RDPV		Negativity	
MEAN	MODEL	0,227	0,126	0,003	0,423	0,096	0,269	-0,152	0,766
	Postural		0,120		0,234		0,603		0,400
	Haptic		0,044		0,356		0,155		0,916
	SVV		0,104		0,767		0,220		0,885
SD	MODEL	0,419	0,030	0,081	0,292	0,002	0,426	-0,144	0,748
	Postural		0,161		0,076		0,245		0,292
	Haptic		0,193		0,591		0,297		0,959
	SVV		0,019		0,604		0,716		0,794

Link between optimization & perception Table 3.5 summarizes the results of the multiple linear regressions performed between the optimization criteria and perceptual measures. We conducted the analysis separately for each age group since differences were observed in the perceptual tests. Currently, our sample size is limited (N(young) = 16, N(old) = 17), which restricts our ability to detect potentially subtle links. Nevertheless, only one model out of 16 appears to predict optimization parameters better than the null model. This model involves the Δ RDPV (difference between the relative duration of peak velocity normalized for downward and upward movements) predicted by the variability in perceptual tests (p-value = 0.030). The model explains 42% of the variance in the Δ RDPV variable (adjusted R² = 0.419). The subjective visual vertical test appears to be the most discriminating factor (p-value = 0.019). Overall, the statistical power is low, with none of the tests reaching a power greater than 0.72.

Discussion

The present study investigates how aging affects the perception of gravity and the optimization of movement in relation to gravity. Through a series of perceptual and motor tasks involving younger and older adults, our preliminary results reveal that while older adults show a general decline in gravity perception (e.g., in visual, haptic, and postural vertical tasks), their ability to optimize movement within the gravitational field remains intact.

Motor Control Results in Accordance with the Literature Our motor control results align with the existing literature. The findings corroborate previous research on arm movements, which proposed that motor control leverages gravity to conserve energy (Berret et al. 2008b; Crevecoeur et al. 2009; Gaveau et Papaxanthis 2011; Gaveau et al. 2014; Gaveau et al. 2016; Gaveau et al. 2021). In this study, we examined both (i) the temporal organization of movement, specifically the delta of the relative duration to peak velocity, and (ii) muscle activation, focusing on the magnitude of negative phases in phasic EMG patterns. Both criteria are considered markers of gravity-related energy efficiency. Prior experimental and modeling work demonstrated that these parameters stem from an optimal control process that orchestrates efficient arm movements within the gravitational field (Gaveau et al. 2014; Gaveau et al. 2016; Gaveau et al. 2021).

Consistent with the findings of Poirier et al. (2020b) et Poirier et al. (2023b), we observed similar temporal organization of movements in both older and younger adults. Specifically, Poirier et al. (2020b) observed directional asymmetries in older individuals, which were slightly more pronounced than in younger participants. They proposed that older adults might overestimate gravity. However, in a more recent study, Poirier et al. (2023b), like a study presented previously (study 3.2), did not reproduce this result, finding no significant difference between younger and older participants regarding this parameter. Also consistent with previous results (Poirier et al. 2023b; study 3.2), we found a similar magnitude of negativity in phasic EMG patterns between younger and older participants.

Perception Results in General Accordance with the Literature Our findings for the subjective visual vertical (SVV) task align with expectations. Previous studies have shown that the standard SVV test does not distinguish between younger and older adults (Čakrt et al. 2016; Fukata et al. 2017; Kobayashi et al. 2002; Baccini et al. 2014; Abdul Razzak et al. 2020), although more complex tests may do so. For instance, Kobayashi et al. (2002) introduced a dynamic context during the SVV test and observed a stronger impact on older adults compared to younger participants. Similarly, we found a significant Age x Condition inter-

action, with older adults exhibiting greater bias and variability as task complexity increased. In haptic tests, we observed age-related differences, with older participants showing greater variability. This finding is consistent with Silva et al. (2022) et Čakrt et al. (2016). However, unlike these studies, which reported no difference in mean bias, we observed a slight difference. This discrepancy may be due to the smaller sample size in our study (16 younger and 17 older adults) compared to Silva et al. (2022) et Čakrt et al. (2016), in which group sizes were larger (50 per group and 30 per group, respectively), making our analysis currently underpowered.

Finally, the postural test did not reveal any age-related differences. Our test is not directly comparable to those in the literature since it has not been previously used. However, studies investigating subjective postural vertical have reported age-related impacts. Their paradigms involved tilting the entire body and then asking participants to return to an upright position Nestmann et al. 2020 ; Fukata et al. 2017. In contrast, we asked participants to return their arms to a horizontal position after being tilted, aiming for a task closer to the motor task investigated here. In our case, no differences were observed, raising the question : Is arm proprioception better maintained than that of the rest of the body ? While this is not supported by previous literature (Adamo et al. 2007), it could be interpreted from our results.

Age-Related Dependence on Vision Research suggests that humans can adjust the importance of different sensory inputs based on the situation, such as when vision is impaired (Peterka 2002 ; Polastri et al. 2012). Several studies suggest that older adults tend to rely more on vision compared to other senses (Sundermier et al. 1996 ; Haibach et al. 2009 ; Eikema et al. 2012), often due to a decline in other sensory modalities. We hypothesized that if older individuals are more dependent on vision, their movements would become less optimal in darkness. However, our findings did not support this hypothesis ; there was no significant difference in performance between light and dark conditions. Additionally, visual perceptual tests revealed the clearest age-related differences, indicating that older adults experience a more significant decline in visual abilities compared to proprioceptive or somatosensory capacities. It is also possible that the observed differences were influenced by distracting conditions, such as the addition of static or dynamic contexts.

Link Between Optimization and Perception One might speculate that participants with better gravity perception (as an extension of verticality) would be more capable of leveraging it. Previous research has explored the links between perceptual abilities and motor skills, including gait disorders (Riskowski et al. 2005 ; Tan et al. 2011 ; Shao et al. 2022). These

studies collectively emphasize the critical connection between proprioception and motor function. Riskowski et al. (2005) showed that impaired proprioception was associated with a higher rate of loading during gait. Shao et al. (2022) found that reduced ankle proprioception in older adults was strongly correlated with an increased fear of falling. Tan et al. (2011) revealed that individuals with Parkinson's disease who experience freezing of gait exhibit significant proprioceptive deficits when sensory inputs are altered, further impairing motor control. Together, these findings underscore the importance of proprioception in motor function. However, this was not observed in our study, as no link between optimization and perception was detected.

Our sample size was relatively small, resulting in low statistical power, which may have prevented the detection of subtle relationships. Additionally, the literature has not reported any strong links between perception and fine motor skills. For instance, Kitchen et Miall (2019) et Helsen et al. (2016) did not observe a connection between precision and proprioception during reaching tasks. In another study, Kitchen et Miall (2021) also investigated potential links between adaptation and proprioception, again finding none. Specifically regarding adaptation tasks, Vandevorde et Orban De Xivry (2021) conducted regressions between implicit adaptation and proprioceptive capacities and found no significant link. The absence of a link may be explained by the type of movement control involved in this task, which has been shown to be primarily proactive (Gaveau et Papaxanthis 2011), making it less dependent on sensory feedback.

The Absence of a Link Between Perception and Optimization : A Possible Explanation The lack of a clear connection between perceptual abilities and movement optimization may stem from the body's ability to compensate for sensory deficits. It is well-documented that sensory systems often decline with age (Zalewski 2015; Saftari et Kwon 2018; Kenshalo 1986; Swenor et Ehrlich 2021), yet the brain adapts by integrating remaining sensory inputs more effectively to maintain functional motor control (Murray et Wallace 2012; Diederich et al. 2008). This phenomenon, known as sensory compensation, suggests that when one sense deteriorates, others may become more pronounced or more heavily relied upon (used mainly for vision loss, Pieniak et al. 2022; Thompson Simon 2015). For example, if proprioceptive feedback diminishes, the visual system might play a more significant role in guiding movement. This adaptive strategy could explain why older adults in our study were still able to optimize their movements despite showing declines in gravity perception. Their motor systems may have adapted by enhancing reliance on intact sensory modalities or by utilizing a more efficient motor control strategy that requires less precise sensory input. This compensatory mechanism could also mask potential links bet-

ween specific sensory deficits and motor optimization, making them harder to detect in a study with limited statistical power. Future research should further explore how different sensory modalities contribute to motor optimization in aging populations, perhaps by manipulating sensory inputs more rigorously or by studying populations with varying degrees of sensory loss.

Conclusion This study provides preliminary insights into the paradoxical nature of motor control and perceptual abilities in older adults. Despite age-related declines in perceptual sensitivity to gravity, as demonstrated by increased variability in subjective vertical tests, older adults continue to optimize their movements effectively, particularly in minimizing effort during arm movements.

Dernière partie

Discussion générale

DISCUSSION GÉNÉRALE

4.1	Points clés à discuter	186
4.2	Perspectives	198
4.3	Conclusion	202

Ce travail doctoral avait un double objectif : comprendre plus finement les mécanismes d'optimisation des effets de la gravité et évaluer l'impact du vieillissement sur ces derniers. Pour cela, et d'un point de vue fondamental, nous avons d'abord confirmé certaines conclusions issues de la théorie du contrôle optimal. En effet, nous avons montré que l'optimisation des effets de la gravité était associée à une moindre consommation d'énergie, comme suggéré par des modèles de contrôle optimal (**étude 3.1**). Ensuite, nous avons testé à nouveau des conclusions déjà établies. Nous avons notamment pu démontrer à nouveau que les personnes âgées sont capables d'utiliser les effets de la gravité lors de mouvements du bras (**études 3.2 et 3.4**). Nous avons par la suite tenté d'étendre ces conclusions aux mouvements plus complexes impliquant l'équilibre. Il est apparu que ce phénomène est également observable dans ces tâches. Cependant, bien que les personnes âgées soient capables d'utiliser les effets de la gravité lors de tâches simples, elles ne le font moins que les jeunes dans des tâches plus complexes (**étude 3.2**). Nous avons alors suggéré l'existence d'un processus de compensation qui adapterait les mouvements en fonction de l'environnement et des contraintes, notamment celles liées à l'équilibre. Nous avons mis en évidence ce processus en testant l'impact des contraintes d'équilibre sur la consommation d'énergie, observant des différences entre les personnes plus jeunes et les personnes âgées (**étude 3.3**). Enfin, nous avons exploré le paradoxe entre, d'une part, une capacité préservée d'optimisation des mouvements du bras chez les personnes âgées et, d'autre part, les déclin perceptifs largement rapportés (**étude 3.4**).

4.1 Points clés à discuter

Avant de présenter les différentes perspectives qu’offrent ces travaux, j’aborderai et discuterai certains résultats importants.

Capacités à optimiser les effets de la gravité

Un élément important du cadre théorique de ces travaux repose sur la capacité des humains à utiliser de manière optimale les effets de la gravité. Cet aspect a été rapporté à de nombreuses reprises (Berret et al. 2008a; Gaveau et Papaxanthis 2011; Gaveau et al. 2014; Gaveau et al. 2016; Gaveau et al. 2021; Crevecoeur et al. 2009; Poirier et al. 2020b; Poirier et al. 2022; Poirier et al. 2023b; Poirier et al. 2023a). Les humains organisent temporellement les mouvements verticaux simples du bras pour prolonger les phases pendant lesquelles la gravité aide le mouvement : phase d’accélération pour les mouvements vers le bas et phase de décélération pour les mouvements vers le haut. Cela permet de désactiver les muscles antigravitaires durant ces mêmes phases. Des travaux de modélisation ont démontré que ces paramètres résultent d’un processus de contrôle optimal qui orchestre les mouvements du bras dans le champ gravitationnel pour économiser de l’énergie (Gaveau et al. 2014; Gaveau et al. 2016; Gaveau et al. 2021). Trois études de cette thèse (études 3.1, 3.2, 3.4) ont confirmé cette capacité, puisque dans les trois cas, nous avons retrouvé les paramètres optimaux chez les jeunes participants.

Un aspect plus original de l’une de ces études est l’analyse de mouvements plus complexes. Dans le cadre de l’étude 3.2, nous avons étudié des mouvements impliquant tous les segments du corps. Il avait déjà été proposé que ces mouvements soient organisés de manière optimale. En effet, Papaxanthis et al. (2003a) ont étudié la cinématique des mouvements de pointage vers le sol et ont trouvé que la planification était similaire à celle des mouvements du bras. Dans notre étude, nous nous sommes concentrés sur l’activité musculaire et avons pu établir un parallèle similaire. En effet, nous avons observé des phases de désactivation similaires des muscles antigravitaires pendant des tâches de position assise/debout, ainsi que lors de tâches de pointage vers le sol. Les humains semblent donc être en mesure de tirer avantage des effets de la gravité pour se mouvoir de manière optimale dans l’espace, et ce, quels que soient les membres impliqués.

Cette capacité pourrait résulter d’une longue évolution, la vie s’étant développée dans l’environnement gravitationnel au cours de plusieurs centaines de millions d’années. Un exemple marquant de cette évolution est le passage de la marche quadrupède à la marche bipède et à la posture érigée. Ce changement a commencé il y a environ 4 à 7 millions

d'années, avec les premiers hominidés (T. D. White et al. 2009; Johanson et Taieb 1976). La bipédie a libéré les mains, permettant la manipulation d'outils, favorisant ainsi le développement de l'intelligence. Le passage à la bipédie a également eu un impact énergétique significatif dans l'évolution humaine. Comparée à la quadrupédie, la bipédie est une manière beaucoup plus économe en énergie de se déplacer sur de longues distances (Sockol et al. 2007; Maurice Abitbol 1988). La marche bipède utilise moins de muscles à chaque pas que la quadrupédie, ce qui réduit la dépense calorique (mais augmente la contrainte d'équilibration). Cette efficacité énergétique a permis aux premiers humains de parcourir de plus grandes distances à la recherche de nourriture et de ressources, augmentant ainsi leurs chances de survie dans des environnements variés. L'adaptation à la gravité a donc joué un rôle clé non seulement dans le développement physique des hominidés, mais aussi dans leur capacité à prospérer.

Maintient de l'optimisation avec l'âge

Cet aspect a été abordé dans le cadre théorique ainsi qu'à travers les différentes études présentées dans cette thèse : les personnes âgées maintiennent leur capacité à produire des mouvements optimaux. Les études 3.2 et 3.4 ont, en partie, exploré cet aspect. Nous avons examiné à la fois i) l'organisation temporelle du mouvement avec le delta de la durée relative au pic de vitesse (étude 3.4) et ii) l'activation musculaire par l'ampleur des phases de négativité de l'EMG phasique (études 3.2 et 3.4). Ces deux éléments sont considérés comme des marqueurs de l'efficacité énergétique liée à la gravité. En accord avec les résultats de Poirier et al. (2020b) et Poirier et al. (2023b), nous avons observé une organisation temporelle des mouvements similaire entre les adultes plus jeunes et plus âgés lors des mouvements de bras, une organisation décrite comme optimale. De même, nous avons observé une magnitude de la négativité phasique EMG similaire entre les participants jeunes et âgés, en accord avec les résultats précédents (Poirier et al. 2023b, étude 3.2). Poirier et al. (2020b) avaient noté des asymétries chez les personnes âgées, légèrement plus marquées que chez les jeunes, suggérant une surestimation de la gravité par les adultes plus âgés. Cependant, comme nous l'avons constaté au cours des études 3.2 et 3.4, Poirier et al. (2023b) n'ont pas reproduit ce résultat, ne trouvant aucune différence entre les groupes d'âge sur ce point. Ceci peut s'expliquer par le fait que les mouvements investigués dans l'étude de Poirier et al. (2020b) impliquaient un conflit vitesse-précision particulièrement élevé, bien plus que dans Poirier et al. (2023b) et dans nos études. Il se peut que dans le cas d'un tel conflit, les personnes âgées privilégient la minimisation du coût énergétique du mouvement plutôt que sa précision. Les récents travaux de Healy et al. (2023) sont en accord avec cette hypothèse.

Ce n'est pas tout. De plus en plus de preuves semblent indiquer un maintien des capa-

cités motrices chez les personnes âgées. Par exemple, Cisneros et al. (2024), dans le cadre du paradigme d'adaptation à un champ de force ou à une perturbation visuelle, ont montré un maintien, voire une amélioration des capacités d'adaptation implicites par rapport aux capacités explicites. Ce résultat suggère que, bien que certaines fonctions cognitives déclinent avec l'âge, d'autres formes d'apprentissage moteur plus automatiques, sont non seulement préservées, mais parfois renforcées avec le temps.

En parallèle, un autre courant de la littérature met en lumière un recours accru à des stratégies de contrôle proactif chez les personnes âgées, par opposition au contrôle rétroactif, souvent plus coûteux et moins efficace (Boisgontier et Nougier 2013; Helsen et al. 2016; Hoellinger et al. 2017; Wolpe et al. 2016; Moran et al. 2014; Saenen et al. 2023; Parthasharathy et al. 2022). Le contrôle proactif, qui consiste à anticiper et à ajuster les actions avant qu'une perturbation n'apparaisse, permet de réduire la dépendance aux corrections réactives, qui sont souvent plus lentes et moins précises. Cette stratégie semble particulièrement avantageuse dans des contextes où la rapidité et la fluidité des réponses motrices sont cruciales, comme les mouvements nécessitant une interaction avec la gravité. Le processus d'utilisation des effets gravitationnels, par exemple, est un mécanisme largement implicite et qui repose en grande partie sur le contrôle proactif (Gaveau et Papaxanthis 2011). Ceci peut expliquer pourquoi l'optimisation de ce type de mouvement est maintenue chez les personnes âgées. En effet, cette capacité d'anticiper et de s'adapter aux forces gravitationnelles est profondément enracinée dans la motricité humaine et reste robuste avec l'âge. Cela suggère que même si les capacités explicites de planification ou d'exécution des mouvements peuvent décliner, les mécanismes d'ajustement implicites, plus automatiques, sont préservés et jouent un rôle clé dans la compensation des pertes motrices liées à l'âge.

Processus de compensation au niveau sensorimoteur

Le concept de compensation est au cœur de cette thèse. L'objectif était d'investiguer les potentielles capacités de compensation des déclinés chez les personnes plus âgées. Ces compensations semblent permettre à certaines personnes de rester en bonne santé, ce qui rend essentielle la compréhension de ce processus. **Dans le cadre de cette thèse, une compensation est une adaptation sensorimotrice positive à une détérioration liée au vieillissement.** Dans le domaine sensorimoteur, cette aptitude ne fait pas consensus et a été plus souvent suggérée que spécifiquement testée. Par exemple, il a été proposé que le vieillissement favoriserait l'utilisation d'un mode de contrôle du mouvement par proaction, pour compenser les déclinés sensoriels qui impactent le contrôle par rétroaction (Boisgontier et Nougier 2013; Helsen et al. 2016; Hoellinger et al. 2017; Wolpe et al. 2016; Moran et al. 2014; Saenen et al. 2023; Parthasharathy et al. 2022). Il a également été démon-

tré que la part d'adaptation implicite était plus importante chez les personnes âgées que chez les jeunes. Les auteurs ont suggéré que cette observation pourrait refléter une compensation des difficultés de raisonnement nécessaires pour l'adaptation explicite (Cisneros et al. 2024; Tsay et al. 2024a). Enfin, des travaux sur des mouvements complexes ont aussi suggéré l'utilisation de stratégies maximisant l'équilibre pour compenser les déclin musculaires et sensoriels, réduisant ainsi le risque de chute (Paizis et al. 2008; Casteran et al. 2018). Dans tous les cas, il s'agissait d'interprétations indirectes et réalisées à posteriori des expériences, ne permettant pas de clairement faire la distinction entre compensation et détérioration. Dans le domaine des neurosciences cognitives, le processus de compensation a été mieux décrit et illustré, notamment par l'étude du recrutement cortical lors des tâches de mémorisation. Les personnes âgées réussissant à performer aussi bien que les jeunes recrutent d'autres zones cérébrales pour compenser la moindre efficacité des zones classiquement sollicitées (Cabeza 2002; Cabeza et al. 2002; Wang et al. 2019; Mattay et al. 2002; Ward 2003; Heuninckx et al. 2008; Heuninckx et al. 2005; Turesky et al. 2016; McGregor et al. 2009; Hutchinson 2002; Knights et al. 2024).

C'est dans ce contexte que nous avons tenté d'étudier spécifiquement le processus de compensation sensorimotrice chez les personnes âgées à travers les études 3.2 et 3.3. Nous avons pour cela désigné des études proposant des hypothèses spécifiques et formulées à priori des expériences. La première étude montre que les personnes âgées, bien qu'elles sachent réaliser des mouvements optimaux du bras, n'exécutent pas de manière optimale les mouvements impliquant une contrainte d'équilibre. Dans la seconde, nous avons observé une évolution différente de la consommation d'énergie entre personnes jeunes et âgées lorsque la contrainte d'équilibre s'accroissait. Il apparaît, dans les deux cas, une adaptation des stratégies motrices liée à l'âge pour maintenir l'équilibre, au détriment de l'efficacité énergétique. De manière un peu plus subtile, il se pourrait que nous observions à nouveau un processus de compensation dans le cadre de l'étude 3.4. En effet, le paradoxe opposant un maintien des capacités d'optimisation aux déclin perceptifs liés à l'âge pourrait s'expliquer par une compensation sensorielle. Ce processus a déjà été décrit dans le cadre d'autres paradigmes (Pieniak et al. 2022; Thompson Simon 2015). Il permettrait par exemple de compenser un déclin des retours proprioceptifs par une utilisation accrue de la vision. Nos travaux suggèrent, plus ou moins directement, l'existence de processus de compensation sensori-motrice liée à l'âge. S'il est indéniable que de tels processus jouent un rôle important dans la réalisation d'un vieillissement dit réussi, les preuves comportementales, les fondements théoriques et l'implémentation mécanistique de la compensation sensori-motrice liée à l'âge restent difficile à appréhender. Mes travaux ont tenté de produire des données expérimentales éclairant ce concept. Ils montrent que des études dédiées, construisant notamment sur les connaissances issues du domaine de l'adaptation sensorimotrice,

permettent d'améliorer notre compréhension de ce concept. De futures études sont nécessaires et seront discutées dans la section *Perspectives*.

Pourquoi l'effort ?

Nous avons choisi de travailler sur l'effort, en particulier dans le cadre des études 3.1 et 3.3, en le considérant comme le critère à minimiser selon la théorie du contrôle optimal. Bien que ce choix puisse sembler arbitraire, d'autres modèles ayant été largement utilisés dans la littérature pour comprendre la motricité humaine (minimisation de la secousse selon Flash et Hogan 1985, de l'accélération selon Ben-Itzhak et Karniel 2008, de l'erreur selon Körding et Wolpert 2004 ou de la variation du couple selon Nakano et al. 1999 ; Uno et al. 1989), nous pensons que notre approche est justifiée pour plusieurs raisons.

Premièrement, nos travaux s'inscrivent dans la continuité de recherches antérieures, notamment celles de Gaveau et al. (2014), Gaveau et al. (2016) et Gaveau et al. (2021), où plusieurs modèles ont été testés pour comprendre comment les systèmes biologiques optimisent leurs mouvements selon différents critères. Parmi eux, le modèle basé sur l'effort, c'est-à-dire la dépense énergétique, a été le seul à reproduire fidèlement les critères d'optimisation en lien avec la gravité (voir Figure 4.1). Cela suggère que l'effort joue un rôle crucial dans l'ajustement des mouvements des organismes pour naviguer efficacement dans un environnement où la gravité est une constante.

Cependant, bien que la minimisation de la consommation d'énergie soit largement observée dans la littérature, ce critère n'a pas toujours été directement intégré dans les modèles mathématiques de contrôle optimal. L'une des raisons pour lesquelles l'effort seul n'a pas toujours été privilégié est qu'il ne prédit pas toujours parfaitement les données expérimentales. Comme l'ont souligné Todorov (2004) et Nelson (1983), l'effort, bien qu'important, doit souvent être pris en compte avec d'autres coûts tels que la minimisation de la secousse ou de l'accélération, pour mieux correspondre aux observations expérimentales. Cela explique pourquoi d'autres modèles, intégrant plusieurs critères, ont été développés pour rendre compte de façon plus précise des comportements moteurs.

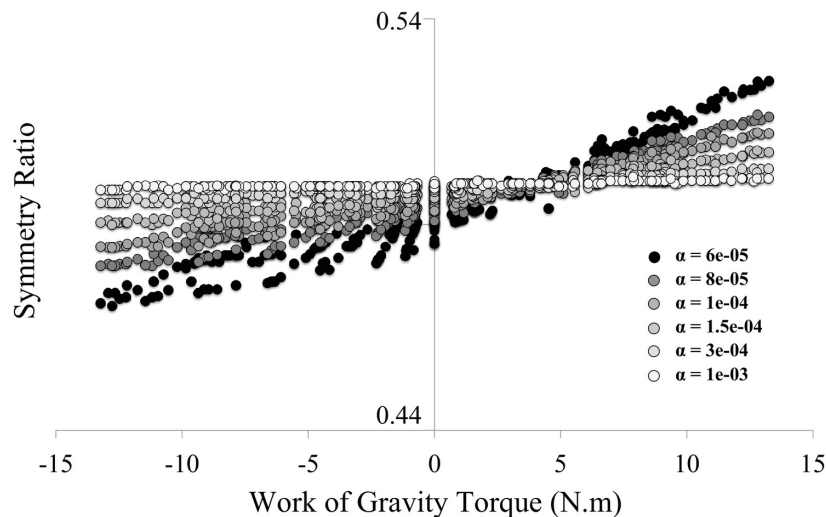


FIGURE 4.1 – **La minimisation de l’effort prédit l’asymétrie liée à la gravité.** Comme le modèle Smooth-Effort minimise une combinaison du travail absolu de la force et du Jerk, on peut se demander si l’asymétrie provient du coût lié à l’effort (travail absolu de la force) ou du coût cinématique (Jerk). Cette figure présente les résultats de 1530 simulations effectuées pour les 15 sujets x 17 cibles x 6 valeurs différentes de α (le facteur de pondération pour le coût du Jerk dans le modèle Smooth-Effort). Pour des valeurs plus élevées de α , le ratio de symétrie sature à 0,5. Comme illustré, plus le poids du jerk est élevé, plus la corrélation entre le ratio de symétrie et le WGT est plate. Cela confirme indéniablement l’origine liée à l’effort de l’asymétrie directionnelle. Adapté de Gaveau et al. 2016.

Deuxièmement, l’effort, ou plus précisément la dépense énergétique, est un critère fondamental des points de vue moteur, mais aussi évolutif. De nombreuses études ont démontré que la gestion de la dépense énergétique est essentielle à la survie des espèces. Par exemple, la capacité à minimiser la consommation d’énergie pendant les mouvements est cruciale pour maximiser les chances de survie, surtout dans des environnements où les ressources sont limitées (Strotz et al. 2018 ; Hayes et al. 2018 ; Berghänel et al. 2015 ; Brown et al. 2004 ; DeLong et al. 2010 ; Munch et Salinas 2009 ; Van Voorhies et Ward 1999). Ainsi, minimiser l’effort devient non seulement une nécessité biologique, mais aussi un facteur déterminant dans l’évolution des comportements moteurs.

Troisièmement, il a été maintes fois rapporté que les humains tendent à minimiser leur consommation d’énergie lors de l’exécution de diverses tâches motrices, ce qui renforce l’idée que l’effort est un critère central dans le contrôle moteur (Zarrugh et al. 1974 ; Maxwell Donelan et al. 2001 ; Srinivasan et Ruina 2006 ; Bertram et Ruina 2001 ; Atzler et Herbst 1927 ; Alexander 1996 ; Selinger et al. 2015 ; Finley et al. 2013). De plus, les modèles de contrôle optimal incluant l’effort ont montré une capacité robuste à reproduire les données expérimentales, confirmant ainsi leurs validité et pertinence dans l’étude du mouvement humain

(Taniai et Nishii 2015; Admiraal et al. 2004; Alexander 1997; Nelson 1983; Soechting et al. 1995; Gaveau et al. 2014; Gaveau et al. 2016; Gaveau et al. 2021; Berret et al. 2008a; Verdel et al., s.d.; Verdel et al. 2023a). Ces résultats soulignent que l'effort est un facteur clé non seulement pour l'optimisation des mouvements, mais aussi pour comprendre comment les systèmes biologiques s'adaptent aux contraintes énergétiques.

Enfin, l'effort, en tant que dépense énergétique, occupe une place centrale dans l'organisation de la motricité humaine, et son étude au cours du vieillissement présente un intérêt particulier. En explorant la manière dont l'effort est géré chez les personnes âgées, il est possible d'obtenir des indices précieux sur les mécanismes sous-jacents du vieillissement (Huang et Ahmed 2014a). Ainsi, l'attention ne doit pas uniquement être portée sur des manifestations visibles, comme la lenteur des mouvements ou l'utilisation d'aides à la marche, qui indiquent généralement un stade avancé de dégradation. En effet, l'étude de l'effort et de sa perception permet de détecter des modifications plus subtiles et précoces (Julius et al. 2012; VanSwearingen et Studenski 2014; Hortobagyi et al. 2011; Boyer et al. 2023; Hortobagyi et al. 2003). Par exemple, une augmentation de la perception de l'effort et du coût énergétique des activités quotidiennes, telles que la marche, a été fréquemment observée. Ce cadre d'analyse offre ainsi une perspective intéressante pour comprendre le vieillissement "silencieux" du système nerveux, avant l'apparition des signes cliniques. Intégrer l'effort et sa perception dans l'étude du vieillissement pourrait non seulement aider à mieux comprendre ces transformations, mais également à envisager des moyens de les retarder, contribuant ainsi à un vieillissement plus réussi.

L'utilisation de l'effort comme cadre de travail nous semble donc tout à fait pertinente. Cependant, nous aimerions ajouter quelques éléments à cette discussion. Il existe en effet des preuves montrant que l'effort n'est pas le seul coût à minimiser et qu'il peut également constituer une source de motivation intrinsèque. De plus en plus d'études examinent le "coût du temps" en combinaison avec l'effort. Toutes nos actions impliquent la sélection d'une vitesse de mouvement, et il est suggéré que ce choix résulte d'un équilibre subjectif entre le temps et l'effort (Jimura et al. 2009; Shadmehr et al. 2019; Summerside et al. 2018; Verdel et al. 2023b), comme cela a été étudié dans le cadre de l'étude 3.1. En outre, des recherches sur l'activité cérébrale pendant la prise de décision révèlent que des ressources corticales supplémentaires sont parfois mobilisées pour surmonter l'attrait des comportements sédentaires, suggérant que l'effort cognitif et physique est plus complexe que ce que les modèles traditionnels de minimisation laissent entendre (Cheval et al. 2018). Enfin, des études récentes en psychologie cognitive, neurosciences et économie montrent que l'effort peut, paradoxalement, ajouter de la valeur aux résultats obtenus. En d'autres termes, les individus peuvent volontairement choisir des options plus difficiles, car elles procurent une

satisfaction accrue, ce qui contredit l'idée que l'effort doit systématiquement être réduit (Inzlicht et al. 2018). Ces résultats soulignent l'importance de considérer non seulement la minimisation de l'effort, mais aussi ses dimensions motivationnelles et comportementales pour mieux comprendre la complexité du contrôle moteur et de la motivation humaine.

Mesures objective et subjective de l'effort

Dans le cadre du mémoire de **Master 2 d'Augustine Levi-Chebat**, intitulé "*Étude de l'effort perçu et métabolique pour évaluer la minimisation de l'effort lié à la gravité*", 15 participants ont suivi le même protocole que celui utilisé dans l'étude 3.1. L'idée était i) de tester la robustesse des résultats de cette expérience et ii) d'investiguer la perception de l'effort.

Concernant le premier objectif, le même résultat général que celui de l'étude principale a été obtenu. Cependant, la significativité statistique n'a pas été atteinte cette fois-ci. Nous voyons deux raisons explicatives à ce résultat légèrement différent : i) les phases de baseline (repos pendant lesquelles le participant n'a rien à faire) ont été réduites à 3 minutes, contre 6 minutes dans l'étude principale. Cette différence implique une mesure moins précise de l'état de repos pré-bloc. En effet, l'état de repos n'était possible que sur une plage de 30 secondes. ii) Le nombre de participants était plus faible que dans l'étude principale (15 contre 20).

Le second objectif, en lien avec un projet hors thèse, visait à mieux comprendre notre capacité à percevoir l'effort. La perception de l'effort est un outil de plus en plus utilisé, notamment dans des contextes cliniques, car son utilisation est simple par rapport à d'autres types de mesures plus classiques. Pourtant, les bases neurophysiologiques sous-jacentes à cette capacité font encore débat. Un modèle, proposé entre autres par Pageaux (2016), Pageaux et Gaveau (2016) et Bergevin et al. (2021), suggère que les participants auraient accès à une copie des commandes motrices, leur permettant ainsi d'estimer précisément leur niveau d'engagement. Cependant, le niveau de preuve reste limité à des études corrélant l'effort, mesuré de manière physiologique (via l'électromyographie et les ondes corticales liées à l'effort, comme les ondes MRCP) à la perception de l'effort par les participants lors de tâches où les différences de charge étaient consciemment perçues (De Morree et Marcora 2015). Ceci limite l'interprétation selon laquelle la perception explicite de l'effort repose sur des mécanismes prédictifs, supposés implicites, utilisant une copie de la commande motrice. Les participants ayant une connaissance explicite de l'effort réalisé, il se peut que cette dernière suffise à expliquer la perception de l'effort. Nous avons profité de ce stage pour augmenter notre taille d'échantillon et tester la capacité des participants à percevoir une différence d'effort dans une tâche où les différences étaient à la fois fines et

inconscientes. Pour l'instant nous ne trouvons pas de lien entre perception de l'effort et consommation d'énergie. De plus, les mouvements verticaux sont subjectivement perçus comme plus demandant alors qu'ils consomment objectivement moins d'énergie.

L'importance de la vision chez les personnes âgées

Peu d'études ont exploré le lien entre l'importance des informations visuelles et la dégradation des autres entrées sensorielles. Henry et Baudry (2019) ont suggéré, sur la base d'autres travaux, que l'importance accordée à la vision augmente avec le vieillissement. Sundermier et al. (1996) ont montré que les adultes âgés ayant des problèmes d'équilibre présentent des déplacements plus importants du centre de pression en réponse à une modification visuelle, ce qui indique une dépendance excessive à la vision pour maintenir leur posture, probablement en raison de déficits somatosensoriels. De même, Haibach et al. (2009) et Eikema et al. (2012) ont constaté que les personnes âgées oscillent davantage que les jeunes adultes lorsque l'environnement visuel est en mouvement, même s'ils perçoivent moins ce mouvement. Cela suggère que la réduction des entrées proprioceptives avec l'âge renforce la dépendance à la vision pour stabiliser la posture. La faiblesse musculaire liée à l'âge pourrait également contribuer à cette dépendance accrue à la vision. Les personnes âgées ayant une faiblesse musculaire utilisent davantage la vision pour stabiliser leur posture que celles ayant des muscles plus forts (Butler et al. 2008), probablement en raison de la diminution de l'acuité proprioceptive due à l'activation musculaire accrue nécessaire pour se tenir debout. Malheureusement, les stratégies basées sur la vision entraînent des réponses plus lentes et moins précises pour éviter les chutes, comparées aux stratégies proprioceptives (Vouriot et al. 2004).

Partant de ce constat relativement clair sur l'importance de la vision chez les personnes âgées, nous nous attendions à observer un impact de celle-ci sur les critères d'optimalité liés à la gravité. Pourtant, aucune différence d'optimalité liée à la présence ou non de lumière n'a été observée (étude 3.4). Ce résultat pose d'abord la question de l'importance des retours visuels pour l'optimisation des mouvements, et donc pour leur planification. Dans le cadre des mouvements que nous avons largement étudiés au cours de cette thèse, à savoir les mouvements simples du bras, le mode de contrôle de mouvements proactif est principalement utilisé. Ce dernier dépend moins des retours sensoriels (Wolpert et Flanagan 2001; Franklin et Wolpert 2011), même si ceux-ci sont utilisés pour comparer la prédiction du modèle interne avec l'état final à la fin du mouvement. De manière plus générale, nos paradigmes imposent très peu de contraintes de précision, et il a été démontré que les consignes concernant la précision des mouvements influencent leur optimisation (Poirier et al. 2024). Il est possible que cette faible contrainte de précision puisse être responsable du maintien

de l'optimalité dans l'obscurité.

Limites de ces études

Bien que ces travaux apportent des contributions significatives, ils ne sont pas exempts de limites, dont certaines seront abordées ci-après.

Mouvements de laboratoire vs vie réelle

L'étude de la motricité en laboratoire présente une limite importante. En effet, il est peu probable que notre comportement soit le même hors du laboratoire que lorsqu'on est au milieu d'un système optoélectronique. Et ce système est loin d'être le plus contraignant. Dans une "opinion" publiée récemment (Tsay et al. 2024b, voir Figure 4.2), les auteurs soulignent un paradoxe : pour étudier le contrôle des mouvements naturels de manière précise, il est nécessaire d'examiner des mouvements qui ne sont pas naturels. Il est donc crucial de vérifier si les connaissances acquises en laboratoire sont transposables à la vie réelle. De nouvelles technologies pourraient nous aider dans cette démarche. Dans le cadre de ces travaux de thèse, et en particulier des études 3.2 et 3.3, nous avons entrepris de généraliser les connaissances acquises sur des mouvements simples à des mouvements plus complexes. Néanmoins, des limites subsistent, avec par exemple l'utilisation d'un tapis roulant ainsi que le choix de la vitesse.

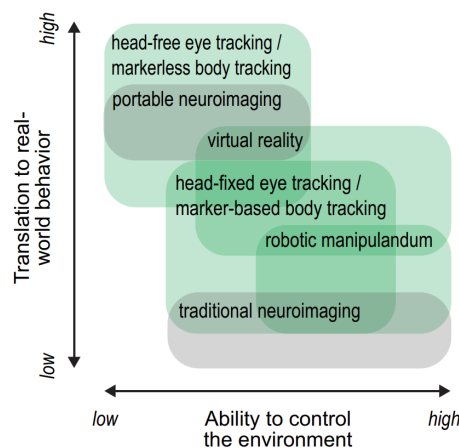


FIGURE 4.2 – Les différents paradigmes expérimentaux utilisés en neurosciences sensori-motrices humaines varient en fonction de leur niveau de contrôle expérimental (axe x) et de leur validité écologique (axe y). Adapté de Fookien et al. (2023).

L'utilisation d'un tapis roulant pour évaluer la marche (comme nous l'avons fait dans

le cadre de l'étude 3.3) présente à la fois des avantages et des limitations par rapport à l'évaluation de la marche sur sol normal. Un des avantages majeurs du tapis roulant est la possibilité de contrôler précisément la vitesse de marche, ce qui permet de standardiser les conditions expérimentales et de réduire la variabilité entre les essais et les participants. De plus, le tapis roulant facilite la collecte continue de données sur des paramètres tels que la cadence, la longueur de pas, et la régularité du mouvement sur une période prolongée sans interruptions dues à des obstacles ou des variations de terrain. Cependant, marcher sur un tapis roulant diffère de la marche sur sol normal, notamment en raison de l'absence d'une composante d'accélération et de décélération naturelle. Ces différences peuvent affecter la cinématique et la dynamique de la marche, et donc les conclusions que l'on peut tirer des résultats. En effet, il a été rapporté que cet appareil peut avoir un impact relativement modéré sur le schéma de marche chez les enfants, les adolescents et les jeunes adultes (Riley et al. 2007 ; Jung et al. 2021 ; Murray et al. 1985), tandis que cet impact devient plus prononcé chez les personnes âgées (Nagano et al. 2013). En effet, les auteurs ont rapporté une baisse de vitesse chez les personnes âgées, pourtant absente chez les jeunes participants. Concernant le choix de la vitesse de marche, il est crucial de considérer que la vitesse imposée sur un tapis roulant peut ne pas refléter la vitesse naturelle ou préférée d'un individu sur sol normal. Il a d'ailleurs été rapporté qu'elle diffère avec l'âge (Kim et Kim 2014 ; Bohannon 1997 ; Himann et al. 1988). Cette baisse a aussi été rapportée dans le cadre de l'étude annexe à l'étude 3.3. La marche à une vitesse imposée peut entraîner des ajustements posturaux ou des compensations qui diffèrent de la marche à une vitesse librement choisie. Ainsi, bien que la standardisation de la vitesse puisse faciliter la comparaison entre individus, elle peut également masquer les différences interindividuelles dans les stratégies de marche, particulièrement chez les populations âgées ou pathologiques où la vitesse de marche est un indicateur important de la capacité fonctionnelle (Hainline et al. 2023). Pour minimiser ces effets, il pourrait être utile d'évaluer la marche à plusieurs vitesses, y compris la vitesse préférée de chaque participant, afin de mieux comprendre comment les conditions imposées influencent les paramètres de marche et de mieux extrapoler les résultats à des contextes de vie réelle.

Population étudiée représentative de la société ?

Étudier le vieillissement exclusivement chez des personnes âgées en très bonne santé peut donner une perspective biaisée du processus de vieillissement (Enzenbach et al. 2019 ; Banack et al. 2019). Bien que ces personnes puissent fournir des indications sur le « vieillissement réussi », elles ne représentent pas la majorité de la population âgée, souvent confrontée à divers problèmes de santé, notamment le déclin cognitif, les problèmes de mobilité et la

dégradation sensorielle. En se concentrant uniquement sur les personnes ayant un vieillissement optimal, les études risquent de sous-estimer la diversité et la complexité du vieillissement, limitant ainsi la portée des résultats en termes de santé publique ou d'applications cliniques. Il est donc essentiel d'équilibrer la recherche entre les populations âgées « saines » et « moyennes » afin d'acquérir une compréhension plus complète de ce processus.

Cependant, le choix d'étudier des personnes âgées en bonne santé a été délibéré, et ce pour deux raisons. Premièrement, les pathologies ne permettent pas de comprendre le vieillissement réussi, qui repose sur des altérations subtiles, souvent difficiles à cerner. Si l'on ajoute d'autres altérations, le vieillissement étant notoirement différentiel, il devient presque impossible de contrôler ce que l'on fait. Deuxièmement, la littérature s'est trop centrée sur les détériorations liées à l'âge, contribuant ainsi à une vision très négative, voire fataliste, du vieillissement. Ce biais a aussi renforcé l'âgisme, un phénomène mis en exergue par la récente pandémie de COVID-19.

4.2 Perspectives

Ces travaux de thèse sont largement fondamentaux et, s'ils n'ont pas vocation à répondre directement à des problématiques cliniques, ont l'ambition de développer une recherche translationnelle. Ils ouvrent des perspectives de recherche à court terme ainsi que des opportunités à plus long terme, pouvant répondre à des défis sociétaux majeurs. Dans cette section, j'aborderai des projets en cours ou déjà entrepris, ainsi que certaines problématiques qui pourraient bénéficier des résultats de cette thèse.

Suite directe du projet

Nous l'avons vu, le cadre du contrôle optimal a été peu utilisé pour étudier les altérations sensori-motrices liées à l'âge. Les travaux de Poirier et al. (2020b) et Poirier et al. (2023b), ainsi que les études 3.2 et 3.4 ont exploré cette approche. Ces paradigmes ont permis de mesurer précisément l'évolution des capacités motrices avec l'âge. En analysant la cinématique du bras, Poirier et al. (2023b) ont suggéré que les adultes plus âgés conservent la capacité de planifier des mouvements de bras dont l'organisation temporelle est optimisée pour minimiser l'effort musculaire dans le champ gravitationnel. De plus, l'effet de latéralisation, qui rend le bras non dominant des jeunes adultes moins performant que le bras dominant, disparaît avec l'âge. Ces résultats comportementaux concordent avec la littérature selon laquelle le contrôle sensori-moteur, comme le fonctionnement cognitif, devient plus bilatéral avec l'âge (pour une revue, voir Seidler et al. 2010). L'étude de ces critères (au travers notamment des expérimentations 3.2, 3.3, et 3.4) a permis de révéler des processus qui, jusqu'ici, ne faisaient pas consensus.

Grâce à ces outils, il est désormais possible de tester les relations causales. La littérature n'a pas encore trouvé de consensus clair sur les liens entre les changements neuronaux liés aux processus compensatoires dans le cerveau vieillissant et la motricité. Certaines études rapportent une corrélation positive (Cassady et al. 2020a; D. J. Clark et al. 2014; Harada et al. 2009; Heuinckx et al. 2008; Holtzer et al. 2015; Jor'dan et al. 2017; Larivière et al. 2019; Mattay et al. 2002; Spedden et al. 2019), tandis que certains ne trouvent aucune corrélation et que d'autres signalent même une corrélation négative (Bernard et Seidler 2012; Cassady et al. 2019; Cassady et al. 2020b; Fernandez et al. 2019; Hawkins et al. 2018; Holtzer et al. 2016; Loibl et al. 2011; Riecker et al. 2006; Ward et al. 2008). S'appuyant sur les travaux théoriques de Krakauer et al. (2017), nous suggérons que ce manque de consensus pourrait s'expliquer par l'utilisation de paradigmes comportementaux trop généraux, mêlant ainsi processus de détérioration et de compensation (Poirier et al. 2021).

Cette nouvelle approche expérimentales pourrait nous aider, entre autres, à déterminer quelles sont les fonctionnalités des activations corticales plus diffuses observées lors des tâches sensori-motrices chez les adultes plus âgés : compensation ou détérioration. La localisation des sources dans les données électroencéphalographiques, associée à des techniques d'apprentissage automatique, permettra des analyses multivariées puissantes pour déchiffrer les fonctions des réseaux neuronaux (Sommer et al. 2019). C'est dans ce contexte que nous avons commencé à inclure des participants jeunes, âgés, ainsi que des personnes atteintes de troubles cognitifs légers, dans le cadre d'expérimentations avec mesures EEG. Deuxièmement, nous allons pouvoir tester si les processus proactifs sont privilégiés par rapport aux processus rétroactifs pour compenser les informations sensorielles moins fiables chez les adultes plus âgés. Les potentiels évoqués sensoriels et les analyses spatiotemporelles multivariées fourniront un test direct de cette hypothèse moderne débattue (Wolpe et al. 2016 ; Parthasharathy et al. 2022 ; Helsen et al. 2016).

Comprendre la compensation sensorimotrice pour comprendre la décompensation sensorimotrice

Une partie importante des contributions de cette thèse porte sur la compensation sensorimotrice, un processus clé du vieillissement réussi. Ce processus permet aux personnes âgées d'adapter leurs mouvements à l'environnement et aux contraintes qui en découlent, maintenant ainsi leurs capacités physiques et fonctionnelles pendant un certain temps. Les processus compensatoires incluent par exemple des changements de stratégie pour maintenir l'équilibre, comme nous avons pu le voir au cours des études 3.2 et 3.3. Ces stratégies permettent à environ 65 à 70% des individus âgés (Vellas et al. 2000) de conserver une autonomie relative et de limiter les impacts des changements physiologiques. Ces individus, classés dans le vieillissement « réussi », sont considérés en bonne santé.

Cependant, avec le temps, ces processus compensatoires s'affaiblissent ou deviennent insuffisants face à des pertes fonctionnelles plus importantes, menant à une phase de vulnérabilité accrue. Environ 20% des personnes âgées entrent dans cette phase, caractérisée par un affaiblissement progressif des capacités de compensation (Vellas et al. 2000), potentiellement accompagné, de plus, de troubles psychiatriques (Robin et al. 2018). À partir de ce stade, on peut observer des signes de décompensation ou de syndrome de désadaptation psychomotrice Manckoundia et al. (2007), qui se manifeste par des altérations dans la fonction posturale, la marche et les automatismes moteurs. Ces déficiences augmentent le risque de chute, tandis que la chute elle-même peut précipiter une décompensation, dans ce que l'on appelle le syndrome postchute (Manckoundia et al. 2007). Il est donc essentiel

d'étudier ces processus compensatoires afin de mieux comprendre la décompensation et anticiper les risques associés.

En comprenant mieux ces processus, il devient possible d'identifier les facteurs qui influencent la réussite de ces stratégies, comme la condition physique générale, le niveau d'activité ou l'environnement social de la personne. Cela permettrait de mettre en place des interventions préventives plus efficaces, telles que des programmes de réhabilitation physique ou cognitive, visant à prolonger l'efficacité des stratégies compensatoires et ainsi retarder la décompensation. Une meilleure compréhension de ces processus pourrait également servir à diagnostiquer les personnes à risque, approchant les limites de leurs réserves compensatoires. Pourrait-on utiliser des critères fins de la motricité comme ceux liés à la gravité et présentés dans le cadre de cette thèse pour tenter de prévenir ces risques ?

Les nouvelles technologies offrent des perspectives prometteuses pour prévenir les chutes ainsi que les déclinés chez les personnes âgées. L'utilisation de capteurs intégrés aux smartphones, comme les unités de mesure inertielle (IMU), permet d'évaluer la stabilité posturale de manière accessible et peu coûteuse. Bien que la fiabilité des mesures des smartphones soit légèrement inférieure à celle des plateformes de force traditionnelles, ils restent efficaces pour détecter les différences de stabilité et identifier les personnes à risque (De Groot et al. 2021). De plus, les programmes d'intervention utilisant des casques de réalité virtuelle ont démontré une efficacité supérieure aux méthodes conventionnelles pour prévenir les chutes (Mascret et al. 2020), même s'ils pourraient encore être améliorés (Temprado 2021). L'acceptation de ces technologies par les seniors est cruciale et est influencée par la perception de leur utilité, le plaisir ressenti lors de leur utilisation et leur facilité d'usage.

En complément de ces approches technologiques, des travaux récents ont tenté d'établir des outils cliniques basés sur l'intelligence artificielle pour prédire le risque de première chute chez les personnes âgées. Par exemple, Deschamps et al. (2016) ont développé un modèle utilisant l'apprentissage automatique pour prédire le risque de première chute sur une période d'un an. L'étude, menée sur 426 adultes âgés n'ayant jamais chuté, a permis de construire un modèle qui a montré une précision de 89% pour la classification globale. Cette approche offre ainsi une base prometteuse pour affiner l'évaluation des risques de chute et cibler les stratégies de prévention les plus efficaces. Pourrait-on utiliser ce type de technologies pour suivre l'évolution de la désadaptation à l'environnement gravitaire des personnes âgées et donc anticiper des risques ?

Diagnostiquer les personnes à risque de développer des troubles cognitifs

La maladie d'Alzheimer a un impact mondial considérable, avec environ 44 millions de personnes actuellement touchées par ce trouble neurocognitif majeur (Bomasang-Layno et Bronsther 2021). Le National Institute on Aging estime que la prévalence de la maladie d'Alzheimer double tous les cinq ans après l'âge de 65 ans, et à mesure que la population vieillit, une proportion croissante de personnes en est affectée. En 2021, la maladie d'Alzheimer a coûté aux États-Unis plus de 355 milliards de dollars, un chiffre qui devrait dépasser les 1,5 trillion de dollars d'ici 2050, représentant ainsi un fardeau économique difficile à imaginer (Association 2021). Le diagnostic et le traitement précoces des troubles neurocognitifs sont donc cruciaux pour limiter l'impact de la maladie et les conséquences qu'elle engendre.

Des formes de traitement récemment développées se révèlent prometteuses. L'utilisation de l'immunothérapie, via des anticorps tels que le lecanemab, l'aducanumab, ou le gantenerumab, a en effet montré des signes très encourageants (Van Dyck et al. 2023). Les auteurs ont rapporté une baisse de 27% du déclin cognitif chez des patients atteints de la maladie à des stades peu évolués. Il semblerait donc qu'il soit possible de limiter les effets de la maladie si un **diagnostic précoce** est correctement établi.

Malheureusement, le diagnostic de la maladie d'Alzheimer se démarque par sa complexité et la diversité des symptômes qui peuvent varier d'une personne à l'autre. Cette maladie neurodégénérative évolue de manière insidieuse, débutant souvent par des troubles cognitifs légers qui peuvent être confondus avec les effets normaux du vieillissement (Ferrari et Sorbi 2021). De plus, il n'existe pas de test unique ou définitif pour diagnostiquer la maladie d'Alzheimer ; le diagnostic repose généralement sur une combinaison d'évaluations cliniques, de tests neuropsychologiques, d'imagerie cérébrale et de biomarqueurs (dernières recommandations, Jack et al. 2024). Cependant, ces outils diagnostiques peuvent parfois manquer de spécificité ou de sensibilité, surtout aux premiers stades de la maladie ou chez les patients relativement jeunes (Draper et al. 2016). La difficulté réside également dans la différenciation entre Alzheimer et d'autres formes de démence, ce qui peut entraîner des retards dans le traitement et la prise en charge adaptée des patients (Melis et al. 2013). Enfin, les stigmates sociaux associés à la démence peuvent dissuader certaines personnes de chercher un diagnostic précoce, retardant ainsi les interventions qui pourraient ralentir la progression de la maladie (Siette et al. 2023).

Des travaux soulignent l'importance des troubles du mouvement dans le diagnostic de la maladie. En effet, Roth et al. (2023) ont mis en avant que 87,0 % des patients présen-

taient des symptômes physiques ou comportementaux juste après l'apparition des symptômes cognitifs (dans 90 % des cas). De plus, Jiang et al. (2022) soulignent que les troubles comportementaux légers ; un ensemble de symptômes psychiatriques et comportementaux survenant avant les symptômes cognitifs typiques de la démence, pourraient constituer un indicateur précoce de la pathologie de la maladie d'Alzheimer. Les aspects moteurs étudiés dans ces cas sont très grossiers et visibles à l'œil nu par un médecin. On peut alors légitimement se demander si des mesures plus fines, telles que les critères présentés dans le cadre de cette thèse, ne pourraient pas aider au diagnostic de la maladie. Les patients atteints de troubles cognitifs légers sont-ils capables de tirer avantage des effets de la gravité ? C'est dans ce contexte que nous avons commencé à inclure un groupe de participants atteints de troubles cognitifs légers dans l'étude 3.4. Des plus, nous avons des données d'études pilotes encourageantes (Figure 4.3). Il semblerait que les troubles cognitifs légers impactent l'optimisation des effets de la gravité.

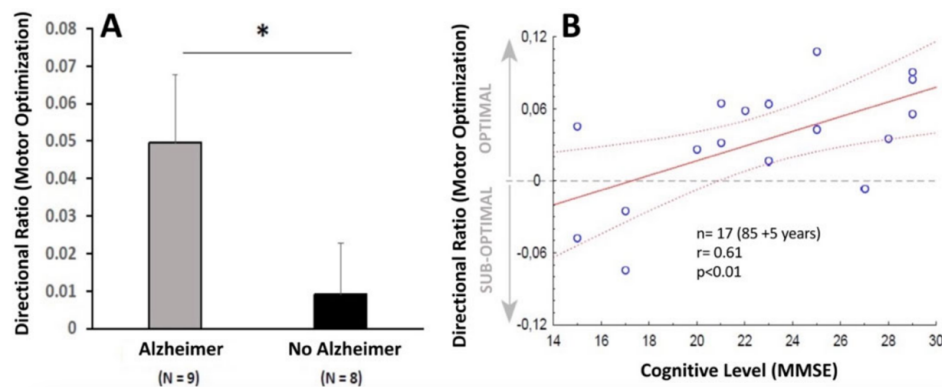


FIGURE 4.3 – **A.** Optimalité des participants atteints ($n = 8$; noir) ou non atteints ($n = 9$; gris) de la maladie d'Alzheimer. Une valeur fortement positive indique un comportement hautement optimal, et vice versa. **B.** Résultats individuels : optimalité en fonction du niveau cognitif (Mini Mental State Examination).

4.3 Conclusion

Ces travaux se sont penchés sur les effets du vieillissement sur le contrôle moteur, en particulier sur la manière dont les personnes âgées s'adaptent aux forces gravitationnelles malgré le déclin de divers systèmes corporels (systèmes nerveux, musculosquelettique et sensoriel). Pour maintenir une bonne santé, des processus compensatoires peuvent pallier ces déclin. La distinction entre les processus de détérioration et les processus compensatoires, en particulier dans le domaine sensorimoteur où il n'existe pas de consensus, pourrait nous permettre de mieux comprendre le vieillissement réussi. En utilisant un paradigme basé sur la théorie selon laquelle les humains tireraient avantage des effets de la gravité pour

minimiser l'effort, nous avons cherché à mieux comprendre ces stratégies compensatoires, mais aussi à avancer sur la compréhension du processus de manière fondamentale. Nous avons d'abord testé des mouvements horizontaux et verticaux théoriquement comparables sur le plan cinématique pour étudier une éventuelle différence d'optimisation. Nous avons observé une réduction significative de la consommation d'énergie lors des mouvements verticaux par rapport aux mouvements horizontaux, ce qui confirme les interprétations proposées jusqu'à présent concernant la minimisation de l'effort. Concernant le vieillissement, nous avons mis en évidence à deux reprises l'existence d'un processus compensatoire. La première étude a comparé l'optimisation de mouvements simples du bras à des mouvements de tout le corps impliquant l'équilibre. Les personnes âgées modifient leur stratégie lorsqu'une contrainte d'équilibre est présente. Dans une seconde étude, en mesurant l'effort investi lors de tâches avec des contraintes d'équilibre variées, nous avons observé une nouvelle fois une stratégie différente selon l'âge : les personnes âgées augmentent davantage leur consommation d'énergie pour maximiser leur équilibre. Enfin, nous nous sommes penchés sur la nature paradoxale du contrôle moteur et des capacités perceptuelles chez les personnes âgées. Malgré les déclinés liés à l'âge en matière de sensibilité perceptuelle à la gravité, comme le montre une variabilité accrue dans les tests de verticalité subjective, les personnes âgées parviennent à optimiser efficacement leurs mouvements, notamment en minimisant l'effort lors des mouvements de bras. Une meilleure compréhension de processus fins du contrôle moteur pourrait contribuer au maintien en bonne santé des personnes âgées.

BIBLIOGRAPHIE

- Abdul Razzak, Rima, Jeff Bagust et Sharon Docherty. 2020. « Young and Older Adults Differ in Integration of Sensory Cues for Vertical Perception » [en en]. *Journal of Aging Research* 2020 (juillet) : 1-11. ISSN : 2090-2204, 2090-2212. <https://doi.org/10.1155/2020/8284504>.
- Abend, W., E. Bizzi et P. Morasso. 1982. « HUMAN ARM TRAJECTORY FORMATION » [en en]. *Brain* 105 (2) : 331-348. ISSN : 0006-8950, 1460-2156. <https://doi.org/10.1093/brain/105.2.331>.
- Adamo, Diane E., Bernard J. Martin et Susan H. Brown. 2007. « Age-Related Differences in Upper Limb Proprioceptive Acuity » [en en]. *Perceptual and Motor Skills* 104, n° 3_suppl (juin) : 1297-1309. ISSN : 0031-5125, 1558-688X. <https://doi.org/10.2466/pms.104.4.1297-1309>.
- Admiraal, Marjan A., Martijn J.M.A.M. Kusters et Stan C.A.M. Gielen. 2004. « Modeling Kinematics and Dynamics of Human Arm Movements ». *Motor Control* 8, n° 3 (juillet) : 312-338. ISSN : 1087-1640, 1543-2696. <https://doi.org/10.1123/mcj.8.3.312>.
- Aftab, Zohaib, Thomas Robert et Pierre-Brice Wieber. 2012. « Ankle, hip and stepping strategies for humanoid balance recovery with a single Model Predictive Control scheme ». In *2012 12th IEEE-RAS International Conference on Humanoid Robots (Humanoids 2012)*, 159-164. Osaka, Japan : IEEE, novembre. ISBN : 978-1-4673-1369-8. <https://doi.org/10.1109/HUMANOIDS.2012.6651514>.
- Alberts, Bart B.G.T., Anouk J. De Brouwer, Luc P.J. Selen et W. Pieter Medendorp. 2016. « A Bayesian Account of Visual–Vestibular Interactions in the Rod-and-Frame Task » [en en]. *eneuro* 3, n° 5 (septembre) : ENEURO.0093-16.2016. ISSN : 2373-2822. <https://doi.org/10.1523/ENEURO.0093-16.2016>.
- Alexander, RM. 1996. *Optima for animals*. Princeton university press.
- . 1997. « A minimum energy cost hypothesis for human arm trajectories ». *Biological Cybernetics* 76, n° 2 (février) : 97-105. ISSN : 0340-1200, 1432-0770. <https://doi.org/10.1007/s004220050324>.
- Anders, Christoph, Gunther Brose, Gunther O. Hofmann et Hans-Christoph Scholle. 2008. « Evaluation of the EMG–force relationship of trunk muscles during whole body tilt » [en en]. *Journal of Biomechanics* 41 (2) : 333-339. ISSN : 00219290. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2007.09.008>.
- Angelaki, Dora E. et Jean Laurens. 2020. « Time Course of Sensory Substitution for Gravity Sensing in Visual Vertical Orientation Perception following Complete Vestibular Loss » [en en]. *eneuro* 7, n° 4 (juillet) : ENEURO.0021-20.2020. ISSN : 2373-2822. <https://doi.org/10.1523/ENEURO.0021-20.2020>.
- Angelaki, Dora E., Aasef G. Shaikh, Andrea M. Green et J. David Dickman. 2004. « Neurons compute internal models of the physical laws of motion » [en en]. *Nature* 430, n° 6999 (juillet) : 560-564. ISSN : 0028-0836, 1476-4687. <https://doi.org/10.1038/nature02754>.
- Arnold, Catherine M et Robert A Faulkner. 2007. « The history of falls and the association of the timed up and go test to falls and near-falls in older adults with hip osteoarthritis » [en en]. *BMC Geriatrics* 7, n° 1 (décembre) : 17. ISSN : 1471-2318. <https://doi.org/10.1186/1471-2318-7-17>.

- Asher, Laura, Maria Aresu, Emanuela Falaschetti et Jennifer Mindell. 2012. « Most older pedestrians are unable to cross the road in time: a cross-sectional study » [en en]. *Age and Ageing* 41, n° 5 (septembre) : 690-694. ISSN : 1468-2834, 0002-0729. <https://doi.org/10.1093/ageing/afs076>.
- Aspray, Terry J. et Tom R. Hill. 2019. « Osteoporosis and the Ageing Skeleton » [en en]. In *Biochemistry and Cell Biology of Ageing: Part II Clinical Science*, sous la direction de J. Robin Harris et Viktor I. Korolchuk, 91 : 453-476. Series Title: Subcellular Biochemistry. Singapore : Springer Singapore. ISBN : 9789811336805 9789811336812. https://doi.org/10.1007/978-981-13-3681-2_16.
- Association, Alzheimer's. 2021. « Alzheimer's disease facts and figures » [en en]. *Alzheimer's & Dementia* 17, n° 3 (mars) : 327-406. ISSN : 1552-5260, 1552-5279. <https://doi.org/10.1002/alz.12328>.
- Atkeson, Cg et Jm Hollerbach. 1985. « Kinematic features of unrestrained vertical arm movements » [en en]. *The Journal of Neuroscience* 5, n° 9 (septembre) : 2318-2330. ISSN : 0270-6474, 1529-2401. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.05-09-02318.1985>.
- Atzler, Edgar et Robert Herbst. 1927. « Arbeitsphysiologische studien: Iii. teil ». *Pflüger's Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere* 215 : 291-328.
- Baccini, Marco, Matteo Paci, Mattia Del Colletto, Michele Ravenni et Stefano Baldassi. 2014. « The assessment of subjective visual vertical: comparison of two psychophysical paradigms and age-related performance » [en en]. *Attention, Perception, & Psychophysics* 76, n° 1 (janvier) : 112-122. ISSN : 1943-3921, 1943-393X. <https://doi.org/10.3758/s13414-013-0551-9>.
- Baltes, Paul B. 1997. « On the incomplete architecture of human ontogeny: Selection, optimization, and compensation as foundation of developmental theory. » [en en]. *American Psychologist* 52, n° 4 (avril) : 366-380. ISSN : 1935-990X, 0003-066X. <https://doi.org/10.1037/0003-066X.52.4.366>.
- Baltes, Paul B. et Margret M. Baltes. 1990. « Psychological perspectives on successful aging: The model of selective optimization with compensation ». In *Successful Aging*, 1^{re} éd., sous la direction de Paul B. Baltes et Margret M. Baltes, 1-34. Cambridge University Press, novembre. ISBN : 978-0-521-37454-5 978-0-521-43582-6 978-0-511-66568-4. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511665684.003>.
- Banack, Hailey R., Jay S. Kaufman, Jean Wactawski-Wende, Bruce R. Troen et Steven D. Stovitz. 2019. « Investigating and Remediating Selection Bias in Geriatrics Research: The Selection Bias Toolkit » [en en]. *Journal of the American Geriatrics Society* 67, n° 9 (septembre) : 1970-1976. ISSN : 0002-8614, 1532-5415. <https://doi.org/10.1111/jgs.16022>.
- Barbero, Marco, Roberto Merletti et Alberto Rainoldi. 2012. *Atlas of Muscle Innervation Zones* [en en]. Milano : Springer Milan. ISBN : 978-88-470-2462-5 978-88-470-2463-2. <https://doi.org/10.1007/978-88-470-2463-2>.
- Barbusse, Denis, Jérémie Gaveau, Sarah Amoura et Olivier White. 2024. « Feedback-driven adaptation of gravity-related sensorimotor control to an upside-down posture ». Publisher: OSF, <https://doi.org/10.17605/OSF.IO/D9JPF>.

- Barclay, C. J. 2017. « The basis of differences in thermodynamic efficiency among skeletal muscles » [en en]. *Clinical and Experimental Pharmacology and Physiology* 44, n° 12 (décembre) : 1279-1286. ISSN : 0305-1870, 1440-1681. <https://doi.org/10.1111/1440-1681.12850>.
- . 2023. « A century of exercise physiology: key concepts in muscle energetics » [en en]. *European Journal of Applied Physiology* 123, n° 1 (janvier) : 25-42. ISSN : 1439-6319, 1439-6327. <https://doi.org/10.1007/s00421-022-05070-7>.
- Barra, J. et D. Pérennou. 2013. « Le sens de verticalité est-il vestibulaire ? » [En fr]. *Neurophysiologie Clinique/Clinical Neurophysiology* 43, n° 3 (juin) : 197-204. ISSN : 09877053. <https://doi.org/10.1016/j.neucli.2013.02.001>.
- Barra, Julien, Adélaïde Marquer, Roxane Joassin, Céline Reymond, Liliane Metge, Valérie Chauvineau et Dominic Pérennou. 2010. « Humans use internal models to construct and update a sense of verticality » [en en]. *Brain* 133, n° 12 (décembre) : 3552-3563. ISSN : 1460-2156, 0006-8950. <https://doi.org/10.1093/brain/awq311>.
- Barulli, Daniel et Yaakov Stern. 2013. « Efficiency, capacity, compensation, maintenance, plasticity: emerging concepts in cognitive reserve » [en en]. *Trends in Cognitive Sciences* 17, n° 10 (octobre) : 502-509. ISSN : 13646613. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2013.08.012>.
- Bastian, Amy J. 2008. « Understanding sensorimotor adaptation and learning for rehabilitation » [en en]. *Current Opinion in Neurology* 21, n° 6 (décembre) : 628-633. ISSN : 1350-7540. <https://doi.org/10.1097/WCO.0b013e328315a293>.
- Beauchet, Olivier, Gilles Allali, Cédric Annweiler, Stephanie Bridenbaugh, Frederic Assal, Reto W. Kressig et François R. Herrmann. 2009. « Gait Variability among Healthy Adults: Low and High Stride-to-Stride Variability Are Both a Reflection of Gait Stability » [en en]. *Gerontology* 55 (6) : 702-706. ISSN : 0304-324X, 1423-0003. <https://doi.org/10.1159/000235905>.
- Beaver, W. L., N. Lamarra et K. Wasserman. 1981. « Breath-by-breath measurement of true alveolar gas exchange » [en en]. *Journal of Applied Physiology* 51, n° 6 (décembre) : 1662-1675. ISSN : 8750-7587, 1522-1601. <https://doi.org/10.1152/jappl.1981.51.6.1662>.
- Behr, Luise Charlotte, Andreas Simm, Alexander Kluttig et Anne Grosskopf (Großkopf). 2023. « 60 years of healthy aging: On definitions, biomarkers, scores and challenges » [en en]. *Ageing Research Reviews* 88 (juillet) : 101934. ISSN : 15681637. <https://doi.org/10.1016/j.arr.2023.101934>.
- Ben-Itzhak, Shay et Amir Karniel. 2008. « Minimum Acceleration Criterion with Constraints Implies Bang-Bang Control as an Underlying Principle for Optimal Trajectories of Arm Reaching Movements » [en en]. *Neural Computation* 20, n° 3 (mars) : 779-812. ISSN : 0899-7667, 1530-888X. <https://doi.org/10.1162/neco.2007.12-05-077>.
- Bennell, Kim, Fiona Dobson et Rana Hinman. 2011. « Measures of physical performance assessments: Self-Paced Walk Test (SPWT), Stair Climb Test (SCT), Six-Minute Walk Test (6MWT), Chair Stand Test (CST), Timed Up & Go (TUG), Sock Test, Lift and Carry Test (LCT), and Car Task » [en en]. *Arthritis Care & Research* 63, n° S11 (novembre). ISSN : 2151-464X, 2151-4658. <https://doi.org/10.1002/acr.20538>.

- Bense, Sandra, Thomas Stephan, Tarek A. Yousry, Thomas Brandt et Marianne Dieterich. 2001. « Multisensory Cortical Signal Increases and Decreases During Vestibular Galvanic Stimulation (fMRI) » [en en]. *Journal of Neurophysiology* 85, n° 2 (février) : 886-899. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.2001.85.2.886>.
- Berardelli, A., M. Hallett, J. C. Rothwell, R. Agostino, M. Manfredi, P. D. Thompson et C. D. Marsden. 1996. « Single-joint rapid arm movements in normal subjects and in patients with motor disorders » [en en]. *Brain* 119 (2) : 661-674. ISSN : 0006-8950, 1460-2156. <https://doi.org/10.1093/brain/119.2.661>.
- Bergevin, Maxime, James Steele, Marie Payen de la Garanderie, Camille Feral-Basin, Samuele M. Marcora, Pierre Rainville, Jeffrey G. Caron et Benjamin Pageaux. 2021. *Pharmacological blockade of muscle afferents and perception of effort: a systematic review with meta-analysis* [en en]. Preprint. Neuroscience, décembre. <https://doi.org/10.1101/2021.12.23.474027>.
- Berghänel, Andreas, Oliver Schülke et Julia Ostner. 2015. « Locomotor play drives motor skill acquisition at the expense of growth: A life history trade-off » [en en]. *Science Advances* 1, n° 7 (août) : e1500451. ISSN : 2375-2548. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500451>.
- Bernard, Jessica A. et R Seidler. 2012. « Evidence for motor cortex dedifferentiation in older adults » [en en]. *Neurobiology of Aging* 33, n° 9 (septembre) : 1890-1899. ISSN : 01974580. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2011.06.021>.
- Berret, B, F. Bonnetblanc, Charalambos Papaxanthis et T. Pozzo. 2009. « Modular Control of Pointing beyond Arm's Length » [en en]. *Journal of Neuroscience* 29, n° 1 (janvier) : 191-205. ISSN : 0270-6474, 1529-2401. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3426-08.2009>.
- Berret, B, Enrico Chiovetto, Francesco Nori et Thierry Pozzo. 2011. « Evidence for Composite Cost Functions in Arm Movement Planning: An Inverse Optimal Control Approach » [en en], sous la direction de Jörn Diedrichsen. *PLoS Computational Biology* 7, n° 10 (octobre) : e1002183. ISSN : 1553-7358. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1002183>.
- Berret, B, Christian Darlot, Frédéric Jean, Thierry Pozzo, Charalambos Papaxanthis et Jean Paul Gauthier. 2008a. « The Inactivation Principle: Mathematical Solutions Minimizing the Absolute Work and Biological Implications for the Planning of Arm Movements » [en en], sous la direction de Karl J. Friston. *PLoS Computational Biology* 4, n° 10 (octobre) : e1000194. ISSN : 1553-7358. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1000194>.
- Berret, B, J. -P. Gauthier et Charalambos Papaxanthis. 2008b. « How humans control arm movements » [en en]. *Proceedings of the Steklov Institute of Mathematics* 261, n° 1 (juillet) : 44-58. ISSN : 0081-5438, 1531-8605. <https://doi.org/10.1134/S0081543808020053>.
- Berret, Bastien, Ioannis Delis, Jérémie Gaveau et Frédéric Jean. 2019. « Optimality and Modularity in Human Movement: From Optimal Control to Muscle Synergies » [en en]. In *Biomechanics of Anthropomorphic Systems*, sous la direction de Gentiane Venture, Jean-Paul Laumond et Bruno Watier, 124 : 105-133. Series Title: Springer Tracts in Advanced Robotics. Cham : Springer International Publishing. ISBN : 978-3-319-93869-1 978-3-319-93870-7. https://doi.org/10.1007/978-3-319-93870-7_6.

- Bertram, John E.A. et Andy Ruina. 2001. « Multiple Walking Speed–frequency Relations are Predicted by Constrained Optimization » [en en]. *Journal of Theoretical Biology* 209, n° 4 (avril) : 445-453. ISSN : 00225193. <https://doi.org/10.1006/jtbi.2001.2279>.
- Blinkouskaya, Yana et Johannes Weickenmeier. 2021. « Brain Shape Changes Associated With Cerebral Atrophy in Healthy Aging and Alzheimer’s Disease ». *Frontiers in Mechanical Engineering* 7 (juillet) : 705653. ISSN : 2297-3079. <https://doi.org/10.3389/fmech.2021.705653>.
- Bloom, David E., David Canning et Alyssa Lubet. 2015. « Global Population Aging: Facts, Challenges, Solutions & Perspectives » [en en]. *Daedalus* 144, n° 2 (avril) : 80-92. ISSN : 0011-5266, 1548-6192. https://doi.org/10.1162/DAED_a_00332.
- Boessenkool, J. J., E.-J. Nijhof et C. J. Erkelens. 1998. « A comparison of curvatures of left and right hand movements in a simple pointing task ». *Experimental Brain Research* 120, n° 3 (mai) : 369-376. ISSN : 0014-4819, 1432-1106. <https://doi.org/10.1007/s002210050410>.
- Bohannon, R. W. 1997. « Comfortable and maximum walking speed of adults aged 20-79 years: reference values and determinants » [en eng]. *Age and Ageing* 26, n° 1 (janvier) : 15-19. ISSN : 0002-0729. <https://doi.org/10.1093/ageing/26.1.15>.
- Boisgontier, Matthieu P. et Vincent Nougier. 2013. « Ageing of internal models: from a continuous to an intermittent proprioceptive control of movement » [en en]. *AGE* 35, n° 4 (août) : 1339-1355. ISSN : 0161-9152, 1574-4647. <https://doi.org/10.1007/s11357-012-9436-4>.
- Bomasang-Layno, Emily et Rachel Bronsther. 2021. « Diagnosis and Treatment of Alzheimer’s Disease: » [en en]. *Delaware Journal of Public Health* 7, n° 4 (septembre) : 74-85. ISSN : 2639-6378. <https://doi.org/10.32481/djph.2021.09.009>.
- Bongaarts, John. 2009. « Human population growth and the demographic transition » [en en]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364, n° 1532 (octobre) : 2985-2990. ISSN : 0962-8436, 1471-2970. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0137>.
- Borg, G. 1962. *Physical performance and perceived exertion*. Physical performance and perceived exertion. Pages: 64. Oxford, England : Univer. Lund.
- . 1998. *Borg’s perceived exertion and pain scales*. Borg’s perceived exertion and pain scales. Pages: viii, 104. Champaign, IL, US : Human Kinetics. ISBN : 0-88011-623-4 (Paperback).
- Bottini, Gabriella, Roberto Sterzi, Eraldo Paulesu, Giuseppe Vallar, Stefano F. Cappa, Francesco Erminio, Richard E. Passingham, Chris D. Frith et Richard S.J. Frackowiak. 1994. « Identification of the central vestibular projections in man: a positron emission tomography activation study » [en en]. *Experimental Brain Research* 99, n° 1 (mai). ISSN : 0014-4819, 1432-1106. <https://doi.org/10.1007/BF00241421>.
- Bouchouras, Georgios, Glykeria Patsika, Vassilia Hatzitaki et Eleftherios Kellis. 2015. « Kinematics and knee muscle activation during sit-to-stand movement in women with knee osteoarthritis » [en en]. *Clinical Biomechanics* 30, n° 6 (juillet) : 599-607. ISSN : 02680033. <https://doi.org/10.1016/j.clinbiomech.2015.03.025>.

- Boyer, Katherine A., Kate L. Hayes, Brian R. Umberger, Peter Gabriel Adamczyk, Jonathan F. Bean, Jennifer S. Brach, Brian C. Clark, D. J. Clark, Luigi Ferrucci, James Finley, Jason R. Franz, Yvonne M. Golightly, Tibor Hortobágyi, Sandra Hunter, Marco Narici, Barbara Nicklas, Thomas Roberts, Gregory Sawicki, Eleanor Simonsick et Jane A. Kent. 2023. « Age-related changes in gait biomechanics and their impact on the metabolic cost of walking: Report from a National Institute on Aging workshop » [en en]. *Experimental Gerontology* 173 (mars) : 112102. ISSN : 05315565. <https://doi.org/10.1016/j.exger.2023.112102>.
- Bringoux, L., J. Blouin, T. Coyle, H. Ruget et L. Mouchnino. 2012. « Effect of gravity-like torque on goal-directed arm movements in microgravity » [en en]. *Journal of Neurophysiology* 107, n° 9 (mai) : 2541-2548. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.00364.2011>.
- Brockway, J. M. 1987. « Derivation of formulae used to calculate energy expenditure in man » [en eng]. *Human Nutrition. Clinical Nutrition* 41, n° 6 (novembre) : 463-471. ISSN : 0263-8290.
- Bronstein, A. M., D. A. Pérennou, M. Guerraz, D. Playford et P. Rudge. 2003. « Dissociation of visual and haptic vertical in two patients with vestibular nuclear lesions » [en en]. *Neurology* 61, n° 9 (novembre) : 1260-1262. ISSN : 0028-3878, 1526-632X. <https://doi.org/10.1212/01.WNL.0000086815.22816.DC>.
- Brooks, S. V. et J. A. Faulkner. 1994. « Skeletal muscle weakness in old age: underlying mechanisms » [en eng]. *Medicine and Science in Sports and Exercise* 26, n° 4 (avril) : 432-439. ISSN : 0195-9131.
- Brown, James H., James F. Gillooly, Andrew P. Allen, Van M. Savage et Geoffrey B. West. 2004. « TOWARD A METABOLIC THEORY OF ECOLOGY » [en en]. *Ecology* 85, n° 7 (juillet) : 1771-1789. ISSN : 0012-9658. <https://doi.org/10.1890/03-9000>.
- Bruening, Garrick W., Robert J. Courter, Shruthi Sukumar, Megan K. O'Brien et Alaa A. Ahmed. 2024. « Disentangling the effects of metabolic cost and accuracy on movement speed » [en en], sous la direction de Vikram Chib. *PLOS Computational Biology* 20, n° 5 (mai) : e1012169. ISSN : 1553-7358. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1012169>.
- Buckles, Virginia Diggles. 1993. « Age-Related Slowing » [en en]. In *Sensorimotor Impairment in the Elderly*, sous la direction de George E. Stelmach et Volker Hömberg, 73-87. Dordrecht : Springer Netherlands. ISBN : 978-94-010-4872-9 978-94-011-1976-4. https://doi.org/10.1007/978-94-011-1976-4_6.
- Buneo, C. A., J. F. Soechting et M. Flanders. 1994. « Muscle activation patterns for reaching: the representation of distance and time » [en en]. *Journal of Neurophysiology* 71, n° 4 (avril) : 1546-1558. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.1994.71.4.1546>.
- Bunzeck, Nico, Tineke K. Steiger, Ulrike M. Krämer, Kerstin Luedtke, Lisa Marshall, Jonas Obleser et Sarah Tune. 2024. « Trajectories and contributing factors of neural compensation in healthy and pathological aging » [en en]. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 156 (janvier) : 105489. ISSN : 01497634. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2023.105489>.
- Burdet, Etienne, Rieko Osu, David W. Franklin, Theodore E. Milner et Mitsuo Kawato. 2001. « The central nervous system stabilizes unstable dynamics by learning optimal impedance » [en en]. *Nature* 414, n° 6862 (novembre) : 446-449. ISSN : 0028-0836, 1476-4687. <https://doi.org/10.1038/35106566>.

- Butler, Annie A., Stephen R. Lord, Mark W. Rogers et Richard C. Fitzpatrick. 2008. « Muscle weakness impairs the proprioceptive control of human standing » [en en]. *Brain Research* 1242 (novembre) : 244-251. ISSN : 00068993. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2008.03.094>.
- Cabeza, Roberto. 2002. « Hemispheric asymmetry reduction in older adults: The HAROLD model. » [en en]. *Psychology and Aging* 17 (1) : 85-100. ISSN : 1939-1498, 0882-7974. <https://doi.org/10.1037/0882-7974.17.1.85>.
- Cabeza, Roberto, Marilyn Albert, Sylvie Belleville, Fergus I. M. Craik, Audrey Duarte, Cheryl L. Grady, Ulman Lindenberger, Lars Nyberg, Denise C. Park, Patricia A. Reuter-Lorenz, Michael D. Rugg, Jason Steffener et M. Natasha Rajah. 2018. « Maintenance, reserve and compensation: the cognitive neuroscience of healthy ageing » [en en]. *Nature Reviews Neuroscience* 19, n° 11 (novembre) : 701-710. ISSN : 1471-003X, 1471-0048. <https://doi.org/10.1038/s41583-018-0068-2>.
- Cabeza, Roberto, Nicole D. Anderson, Jill K. Locantore et Anthony R. McIntosh. 2002. « Aging Gracefully: Compensatory Brain Activity in High-Performing Older Adults » [en en]. *NeuroImage* 17, n° 3 (novembre) : 1394-1402. ISSN : 10538119. <https://doi.org/10.1006/nimg.2002.1280>.
- Cabeza, Roberto, Cheryl L. Grady, Lars Nyberg, Anthony R. McIntosh, Endel Tulving, Shitij Kapur, Janine M. Jennings, Sylvain Houle et Fergus I. M. Craik. 1997. « Age-Related Differences in Neural Activity during Memory Encoding and Retrieval: A Positron Emission Tomography Study » [en en]. *The Journal of Neuroscience* 17, n° 1 (janvier) : 391-400. ISSN : 0270-6474, 1529-2401. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.17-01-00391.1997>.
- Cakmak, Sabit, Chris Hebborn, Lauren Pinault, Eric Lavigne, Jennifer Vanos, Dan Lawson Crouse et Michael Tjepkema. 2018. « Associations between long-term PM2.5 and ozone exposure and mortality in the Canadian Census Health and Environment Cohort (CANHEC), by spatial synoptic classification zone » [en en]. *Environment International* 111 (février) : 200-211. ISSN : 01604120. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2017.11.030>.
- Čakrt, Ondřej, Kryštof Slabý, Jan Kmet', Pavel Kolář et Jaroslav Jeřábek. 2016. « Subjective visual and haptic vertical in young and elderly » [en en]. *Journal of Vestibular Research* 25, n°s 5-6 (janvier) : 195-199. ISSN : 09574271, 18786464. <https://doi.org/10.3233/VES-150562>.
- Carpenter, M.G., C.D. Murnaghan et J.T. Inglis. 2010. « Shifting the balance: evidence of an exploratory role for postural sway » [en en]. *Neuroscience* 171, n° 1 (novembre) : 196-204. ISSN : 03064522. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2010.08.030>.
- Caruthers, Elena J., Julie A. Thompson, Ajit M.W. Chaudhari, Laura C. Schmitt, Thomas M. Best, Katherine R. Saul et Robert A. Siston. 2016. « Muscle Forces and Their Contributions to Vertical and Horizontal Acceleration of the Center of Mass During Sit-to-Stand Transfer in Young, Healthy Adults ». *Journal of Applied Biomechanics* 32, n° 5 (octobre) : 487-503. ISSN : 1065-8483, 1543-2688. <https://doi.org/10.1123/jab.2015-0291>.
- Carver, Sean, Tim Kiemel, Herman Van Der Kooij et John J. Jeka. 2005. « Comparing internal models of the dynamics of the visual environment » [en en]. *Biological Cybernetics* 92, n° 3 (mars) : 147-163. ISSN : 0340-1200, 1432-0770. <https://doi.org/10.1007/s00422-004-0535-x>.

- Cassady, Kaitlin, Holly Gagnon, Erin Freiburger, Poortata Lalwani, Molly Simmonite, Denise C. Park, Scott J. Peltier, Stephan F. Taylor, Daniel H. Weissman, Rachael D. Seidler et Thad A. Polk. 2020a. « Network segregation varies with neural distinctiveness in sensorimotor cortex » [en en]. *NeuroImage* 212 (mai) : 116663. ISSN : 10538119. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2020.116663>.
- Cassady, Kaitlin, Holly Gagnon, Poortata Lalwani, Molly Simmonite, Bradley Foerster, Denise Park, Scott J. Peltier, Myria Petrou, Stephan F. Taylor, Daniel H. Weissman, Rachael D. Seidler et Thad A. Polk. 2019. « Sensorimotor network segregation declines with age and is linked to GABA and to sensorimotor performance » [en en]. *NeuroImage* 186 (février) : 234-244. ISSN : 10538119. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2018.11.008>.
- Cassady, Kaitlin, Marit F L Ruitenber, Patricia A Reuter-Lorenz, Mark Tommerdahl et Rachael D Seidler. 2020b. « Neural Dedifferentiation across the Lifespan in the Motor and Somatosensory Systems » [en en]. *Cerebral Cortex* 30, n° 6 (mai) : 3704-3716. ISSN : 1047-3211, 1460-2199. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhz336>.
- Casteran, Matthieu, Pauline M Hilt, France Mourey, Patrick Manckoundia, Robert French et Elizabeth Thomas. 2018. « Shifts in Key Time Points and Strategies for a Multisegment Motor Task in Healthy Aging Subjects » [en en]. *The Journals of Gerontology: Series A* 73, n° 12 (novembre) : 1609-1617. ISSN : 1079-5006, 1758-535X. <https://doi.org/10.1093/gerona/gly066>.
- Cattagni, T., G. Scaglioni, D. Laroche, V. Gremeaux et A. Martin. 2016. « The involvement of ankle muscles in maintaining balance in the upright posture is higher in elderly fallers » [en en]. *Experimental Gerontology* 77 (mai) : 38-45. ISSN : 05315565. <https://doi.org/10.1016/j.exger.2016.02.010>.
- Cavagna, G A, H Thys et A Zamboni. 1976. « The sources of external work in level walking and running. » [en en]. *The Journal of Physiology* 262, n° 3 (novembre) : 639-657. ISSN : 0022-3751, 1469-7793. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1976.sp011613>.
- Chambellant, Florian, Jeremie Gaveau, Charalambos Papaxanthis et Elizabeth Thomas. 2024. « Deactivation and Collective Phasic Muscular Tuning for Pointing Direction: Insights from Machine Learning » [en en]. *Heliyon* (juin) : e33461. ISSN : 24058440. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e33461>.
- Chambers, Toby L., Timothy R. Burnett, Ulrika Raue, Gary A. Lee, W. Holmes Finch, Bruce M. Graham, Todd A. Trappe et Scott Trappe. 2020. « Skeletal muscle size, function, and adiposity with lifelong aerobic exercise » [en en]. *Journal of Applied Physiology* 128, n° 2 (février) : 368-378. ISSN : 8750-7587, 1522-1601. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00426.2019>.
- Chen, Tzurei et Li-Shan Chou. 2013. « Altered center of mass control during sit-to-walk in elderly adults with and without history of falling » [en en]. *Gait & Posture* 38, n° 4 (septembre) : 696-701. ISSN : 09666362. <https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2013.03.007>.
- Cheng, Ying, Yuzhong Zhang, Weijun Ma, Yanfei Chen, Qing Zhang et Min Xu. 2022. « Effect of age on virtual reality-assisted subjective visual vertical and subjective visual horizontal at different head-tilt angles » [en en]. *Brazilian Journal of Otorhinolaryngology* 88 (novembre) : S139-S146. ISSN : 18088694. <https://doi.org/10.1016/j.bjorl.2022.10.001>.

- Chern, Jen-Suh, Sai-Wei Yang et Ching-Yi Wu. 2006. « Whole-Body Reaching as a Measure of Dynamic Balance in Patients with Stroke: » [en en]. *American Journal of Physical Medicine & Rehabilitation* 85, n° 3 (mars) : 201-208. ISSN : 0894-9115. <https://doi.org/10.1097/01.phm.0000200357.98448.d7>.
- Chetty, Raj, Michael Stepner, Sarah Abraham, Shelby Lin, Benjamin Scuderi, Nicholas Turner, Augustin Bergeron et David Cutler. 2016. « The Association Between Income and Life Expectancy in the United States, 2001-2014 » [en en]. *JAMA* 315, n° 16 (avril) : 1750. ISSN : 0098-7484. <https://doi.org/10.1001/jama.2016.4226>.
- Cheval, Boris, Eda Tipura, Nicolas Burra, Jaromil Frossard, Julien Chanal, Dan Orsholits, Rémi Radel et Matthieu P. Boisgontier. 2018. « Avoiding sedentary behaviors requires more cortical resources than avoiding physical activity: An EEG study » [en en]. *Neuropsychologia* 119 (octobre) : 68-80. ISSN : 00283932. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2018.07.029>.
- Chiovetto, E., B. Berret et T. Pozzo. 2010. « Tri-dimensional and triphasic muscle organization of whole-body pointing movements » [en en]. *Neuroscience* 170, n° 4 (novembre) : 1223-1238. ISSN : 03064522. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2010.07.006>.
- Christou, Evangelos A. 2011. « Aging and variability of voluntary contractions » [en eng]. *Exercise and Sport Sciences Reviews* 39, n° 2 (avril) : 77-84. ISSN : 1538-3008. <https://doi.org/10.1097/JES.0b013e31820b85ab>.
- Chun-Ju Chang, Yu-Shin Chang et Sai-Wei Yang. 2013. « Using single leg standing time to predict the fall risk in elderly ». In *2013 35th Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society (EMBC)*, 7456-7458. Osaka : IEEE, juillet. ISBN : 978-1-4577-0216-7. <https://doi.org/10.1109/EMBC.2013.6611282>.
- Cisneros, Elizabeth, Sheer Karny, Richard B. Ivry et Jonathan Tsay. 2024. « Differential Aging Effects on Implicit and Explicit Sensorimotor Learning » [en en] (juillet). <https://doi.org/10.1101/2024.07.02.601091>.
- Clark, Brian C., Adam J. Woods, Leatha A. Clark, Cody R. Criss, Reza Shadmehr et Dustin R. Grooms. 2019. « The Aging Brain & the Dorsal Basal Ganglia: Implications for Age-Related Limitations of Mobility » [en eng]. *Advances in Geriatric Medicine and Research* 1 : e190008. <https://doi.org/10.20900/agmr20190008>.
- Clark, D. J. 2015. « Automaticity of walking: functional significance, mechanisms, measurement and rehabilitation strategies ». *Frontiers in Human Neuroscience* 9 (mai). ISSN : 1662-5161. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2015.00246>.
- Clark, D. J., E. A. Christou, S. A. Ring, J. B. Williamson et L. Doty. 2014. « Enhanced Somatosensory Feedback Reduces Prefrontal Cortical Activity During Walking in Older Adults » [en en]. *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences* 69, n° 11 (novembre) : 1422-1428. ISSN : 1079-5006, 1758-535X. <https://doi.org/10.1093/gerona/glu125>.
- Cohen, Alan A., Véronique Legault et Tamàs Fülöp. 2020. « What if there's no such thing as "aging"? » [En en]. *Mechanisms of Ageing and Development* 192 (décembre) : 111344. ISSN : 00476374. <https://doi.org/10.1016/j.mad.2020.111344>.

- Colson, Serge, Michel Pousson, Alain Martin et Jacques Van Hoecke. 1999. « Isokinetic elbow flexion and coactivation following eccentric training » [en en]. *Journal of Electromyography and Kinesiology* 9, n° 1 (janvier) : 13-20. ISSN : 10506411. [https://doi.org/10.1016/S1050-6411\(98\)00025-X](https://doi.org/10.1016/S1050-6411(98)00025-X).
- Cotes, J. E. et F. Meade. 1960. « THE ENERGY EXPENDITURE AND MECHANICAL ENERGY DEMAND IN WALKING » [en en]. *Ergonomics* 3, n° 2 (avril) : 97-119. ISSN : 0014-0139, 1366-5847. <https://doi.org/10.1080/00140136008930473>.
- Cover, Thomas M. 1965. « Geometrical and Statistical Properties of Systems of Linear Inequalities with Applications in Pattern Recognition ». *IEEE Transactions on Electronic Computers* EC-14, n° 3 (juin) : 326-334. ISSN : 0367-7508. <https://doi.org/10.1109/PGEC.1965.264137>.
- Craik, Kenneth J. W. 1943. *The nature of explanation* [en eng]. 1. paperback ed. [with postscript]. Cambridge : Univ. Press. ISBN : 978-0-521-09445-0 978-0-521-04755-5.
- Crevecoeur, Frédéric, Jean-Louis Thonnard et Philippe Lefèvre. 2009. « Optimal Integration of Gravity in Trajectory Planning of Vertical Pointing Movements » [en en]. *Journal of Neurophysiology* 102, n° 2 (août) : 786-796. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.00113.2009>.
- Cruickshanks, K. J., T. L. Wiley, T. S. Tweed, B. E.K. Klein, R. Klein, J. A. Mares-Perlman et D. M. Nondahl. 1998. « Prevalence of Hearing Loss in Older Adults in Beaver Dam, Wisconsin: The Epidemiology of Hearing Loss Study » [en en]. *American Journal of Epidemiology* 148, n° 9 (novembre) : 879-886. ISSN : 0002-9262, 1476-6256. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aje.a009713>.
- Cruz-Jentoft, Alfonso J et Avan A Sayer. 2019. « Sarcopenia » [en en]. *The Lancet* 393, n° 10191 (juin) : 2636-2646. ISSN : 01406736. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(19\)31138-9](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(19)31138-9).
- Culig, Luka, Xixia Chu et Vilhelm A. Bohr. 2022. « Neurogenesis in aging and age-related neurodegenerative diseases » [en en]. *Ageing Research Reviews* 78 (juin) : 101636. ISSN : 15681637. <https://doi.org/10.1016/j.arr.2022.101636>.
- Curtis, Elizabeth, Anna Litwic, Cyrus Cooper et Elaine Dennison. 2015. « Determinants of Muscle and Bone Aging: DETERMINANTS OF MUSCLE AND BONE AGING » [en en]. *Journal of Cellular Physiology* 230, n° 11 (novembre) : 2618-2625. ISSN : 00219541. <https://doi.org/10.1002/jcp.25001>.
- d'Avella, Andrea, Laure Fernandez, Alessandro Portone et Francesco Lacquaniti. 2008. « Modulation of Phasic and Tonic Muscle Synergies With Reaching Direction and Speed » [en en]. *Journal of Neurophysiology* 100, n° 3 (septembre) : 1433-1454. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.01377.2007>.
- d'Avella, Andrea, Alessandro Portone, Laure Fernandez et Francesco Lacquaniti. 2006. « Control of Fast-Reaching Movements by Muscle Synergy Combinations » [en en]. *The Journal of Neuroscience* 26, n° 30 (juillet) : 7791-7810. ISSN : 0270-6474, 1529-2401. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0830-06.2006>.

- Dakin, Christopher J. et Ari Rosenberg. 2018. « Gravity estimation and verticality perception » [en en]. In *Handbook of Clinical Neurology*, 159 : 43-59. Elsevier. ISBN : 978-0-444-63916-5. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63916-5.00003-3>.
- Dalton, Dayna S., Karen J. Cruickshanks, Barbara E. K. Klein, Ronald Klein, Terry L. Wiley et David M. Nondahl. 2003. « The Impact of Hearing Loss on Quality of Life in Older Adults » [en en]. *The Gerontologist* 43, n° 5 (octobre) : 661-668. ISSN : 1758-5341, 0016-9013. <https://doi.org/10.1093/geront/43.5.661>.
- Darling, W.G., J.D. Cooke et S.H. Brown. 1989. « Control of simple arm movements in elderly humans » [en en]. *Neurobiology of Aging* 10, n° 2 (mars) : 149-157. ISSN : 01974580. [https://doi.org/10.1016/0197-4580\(89\)90024-9](https://doi.org/10.1016/0197-4580(89)90024-9).
- Dattani, Saloni, Lucas Rodés-Guirao, Hannah Ritchie, Esteban Ortiz-Ospina et Max Roser. 2023. « Life Expectancy ». <https://ourworldindata.org/life-expectancy>, *Our World in Data*.
- Davies, Robert E. 1970. « Studying Muscle: *First and Last Experiments in Muscle Mechanics* . A. V. Hill. Cambridge University Press, New York, 1970. xvi, 144 pp., illus. \$9.50. » [en en]. *Science* 169, n° 3950 (septembre) : 1068-1069. ISSN : 0036-8075, 1095-9203. <https://doi.org/10.1126/science.169.3950.1068.b>.
- Day, Brian L., Dilek Ocal, Amy Peters, Matthew J. Bancroft, David Cash, Diego Kaski, Sebastian J. Crutch et Keir X. X. Yong. 2022. « Altered visual and haptic verticality perception in posterior cortical atrophy and Alzheimer's disease » [en en]. *The Journal of Physiology* 600, n° 2 (janvier) : 373-391. ISSN : 0022-3751, 1469-7793. <https://doi.org/10.1113/JP282289>.
- De Groote, Friedl, Stefanie Vandevyvere, Florian Vanhevel et Jean-Jacques Orban De Xivry. 2021. « Validation of a smartphone embedded inertial measurement unit for measuring postural stability in older adults » [en en]. *Gait & Posture* 84 (février) : 17-23. ISSN : 09666362. <https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2020.11.017>.
- De Morree, Helma M. et Samuele M. Marcora. 2015. « Psychobiology of Perceived Effort During Physical Tasks » [en en]. In *Handbook of Biobehavioral Approaches to Self-Regulation*, sous la direction de Guido H.E. Gendolla, Mattie Tops et Sander L. Koole, 255-270. New York, NY : Springer New York. ISBN : 978-1-4939-1235-3 978-1-4939-1236-0. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-1236-0_17.
- DeLong, John P., Jordan G. Okie, Melanie E. Moses, Richard M. Sibly et James H. Brown. 2010. « Shifts in metabolic scaling, production, and efficiency across major evolutionary transitions of life » [en en]. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107, n° 29 (juillet) : 12941-12945. ISSN : 0027-8424, 1091-6490. <https://doi.org/10.1073/pnas.1007783107>.
- Demontiero, Odom, Christopher Vidal et Gustavo Duque. 2012. « Aging and bone loss: new insights for the clinician » [en en]. *Therapeutic Advances in Musculoskeletal Disease* 4, n° 2 (avril) : 61-76. ISSN : 1759-720X, 1759-7218. <https://doi.org/10.1177/1759720X11430858>.
- Der, Geoff et Ian J. Deary. 2006. « Age and sex differences in reaction time in adulthood: Results from the United Kingdom Health and Lifestyle Survey. » [en en]. *Psychology and Aging* 21, n° 1 (mars) : 62-73. ISSN : 1939-1498, 0882-7974. <https://doi.org/10.1037/0882-7974.21.1.62>.

- Deschamps, Thibault, Olivier Beauchet, Cédric Annweiler, Christophe Cornu et Jean-Baptiste Mignardot. 2014. « Postural control and cognitive decline in older adults: Position versus velocity implicit motor strategy » [en en]. *Gait & Posture* 39, n° 1 (janvier) : 628-630. ISSN : 09666362. <https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2013.07.001>.
- Deschamps, Thibault, Camille G. Le Goff, Gilles Berrut, Christophe Cornu et Jean-Baptiste Mignardot. 2016. « A decision model to predict the risk of the first fall onset » [en en]. *Experimental Gerontology* 81 (août) : 51-55. ISSN : 05315565. <https://doi.org/10.1016/j.exger.2016.04.016>.
- Di Giulio, Irene, Constantinos N. Maganaris, Vasilios Baltzopoulos et Ian D. Loram. 2009. « The proprioceptive and agonist roles of gastrocnemius, soleus and tibialis anterior muscles in maintaining human upright posture » [en en]. *The Journal of Physiology* 587, n° 10 (mai) : 2399-2416. ISSN : 0022-3751, 1469-7793. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2009.168690>.
- Didier, J. P., F. Mourey, L. Brondel, I. Marcer, C. Milan, J. M. Casillas, B. Verges et J. K. D. Winsland. 1993. « The Energetic Cost of Some Daily Activities: A Comparison in a Young and Old Population » [en en]. *Age and Ageing* 22 (2) : 90-96. ISSN : 0002-0729, 1468-2834. <https://doi.org/10.1093/ageing/22.2.90>.
- Diederich, Adele, Hans Colonius et Annette Schomburg. 2008. « Assessing age-related multisensory enhancement with the time-window-of-integration model » [en en]. *Neuropsychologia* 46, n° 10 (août) : 2556-2562. ISSN : 00283932. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2008.03.026>.
- Diedrichsen, Jörn. 2007. « Optimal Task-Dependent Changes of Bimanual Feedback Control and Adaptation » [en en]. *Current Biology* 17, n° 19 (octobre) : 1675-1679. ISSN : 09609822. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.08.051>.
- Donelan, J. Maxwell, Rodger Kram et Arthur D. Kuo. 2002. « Mechanical work for step-to-step transitions is a major determinant of the metabolic cost of human walking » [en en]. *Journal of Experimental Biology* 205, n° 23 (décembre) : 3717-3727. ISSN : 1477-9145, 0022-0949. <https://doi.org/10.1242/jeb.205.23.3717>.
- Draper, Brian, Monica Cations, Fiona White, Julian Trollor, Clement Loy, Henry Brodaty, Perminder Sachdev, Peter Gonski, Apo Demirkol, Robert G. Cumming et Adrienne Withall. 2016. « Time to diagnosis in young-onset dementia and its determinants: the INSPIRED study: Time to diagnosis in young-onset dementia » [en en]. *International Journal of Geriatric Psychiatry* 31, n° 11 (novembre) : 1217-1224. ISSN : 08856230. <https://doi.org/10.1002/gps.4430>.
- Dudley, G. A., R. T. Harris, M. R. Duvoisin, B. M. Hather et P. Buchanan. 1990. « Effect of voluntary vs. artificial activation on the relationship of muscle torque to speed » [en en]. *Journal of Applied Physiology* 69, n° 6 (décembre) : 2215-2221. ISSN : 8750-7587, 1522-1601. <https://doi.org/10.1152/jappl.1990.69.6.2215>.
- Economic and Social Affairs, United Nations Department of. 2022. *World population prospects 2022: summary of results* [en eng]. OCLC: 1377293288. New York : United Nations. ISBN : 978-92-1-148373-4.

- Eikema, Diderik Jan Anthony, Vassilia Hatzitaki, Dimitrios Tzovaras et Charalambos Papaxanthis. 2012. « Age-dependent modulation of sensory reweighting for controlling posture in a dynamic virtual environment » [en eng]. *Age (Dordrecht, Netherlands)* 34, n° 6 (décembre) : 1381-1392. ISSN : 1574-4647. <https://doi.org/10.1007/s11357-011-9310-9>.
- Emken, Jeremy L., Raul Benitez, Athanasios Sideris, James E. Bobrow et David J. Reinkensmeyer. 2007. « Motor Adaptation as a Greedy Optimization of Error and Effort » [en en]. *Journal of Neurophysiology* 97, n° 6 (juin) : 3997-4006. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.01095.2006>.
- Enzenbach, Cornelia, Barbara Wicklein, Kerstin Wirkner et Markus Loeffler. 2019. « Evaluating selection bias in a population-based cohort study with low baseline participation: the LIFE-Adult-Study » [en en]. *BMC Medical Research Methodology* 19, n° 1 (décembre) : 135. ISSN : 1471-2288. <https://doi.org/10.1186/s12874-019-0779-8>.
- Ernst, Marc O. et Martin S. Banks. 2002. « Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion » [en en]. *Nature* 415, n° 6870 (janvier) : 429-433. ISSN : 0028-0836, 1476-4687. <https://doi.org/10.1038/415429a>.
- Ernst, Marc O. et Heinrich H. Bühlhoff. 2004. « Merging the senses into a robust percept » [en en]. *Trends in Cognitive Sciences* 8, n° 4 (avril) : 162-169. ISSN : 13646613. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2004.02.002>.
- Faisal, A. Aldo, Luc P. J. Selen et Daniel M. Wolpert. 2008. « Noise in the nervous system » [en en]. *Nature Reviews Neuroscience* 9, n° 4 (avril) : 292-303. ISSN : 1471-003X, 1471-0048. <https://doi.org/10.1038/nrn2258>.
- Famié, Sylvain, Mehdi Ammi, Vincent Bourdin et Michel-Ange Amorim. 2022. « Evidence for an internal model of friction when controlling kinetic energy at impact to slide an object along a surface toward a target » [en en], sous la direction de Stefan Glasauer. *PLOS ONE* 17, n° 2 (février) : e0264370. ISSN : 1932-6203. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0264370>.
- Fautrelle, Lilian, Bastien Berret, Enrico Chiovetto, Thierry Pozzo et François Bonnetblanc. 2010. « Equilibrium constraints do not affect the timing of muscular synergies during the initiation of a whole body reaching movement » [en en]. *Experimental Brain Research* 203, n° 1 (mai) : 147-158. ISSN : 0014-4819, 1432-1106. <https://doi.org/10.1007/s00221-010-2219-1>.
- Fernandez, Natalia B., Mélanie Hars, Andrea Trombetti et Patrik Vuilleumier. 2019. « Age-related changes in attention control and their relationship with gait performance in older adults with high risk of falls » [en en]. *NeuroImage* 189 (avril) : 551-559. ISSN : 10538119. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2019.01.030>.
- Ferrari, Camilla et Sandro Sorbi. 2021. « The complexity of Alzheimer's disease: an evolving puzzle » [en en]. *Physiological Reviews* 101, n° 3 (juillet) : 1047-1081. ISSN : 0031-9333, 1522-1210. <https://doi.org/10.1152/physrev.00015.2020>.
- Ferrucci, L., R. De Cabo, N. D. Knuth et S. Studenski. 2012. « Of Greek Heroes, Wiggling Worms, Mighty Mice, and Old Body Builders » [en en]. *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences* 67A, n° 1 (janvier) : 13-16. ISSN : 1079-5006, 1758-535X. <https://doi.org/10.1093/gerona/qlr046>.

- Fettrow, Tyler, Kathleen Hupfeld, Hendrik Reimann, Julia Choi, Chris Hass et Rachael Seidler. 2021a. « Age differences in adaptation of medial-lateral gait parameters during split-belt treadmill walking » [en en]. *Scientific Reports* 11, n° 1 (octobre) : 21148. ISSN : 2045-2322. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-00515-z>.
- Fettrow, Tyler, Kathleen Hupfeld, Grant Tays, D. J. Clark, Patricia A. Reuter-Lorenz et Rachael D. Seidler. 2021b. « Brain activity during walking in older adults: Implications for compensatory versus dysfunctional accounts » [en en]. *Neurobiology of Aging* 105 (septembre) : 349-364. ISSN : 01974580. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2021.05.015>.
- Finley, James M., Amy J. Bastian et Jinger S. Gottschall. 2013. « Learning to be economical: the energy cost of walking tracks motor adaptation » [en en]. *The Journal of Physiology* 591, n° 4 (février) : 1081-1095. ISSN : 0022-3751, 1469-7793. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2012.245506>.
- Fischer, Mary E., Karen J. Cruickshanks, Carla R. Schubert, Alex A. Pinto, Cynthia M. Carlsson, Barbara E. K. Klein, Ronald Klein et Ted S. Tweed. 2016. « Age-Related Sensory Impairments and Risk of Cognitive Impairment » [en en]. *Journal of the American Geriatrics Society* 64, n° 10 (octobre) : 1981-1987. ISSN : 0002-8614, 1532-5415. <https://doi.org/10.1111/jgs.14308>.
- Flanders, M. et U. Herrmann. 1992. « Two components of muscle activation: scaling with the speed of arm movement » [en en]. *Journal of Neurophysiology* 67, n° 4 (avril) : 931-943. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.1992.67.4.931>.
- Flanders, M., J. J. Pellegrini et J. F. Soechting. 1994. « Spatial/temporal characteristics of a motor pattern for reaching » [en en]. *Journal of Neurophysiology* 71, n° 2 (février) : 811-813. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.1994.71.2.811>.
- Flash, T et N Hogan. 1985. « The coordination of arm movements: an experimentally confirmed mathematical model » [en en]. *The Journal of Neuroscience* 5, n° 7 (juillet) : 1688-1703. ISSN : 0270-6474, 1529-2401. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.05-07-01688.1985>.
- Fookien, Jolande, Bianca R. Baltaretu, Deborah A. Barany, Gabriel Diaz, Jennifer A. Semrau, Tarkeshwar Singh et J. Douglas Crawford. 2023. « Perceptual-Cognitive Integration for Goal-Directed Action in Naturalistic Environments » [en en]. *The Journal of Neuroscience* 43, n° 45 (novembre) : 7511-7522. ISSN : 0270-6474, 1529-2401. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1373-23.2023>.
- Forbes, Patrick A., Anthony Chen et Jean-Sébastien Blouin. 2018. « Sensorimotor control of standing balance » [en en]. In *Handbook of Clinical Neurology*, 159 : 61-83. Elsevier. ISBN : 978-0-444-63916-5. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63916-5.00004-5>.
- Franklin, David W. et Daniel M. Wolpert. 2011. « Computational Mechanisms of Sensorimotor Control » [en en]. *Neuron* 72, n° 3 (novembre) : 425-442. ISSN : 08966273. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.10.006>.
- Fukata, Kazuhiro, Kazu Amimoto, Yuji Fujino, Masahide Inoue, Mamiko Inoue, Yosuke Takahashi, Shigeru Makita et Hidetoshi Takahashi. 2017. « The effects of aging on the subjective vertical in the frontal plane in healthy adults » [en en]. *Journal of Physical Therapy Science* 29 (11) : 1950-1953. ISSN : 0915-5287, 2187-5626. <https://doi.org/10.1589/jpts.29.1950>.

- Fukuchi, Claudiane Arakaki, Reginaldo Kisho Fukuchi et Marcos Duarte. 2019. « Effects of walking speed on gait biomechanics in healthy participants: a systematic review and meta-analysis » [en en]. *Systematic Reviews* 8, n° 1 (décembre) : 153. ISSN : 2046-4053. <https://doi.org/10.1186/s13643-019-1063-z>.
- Gage, J. R. 1990. « An overview of normal walking » [en eng]. *Instructional Course Lectures* 39 : 291-303. ISSN : 0065-6895.
- Galea, Mary P., Pazit Levinger, Noel Lythgo, Chris Cimoli, Robert Weller, Elizabeth Tully, Joan McMeeken et Roger Westh. 2008. « A Targeted Home- and Center-Based Exercise Program for People After Total Hip Replacement: A Randomized Clinical Trial » [en en]. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation* 89, n° 8 (août) : 1442-1447. ISSN : 00039993. <https://doi.org/10.1016/j.apmr.2007.11.058>.
- Galli, M., V. Cimolin, M. Crivellini et I. Campanini. 2008. « Quantitative analysis of sit to stand movement: Experimental set-up definition and application to healthy and hemiplegic adults » [en en]. *Gait & Posture* 28, n° 1 (juillet) : 80-85. ISSN : 09666362. <https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2007.10.003>.
- Galton, Francis. 1890. « 'Exhibition of instruments (1) for testing the perception of differences of tint, and (2) for determining reaction-time.' *Journal of the Anthropological Institute*(19 1890):27-9 ».
- Gaveau, J, Bastien Berret, Dora E Angelaki et Charalambos Papaxanthis. 2016. « Direction-dependent arm kinematics reveal optimal integration of gravity cues » [en en]. *eLife* 5 (novembre) : e16394. ISSN : 2050-084X. <https://doi.org/10.7554/eLife.16394>.
- Gaveau, J, Bastien Berret, Laurent Demougeot, Luciano Fadiga, Thierry Pozzo et Charalambos Papaxanthis. 2014. « Energy-related optimal control accounts for gravitational load: comparing shoulder, elbow, and wrist rotations » [en en]. *Journal of Neurophysiology* 111, n° 1 (janvier) : 4-16. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.01029.2012>.
- Gaveau, J, Sidney Grospretre, Bastien Berret, Dora E. Angelaki et Charalambos Papaxanthis. 2021. « A cross-species neural integration of gravity for motor optimization » [en en]. *Science Advances* 7, n° 15 (avril) : eabf7800. ISSN : 2375-2548. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abf7800>.
- Gaveau, J, Christos Paizis, Bastien Berret, Thierry Pozzo et Charalambos Papaxanthis. 2011. « Sensorimotor adaptation of point-to-point arm movements after spaceflight: the role of internal representation of gravity force in trajectory planning » [en en]. *Journal of Neurophysiology* 106, n° 2 (août) : 620-629. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.00081.2011>.
- Gaveau, J et Charalambos Papaxanthis. 2011. « The Temporal Structure of Vertical Arm Movements » [en en], sous la direction de Doo-Sup Choi. *PLoS ONE* 6, n° 7 (juillet) : e22045. ISSN : 1932-6203. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022045>.
- Gelman, Andrew et Hal Stern. 2006. « The Difference Between “Significant” and “Not Significant” is not Itself Statistically Significant » [en en]. *The American Statistician* 60, n° 4 (novembre) : 328-331. ISSN : 0003-1305, 1537-2731. <https://doi.org/10.1198/000313006X152649>.

- Gentili, R., V. Cahouet et Charalambos Papaxanthis. 2007. « Motor planning of arm movements is direction-dependent in the gravity field » [en en]. *Neuroscience* 145, n° 1 (mars) : 20-32. ISSN : 03064522. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2006.11.035>.
- Gielen, Stan. 2009. « Review of Models for the Generation of Multi-Joint Movements in 3-D ». In *Progress in Motor Control*, sous la direction de Dagmar Sternad, 629 : 523-550. Series Title: Advances in Experimental Medicine and Biology. Boston, MA : Springer US. ISBN : 978-0-387-77063-5 978-0-387-77064-2. https://doi.org/10.1007/978-0-387-77064-2_28.
- Goble, Daniel J., James P. Coxon, Nicole Wenderoth, Annouchka Van Impe et Stephan P. Swinnen. 2009. « Proprioceptive sensibility in the elderly: Degeneration, functional consequences and plastic-adaptive processes » [en en]. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 33, n° 3 (mars) : 271-278. ISSN : 01497634. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2008.08.012>.
- Goodpaster, B. H., S. W. Park, T. B. Harris, S. B. Kritchevsky, M. Nevitt, A. V. Schwartz, E. M. Simonsick, F. A. Tyllavsky, M. Visser, A. B. Newman et for the Health ABC Study. 2006. « The Loss of Skeletal Muscle Strength, Mass, and Quality in Older Adults: The Health, Aging and Body Composition Study » [en en]. *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences* 61, n° 10 (octobre) : 1059-1064. ISSN : 1079-5006, 1758-535X. <https://doi.org/10.1093/gerona/61.10.1059>.
- Gordon, A. M., A. F. Huxley et F. J. Julian. 1966. « The variation in isometric tension with sarcomere length in vertebrate muscle fibres » [en en]. *The Journal of Physiology* 184, n° 1 (mai) : 170-192. ISSN : 0022-3751, 1469-7793. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1966.sp007909>.
- Gross, M.M, P.J Stevenson, S.L Charette, G Pyka et R Marcus. 1998. « Effect of muscle strength and movement speed on the biomechanics of rising from a chair in healthy elderly and young women » [en en]. *Gait & Posture* 8, n° 3 (décembre) : 175-185. ISSN : 09666362. [https://doi.org/10.1016/S0966-6362\(98\)00033-2](https://doi.org/10.1016/S0966-6362(98)00033-2).
- Gueugneau, Nicolas, Alain Martin, Jérémie Gaveau et Charalambos Papaxanthis. 2023. « Gravity-efficient motor control is associated with contraction-dependent intracortical inhibition » [en en]. *iScience* 26, n° 7 (juillet) : 107150. ISSN : 25890042. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2023.107150>.
- Guillozet, Angela L., Sandra Weintraub, Deborah C. Mash et M. Marsel Mesulam. 2003. « Neurofibrillary Tangles, Amyloid, and Memory in Aging and Mild Cognitive Impairment » [en en]. *Archives of Neurology* 60, n° 5 (mai) : 729. ISSN : 0003-9942. <https://doi.org/10.1001/archneur.60.5.729>.
- Haggerty, S. E., A. R. Wu, K. H. Sienko et A. D. Kuo. 2017. « A shared neural integrator for human posture control » [en en]. *Journal of Neurophysiology* 118, n° 2 (août) : 894-903. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.00428.2016>.
- Haibach, Pamela, Semyon Slobounov et Karl Newell. 2009. « Egomotion and Vection in Young and Elderly Adults » [en en]. *Gerontology* 55 (6) : 637-643. ISSN : 0304-324X, 1423-0003. <https://doi.org/10.1159/000235816>.
- Hainline, Garrett, Robin D. Hainline, Reed Handlery et Stacy Fritz. 2023. « A Scoping Review of the Predictive Qualities of Walking Speed in Older Adults » [en en]. *Journal of Geriatric Physical Therapy* (octobre). ISSN : 1539-8412. <https://doi.org/10.1519/JPT.0000000000000398>.

- Harada, Taeko, Ichiro Miyai, Mitsuo Suzuki et Kisou Kubota. 2009. « Gait capacity affects cortical activation patterns related to speed control in the elderly » [en en]. *Experimental Brain Research* 193, n° 3 (mars) : 445-454. ISSN : 0014-4819, 1432-1106. <https://doi.org/10.1007/s00221-008-1643-y>.
- Hardwick, Robert M., Alexander D. Forrence, M. Gabriela Costello, Kathy Zackowski et Adrian M. Haith. 2022. « Age-related increases in reaction time result from slower preparation, not delayed initiation » [en en]. *Journal of Neurophysiology* 128, n° 3 (septembre) : 582-592. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.00072.2022>.
- Harris, Christopher M. et Daniel M. Wolpert. 1998. « Signal-dependent noise determines motor planning » [en en]. *Nature* 394, n° 6695 (août) : 780-784. ISSN : 0028-0836, 1476-4687. <https://doi.org/10.1038/29528>.
- Hassani, Asma, Fan Yang, Vincent Brost, France Mourey et Alexandre Kubicki. 2015. « Kinematic analysis of motor strategies in frail aged adults during the Timed Up and Go: how to spot the motor frailty? » [En en]. *Clinical Interventions in Aging* (février) : 505. ISSN : 1178-1998. <https://doi.org/10.2147/CIA.S74755>.
- Hawkins, Kelly A., Emily J. Fox, Janis J. Daly, Dorian K. Rose, Evangelos A. Christou, Theresa E. McGuirk, Dana M. Otzel, Katie A. Butera, Sudeshna A. Chatterjee et D. J. Clark. 2018. « Prefrontal over-activation during walking in people with mobility deficits: Interpretation and functional implications » [en en]. *Human Movement Science* 59 (juin) : 46-55. ISSN : 01679457. <https://doi.org/10.1016/j.humov.2018.03.010>.
- Hayes, Jack P., Chris R. Feldman et Miguel B. Araújo. 2018. « Mass-independent maximal metabolic rate predicts geographic range size of placental mammals » [en en], sous la direction de Marek Konarzewski. *Functional Ecology* 32, n° 5 (mai) : 1194-1202. ISSN : 0269-8463, 1365-2435. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13053>.
- Healy, Chadwick M., Max Berniker et Alaa A. Ahmed. 2023. « Learning vs. minding: How subjective costs can mask motor learning » [en en], sous la direction de Bradley R. King. *PLOS ONE* 18, n° 3 (mars) : e0282693. ISSN : 1932-6203. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0282693>.
- Helsen, Werner F., Florian Van Halewyck, Oron Levin, Matthieu P. Boisgontier, Ann Lavrysen et Digby Elliott. 2016. « Manual aiming in healthy aging: does proprioceptive acuity make the difference? » [En en]. *AGE* 38, n° 2 (avril) : 45. ISSN : 0161-9152, 1574-4647. <https://doi.org/10.1007/s11357-016-9908-z>.
- Henry, Mélanie et Stéphane Baudry. 2019. « Age-related changes in leg proprioception: implications for postural control » [en en]. *Journal of Neurophysiology* 122, n° 2 (août) : 525-538. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.00067.2019>.
- Heuninckx, Sofie, Nicole Wenderoth, Filiep Debaere, Ronald Peeters et Stephan P. Swinnen. 2005. « Neural Basis of Aging: The Penetration of Cognition into Action Control » [en en]. *The Journal of Neuroscience* 25, n° 29 (juillet) : 6787-6796. ISSN : 0270-6474, 1529-2401. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1263-05.2005>.

- Heuninckx, Sofie, Nicole Wenderoth et Stephan P. Swinnen. 2008. « Systems Neuroplasticity in the Aging Brain: Recruiting Additional Neural Resources for Successful Motor Performance in Elderly Persons » [en en]. *The Journal of Neuroscience* 28, n° 1 (janvier) : 91-99. ISSN : 0270-6474, 1529-2401. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3300-07.2008>.
- Hilt, P. M., B. Berret, Charalambos Papaxanthis, Paul Stapley et T. Pozzo. 2016. « Evidence for subjective values guiding posture and movement coordination in a free-endpoint whole-body reaching task » [en en]. *Scientific Reports* 6, n° 1 (avril) : 23868. ISSN : 2045-2322. <https://doi.org/10.1038/srep23868>.
- Himann, Joan E., David A. Cunningham, Peter A. Rechnitzer et Donald H. Paterson. 1988. « Age-related changes in speed of walking: » [en en]. *Medicine & Science in Sports & Exercise* 20 (2) : 161-166. ISSN : 0195-9131. <https://doi.org/10.1249/00005768-198820020-00010>.
- Hjelmborg, Jacob vB., Ivan Iachine, Axel Skytthe, James W. Vaupel, Matt McGue, Markku Koskenvuo, Jaakko Kaprio, Nancy L. Pedersen et Kaare Christensen. 2006. « Genetic influence on human lifespan and longevity » [en en]. *Human Genetics* 119, n° 3 (avril) : 312-321. ISSN : 0340-6717, 1432-1203. <https://doi.org/10.1007/s00439-006-0144-y>.
- Hoellinger, Thomas, Joseph McIntyre, Lena Jami, Sylvain Hannequin, Guy Cheron et Agnes Roby-Brami. 2017. « A strategy of faster movements used by elderly humans to lift objects of increasing weight in ecological context » [en en]. *Neuroscience* 357 (août) : 384-399. ISSN : 03064522. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2017.04.010>.
- Hof, A.L., M.G.J. Gazendam et W.E. Sinke. 2005. « The condition for dynamic stability » [en en]. *Journal of Biomechanics* 38, n° 1 (janvier) : 1-8. ISSN : 00219290. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2004.03.025>.
- Hoffstaedter, F., C. Grefkes, C. Roski, S. Caspers, K. Zilles et S. B. Eickhoff. 2015. « Age-related decrease of functional connectivity additional to gray matter atrophy in a network for movement initiation » [en en]. *Brain Structure and Function* 220, n° 2 (mars) : 999-1012. ISSN : 1863-2653, 1863-2661. <https://doi.org/10.1007/s00429-013-0696-2>.
- Hollerbach, John M. et Tamar Flash. 1982. « Dynamic interactions between limb segments during planar arm movement » [en en]. *Biological Cybernetics* 44, n° 1 (mai) : 67-77. ISSN : 0340-1200, 1432-0770. <https://doi.org/10.1007/BF00353957>.
- Holt, K. G., J. Hamill et R. O. Andres. 1991. « Predicting the minimal energy costs of human walking » [en eng]. *Medicine and Science in Sports and Exercise* 23, n° 4 (avril) : 491-498. ISSN : 0195-9131.
- Holtzer, Roe, Jeannette R. Mahoney, Meltem Izzetoglu, Cuiling Wang, Sarah England et Joe Verghese. 2015. « Online fronto-cortical control of simple and attention-demanding locomotion in humans » [en en]. *NeuroImage* 112 (mai) : 152-159. ISSN : 10538119. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.03.002>.
- Holtzer, Roe, Joe Verghese, Gilles Allali, Meltem Izzetoglu, Cuiling Wang et Jeannette R. Mahoney. 2016. « Neurological Gait Abnormalities Moderate the Functional Brain Signature of the Posture First Hypothesis » [en en]. *Brain Topography* 29, n° 2 (mars) : 334-343. ISSN : 0896-0267, 1573-6792. <https://doi.org/10.1007/s10548-015-0465-z>.

- Hondzinski, Jan M., Chelsea M. Soebbing, Allyson E. French et Sara A. Winges. 2016. « Different damping responses explain vertical endpoint error differences between visual conditions » [en en]. *Experimental Brain Research* 234, n° 6 (juin) : 1575-1587. ISSN : 0014-4819, 1432-1106. <https://doi.org/10.1007/s00221-015-4546-8>.
- Horak, F. B. et H. C. Diener. 1994. « Cerebellar control of postural scaling and central set in stance » [en en]. *Journal of Neurophysiology* 72, n° 2 (août) : 479-493. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.1994.72.2.479>.
- Horak, Fay B. 2006. « Postural orientation and equilibrium: what do we need to know about neural control of balance to prevent falls? » [En en]. *Age and Ageing* 35, n° suppl_2 (septembre) : ii7-ii11. ISSN : 1468-2834, 0002-0729. <https://doi.org/10.1093/ageing/af1077>.
- Hortobagyi, T., A. Finch, S. Solnik, P. Rider et P. DeVita. 2011. « Association Between Muscle Activation and Metabolic Cost of Walking in Young and Old Adults » [en en]. *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences* 66A, n° 5 (mai) : 541-547. ISSN : 1079-5006, 1758-535X. <https://doi.org/10.1093/gerona/blr008>.
- Hortobagyi, T., C. Mizelle, S. Beam et P. DeVita. 2003. « Old Adults Perform Activities of Daily Living Near Their Maximal Capabilities » [en en]. *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences* 58, n° 5 (mai) : M453-M460. ISSN : 1079-5006, 1758-535X. <https://doi.org/10.1093/gerona/58.5.M453>.
- Huang, Helen J. et Alaa A. Ahmed. 2014a. « Older adults learn less, but still reduce metabolic cost, during motor adaptation » [en en]. *Journal of Neurophysiology* 111, n° 1 (janvier) : 135-144. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.00401.2013>.
- . 2014b. « Reductions in muscle coactivation and metabolic cost during visuomotor adaptation » [en en]. *Journal of Neurophysiology* 112, n° 9 (novembre) : 2264-2274. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.00014.2014>.
- Huang, Helen J., Rodger Kram et Alaa A. Ahmed. 2012. « Reduction of Metabolic Cost during Motor Learning of Arm Reaching Dynamics » [en en]. Publisher: Society for Neuroscience Section: Articles, *Journal of Neuroscience* 32, n° 6 (février) : 2182-2190. ISSN : 0270-6474, 1529-2401. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4003-11.2012>.
- Huang, Min-Hui et Susan H. Brown. 2013. « Age differences in the control of postural stability during reaching tasks » [en en]. *Gait & Posture* 38, n° 4 (septembre) : 837-842. ISSN : 09666362. <https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2013.04.004>.
- Huber, M., J. A. Knottnerus, L. Green, H. V. D. Horst, A. R. Jadad, D. Kromhout, B. Leonard, K. Lorig, M. I. Loureiro, J. W. M. V. D. Meer, P. Schnabel, R. Smith, C. V. Weel et H. Smid. 2011. « How should we define health? » [En en]. *BMJ* 343, n° jul26 2 (juillet) : d4163-d4163. ISSN : 0959-8138, 1468-5833. <https://doi.org/10.1136/bmj.d4163>.
- Hug, François, Clément Vogel, Kylie Tucker, Sylvain Dorel, Thibault Deschamps, Éric Le Carpentier et Lilian Lacourpaille. 2019. « Individuals have unique muscle activation signatures as revealed during gait and pedaling » [en en]. *Journal of Applied Physiology* 127, n° 4 (octobre) : 1165-1174. ISSN : 8750-7587, 1522-1601. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.01101.2018>.

- Hughes, M. A. et M. L. Schenkman. 1996. « Chair rise strategy in the functionally impaired elderly » [en eng]. *Journal of Rehabilitation Research and Development* 33, n° 4 (octobre) : 409-412. ISSN : 0748-7711.
- Hunter, Sandra K., Hugo M. Pereira et Kevin G. Keenan. 2016. « The aging neuromuscular system and motor performance » [en en]. *Journal of Applied Physiology* 121, n° 4 (octobre) : 982-995. ISSN : 8750-7587, 1522-1601. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00475.2016>.
- Huntley, Andrew H., John L. Zettel et Lori Ann Vallis. 2017. « Simultaneous Turn and Step Task for Investigating Control Strategies in Healthy Young and Community Dwelling Older Adults ». *Motor Control* 21, n° 3 (juillet) : 265-283. ISSN : 1087-1640, 1543-2696. <https://doi.org/10.1123/mc.2015-0069>.
- Hurley, Michael V., Joanne Rees et Di J. Newham. 1998. « Quadriceps function, proprioceptive acuity and functional performance in healthy young, middle-aged and elderly subjects » [en en]. *Age and Ageing* 27 (1) : 55-62. ISSN : 0002-0729, 1468-2834. <https://doi.org/10.1093/ageing/27.1.55>.
- Hutchinson, S. 2002. « Age-Related Differences in Movement Representation » [en en]. *NeuroImage* 17, n° 4 (décembre) : 1720-1728. ISSN : 10538119. <https://doi.org/10.1006/nimg.2002.1309>.
- Hytönen, Malta, Ilmari Pyykkö, Heikki Aalto et Jukka Starck. 1993. « Postural Control and Age » [en en]. *Acta Oto-Laryngologica* 113, n° 2 (janvier) : 119-122. ISSN : 0001-6489, 1651-2251. <https://doi.org/10.3109/00016489309135778>.
- Ibrahim, Kinda, Carl May, Harnish P. Patel, Mark Baxter, Avan A. Sayer et Helen Roberts. 2016. « A feasibility study of implementing grip strength measurement into routine hospital practice (GRIMP): study protocol » [en en]. *Pilot and Feasibility Studies* 2, n° 1 (décembre) : 27. ISSN : 2055-5784. <https://doi.org/10.1186/s40814-016-0067-x>.
- Indovina, Iole, Vincenzo Maffei, Gianfranco Bosco, Myrka Zago, Emiliano Macaluso et Francesco Lacquaniti. 2005. « Representation of Visual Gravitational Motion in the Human Vestibular Cortex » [en en]. *Science* 308, n° 5720 (avril) : 416-419. ISSN : 0036-8075, 1095-9203. <https://doi.org/10.1126/science.1107961>.
- Inzlicht, Michael, Amitai Shenhav et Christopher Y. Olivola. 2018. « The Effort Paradox: Effort Is Both Costly and Valued » [en en]. *Trends in Cognitive Sciences* 22, n° 4 (avril) : 337-349. ISSN : 13646613. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2018.01.007>.
- Ivanenko, Yuri P., Richard E. Poppele et Francesco Lacquaniti. 2006. « Motor Control Programs and Walking » [en en]. *The Neuroscientist* 12, n° 4 (août) : 339-348. ISSN : 1073-8584, 1089-4098. <https://doi.org/10.1177/1073858406287987>.
- Izawa, Jun, Tushar Rane, Opher Donchin et Reza Shadmehr. 2008. « Motor Adaptation as a Process of Reoptimization » [en en]. *The Journal of Neuroscience* 28, n° 11 (mars) : 2883-2891. ISSN : 0270-6474, 1529-2401. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5359-07.2008>.
- Izawa, Jun et Reza Shadmehr. 2011. « Learning from Sensory and Reward Prediction Errors during Motor Adaptation » [en en], sous la direction de Konrad Körding. *PLoS Computational Biology* 7, n° 3 (mars) : e1002012. ISSN : 1553-7358. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1002012>.

- Jack, Clifford R., J. Scott Andrews, Thomas G. Beach, Teresa Buracchio, Billy Dunn, Ana Graf, Oskar Hansson, Carole Ho, William Jagust, Eric McDade, Jose Luis Molinuevo, Ozioma C. Okonkwo, Luca Pani, Michael S. Rafii, Philip Scheltens, Eric Siemers, Heather M. Snyder, Reisa Sperling, Charlotte E. Teunissen et Maria C. Carrillo. 2024. « Revised criteria for diagnosis and staging of Alzheimer's disease: Alzheimer's Association Workgroup » [en en]. *Alzheimer's & Dementia* 20, n° 8 (août) : 5143-5169. ISSN : 1552-5260, 1552-5279. <https://doi.org/10.1002/alz.13859>.
- Jeon, Woohyoung, Hao-Yuan Hsiao et Lisa Griffin. 2021. « Effects of different initial foot positions on kinematics, muscle activation patterns, and postural control during a sit-to-stand in younger and older adults » [en en]. *Journal of Biomechanics* 117 (mars) : 110251. ISSN : 00219290. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2021.110251>.
- Jessup, Luke N., Luke A. Kelly, Andrew G. Cresswell et Glen A. Lichtwark. 2023a. « It is not just the work you do, but how you do it: the metabolic cost of walking uphill and downhill with varying grades » [en en]. *Journal of Applied Physiology* 135, n° 6 (décembre) : 1263-1267. ISSN : 8750-7587, 1522-1601. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00349.2023>.
- . 2023b. « Linking muscle mechanics to the metabolic cost of human hopping » [en en]. *Journal of Experimental Biology* 226, n° 12 (juin) : jeb245614. ISSN : 0022-0949, 1477-9145. <https://doi.org/10.1242/jeb.245614>.
- Jiang, Fei, Cheng Cheng, Jinsong Huang, Qiaoling Chen et Weidong Le. 2022. « Mild Behavioral Impairment: An Early Sign and Predictor of Alzheimer's Disease Dementia » [en en]. *Current Alzheimer Research* 19, n° 6 (mai) : 407-419. ISSN : 15672050. <https://doi.org/10.2174/1567205019666220805114528>.
- Jimura, Koji, Joel Myerson, Joseph Hilgard, Todd S. Braver et Leonard Green. 2009. « Are people really more patient than other animals? Evidence from human discounting of real liquid rewards. » Place: US Publisher: Psychonomic Society, *Psychonomic Bulletin & Review* 16 (6) : 1071-1075. ISSN : 1531-5320(Electronic),1069-9384(Print). <https://doi.org/10.3758/PBR.16.6.1071>.
- Johanson, D. C. et M. Taieb. 1976. « Plio—Pleistocene hominid discoveries in Hadar, Ethiopia » [en en]. *Nature* 260, n° 5549 (mars) : 293-297. ISSN : 0028-0836, 1476-4687. <https://doi.org/10.1038/260293a0>.
- John, Emmanuel B., Wen Liu et Robert W. Gregory. 2009. « Biomechanics of Muscular Effort: Age-Related Changes » [en en]. *Medicine & Science in Sports & Exercise* 41, n° 2 (février) : 418-425. ISSN : 0195-9131. <https://doi.org/10.1249/MSS.0b013e3181884480>.
- Johnson, Richard Arnold et Dean W. Wichern. 1988. *Applied multivariate statistical analysis* [en eng]. 2. ed. Prentice Hall series in statistics. Englewood Cliffs, NJ : Prentice Hall. ISBN : 978-0-13-041146-4.
- Jor'dan, Azizah J, Victoria N Poole, Ikechukwu Iloputaife, William Milberg, Brad Manor, Michael Esterman et Lewis A Lipsitz. 2017. « Executive Network Activation is Linked to Walking Speed in Older Adults: Functional MRI and TCD Ultrasound Evidence From the MOBILIZE Boston Study » [en en]. *The Journals of Gerontology: Series A* 72, n° 12 (novembre) : 1669-1675. ISSN : 1079-5006, 1758-535X. <https://doi.org/10.1093/gerona/glx063>.

- Joumard, Isabelle, Christophe André, Chantal Nicq et Olivier Chatal. 2008. « Déterminants de l'apostasie, état de santé », n° 627, <https://doi.org/https://doi.org/https://doi.org/10.1787/240858500130>.
- Julius, Leslie M., Jennifer S. Brach, David M. Wert et Jessie M. VanSwearingen. 2012. « Perceived Effort of Walking: Relationship With Gait, Physical Function and Activity, Fear of Falling, and Confidence in Walking in Older Adults With Mobility Limitations » [en en]. *Physical Therapy* 92, n° 10 (octobre) : 1268-1277. ISSN : 0031-9023, 1538-6724. <https://doi.org/10.2522/ptj.20110326>.
- Jung, Taeyou, Yumi Kim, Luke E. Kelly, Mayumi Wagatsuma, Youngok Jung et Mark F. Abel. 2021. « Comparison of Treadmill and Overground Walking in Children and Adolescents » [en en]. *Perceptual and Motor Skills* 128, n° 3 (juin) : 988-1001. ISSN : 0031-5125, 1558-688X. <https://doi.org/10.1177/0031512521993102>.
- Kaminski, T.R. 2007. « The coupling between upper and lower extremity synergies during whole body reaching » [en en]. *Gait & Posture* 26, n° 2 (juillet) : 256-262. ISSN : 09666362. <https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2006.09.006>.
- Kandel, Eric R., John Koester, Sarah Mack et Steven Siegelbaum, édés. 2021. *Principles of neural science*. Sixth edition. New York : McGraw Hill. ISBN : 978-1-259-64223-4.
- Kang, Weixi, Junxin Wang et Antonio Malvaso. 2022. « Inhibitory Control in Aging: The Compensation-Related Utilization of Neural Circuits Hypothesis ». *Frontiers in Aging Neuroscience* 13 (juillet) : 771885. ISSN : 1663-4365. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2021.771885>.
- Karpa, Michael J., Bamini Gopinath, Elena Rohtchina, Jie Jin Wang, Robert G. Cumming, Carolyn M. Sue et Paul Mitchell. 2010. « Prevalence and Neurodegenerative or Other Associations With Olfactory Impairment in an Older Community » [en en]. *Journal of Aging and Health* 22, n° 2 (mars) : 154-168. ISSN : 0898-2643, 1552-6887. <https://doi.org/10.1177/0898264309353066>.
- Kemp, Bryan J. 1973. « Reaction time of young and elderly subjects in relation to perceptual deprivation and signal-on versus signal-off conditions. » [en en]. *Developmental Psychology* 8, n° 2 (février) : 268-272. ISSN : 1939-0599, 0012-1649. <https://doi.org/10.1037/h0034147>.
- Kenshalo, D. R. 1986. « Somesthetic Sensitivity in Young and Elderly Humans » [en en]. *Journal of Gerontology* 41, n° 6 (novembre) : 732-742. ISSN : 0022-1422. <https://doi.org/10.1093/geronj/41.6.732>.
- Kerber, R. A., E. O'Brien, K. R. Smith et R. M. Cawthon. 2001. « Familial Excess Longevity in Utah Genealogies » [en en]. *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences* 56, n° 3 (mars) : B130-B139. ISSN : 1079-5006, 1758-535X. <https://doi.org/10.1093/gerona/56.3.B130>.
- Ketcham, C. J., R. D. Seidler, A. W.A. Van Gemmert et G. E. Stelmach. 2002. « Age-Related Kinematic Differences as Influenced by Task Difficulty, Target Size, and Movement Amplitude » [en en]. *The Journals of Gerontology Series B: Psychological Sciences and Social Sciences* 57, n° 1 (janvier) : P54-P64. ISSN : 1079-5014, 1758-5368. <https://doi.org/10.1093/geronb/57.1.P54>.

- Kiemel, Tim, Kelvin S. Oie et John J. Jeka. 2006. « Slow Dynamics of Postural Sway Are in the Feedback Loop » [en en]. *Journal of Neurophysiology* 95, n° 3 (mars) : 1410-1418. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.01144.2004>.
- Kikkert, Lisette H.J., Nicolas Vuillerme, Jos P. Van Campen, Tibor Hortobágyi et Claudine J. Lamoth. 2016. « Walking ability to predict future cognitive decline in old adults: A scoping review » [en en]. *Ageing Research Reviews* 27 (mai) : 1-14. ISSN : 15681637. <https://doi.org/10.1016/j.arr.2016.02.001>.
- Kim, Woo Sub et Eun Young Kim. 2014. « Comparing self-selected speed walking of the elderly with self-selected slow, moderate, and fast speed walking of young adults » [en eng]. *Annals of Rehabilitation Medicine* 38, n° 1 (février) : 101-108. ISSN : 2234-0645. <https://doi.org/10.5535/arm.2014.38.1.101>.
- Kitchen, Nick M. et R. Chris Miall. 2019. « Proprioceptive deficits in inactive older adults are not reflected in fast targeted reaching movements » [en en]. *Experimental Brain Research* 237, n° 2 (février) : 531-545. ISSN : 0014-4819, 1432-1106. <https://doi.org/10.1007/s00221-018-5440-y>.
- . 2021. « Adaptation of reach action to a novel force-field is not predicted by acuity of dynamic proprioception in either older or younger adults » [en en]. *Experimental Brain Research* 239, n° 2 (février) : 557-574. ISSN : 0014-4819, 1432-1106. <https://doi.org/10.1007/s00221-020-05997-3>.
- Knights, Ethan, Richard N. Henson, Alexa M. Morcom, Daniel J. Mitchell et Kamen A. Tsvetanov. 2024. « Neural Evidence of Functional Compensation for Fluid Intelligence in Healthy Ageing » (février). <https://doi.org/10.7554/eLife.93327.1>.
- Kobayashi, Hironari, Yujiro Hayashi, Kazutaka Higashino, Akira Saito, Takanobu Kunihiro, Jin Kanzaki et Fumiyuki Goto. 2002. « Dynamic and static subjective visual vertical with aging » [en en]. *Auris Nasus Larynx* 29, n° 4 (octobre) : 325-328. ISSN : 03858146. [https://doi.org/10.1016/S0385-8146\(02\)00058-5](https://doi.org/10.1016/S0385-8146(02)00058-5).
- Konrad, Peter. 2006. « The ABC of EMG » [en en].
- Körding, Konrad Paul et Daniel M. Wolpert. 2004. « The loss function of sensorimotor learning » [en en]. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101, n° 26 (juin) : 9839-9842. ISSN : 0027-8424, 1091-6490. <https://doi.org/10.1073/pnas.0308394101>.
- Krakauer, John W., Asif A. Ghazanfar, Alex Gomez-Marin, Malcolm A. MacIver et David Poeppel. 2017. « Neuroscience Needs Behavior: Correcting a Reductionist Bias » [en en]. *Neuron* 93, n° 3 (février) : 480-490. ISSN : 08966273. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2016.12.041>.
- Kubicki, Alexandre, Lilian Fautrelle, Julien Bourrelie, Olivier Rouaud et France Mourey. 2016. « The Early Indicators of Functional Decrease in Mild Cognitive Impairment ». *Frontiers in Aging Neuroscience* 8 (août). ISSN : 1663-4365. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2016.00193>.
- Kudo, Naoki, Kyuheong Choi, Takahiro Kagawa et Yoji Uno. 2016. « Whole-Body Reaching Movements Formulated by Minimum Muscle-Tension Change Criterion » [en en]. *Neural Computation* 28, n° 5 (mai) : 950-969. ISSN : 0899-7667, 1530-888X. https://doi.org/10.1162/NECO_a_00830.

- Kuo, A. 1995. « An optimal control model for analyzing human postural balance ». *IEEE Transactions on Biomedical Engineering* 42, n° 1 (janvier) : 87-101. ISSN : 00189294. <https://doi.org/10.1109/10.362914>.
- . 2002. « Energetics of Actively Powered Locomotion Using the Simplest Walking Model » [en en]. *Journal of Biomechanical Engineering* 124, n° 1 (février) : 113-120. ISSN : 0148-0731, 1528-8951. <https://doi.org/10.1115/1.1427703>.
- . 2005. « An optimal state estimation model of sensory integration in human postural balance ». *Journal of Neural Engineering* 2, n° 3 (septembre) : S235-S249. ISSN : 1741-2560, 1741-2552. <https://doi.org/10.1088/1741-2560/2/3/S07>.
- . 2007. « The six determinants of gait and the inverted pendulum analogy: A dynamic walking perspective » [en en]. *Human Movement Science* 26, n° 4 (août) : 617-656. ISSN : 01679457. <https://doi.org/10.1016/j.humov.2007.04.003>.
- Lackner, James R. et Paul A. DiZio. 2000. « Aspects of body self-calibration » [en en]. *Trends in Cognitive Sciences* 4, n° 7 (juillet) : 279-288. ISSN : 13646613. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(00\)01493-5](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01493-5).
- Lacquaniti, Francesco, Gianfranco Bosco, Iole Indovina, Barbara La Scaleia, Vincenzo Maffei, Alessandro Moscatelli et Myrka Zago. 2013. « Visual gravitational motion and the vestibular system in humans » [en en]. *Frontiers in Integrative Neuroscience* 7. ISSN : 1662-5145. <https://doi.org/10.3389/fnint.2013.00101>.
- Lacquaniti, Francesco, Carlo Terzuolo et Paolo Viviani. 1983. « The law relating the kinematic and figural aspects of drawing movements » [en en]. *Acta Psychologica* 54, n°^{os} 1-3 (octobre) : 115-130. ISSN : 00016918. [https://doi.org/10.1016/0001-6918\(83\)90027-6](https://doi.org/10.1016/0001-6918(83)90027-6).
- Lamb, Damon G., Lauren N. Correa, Talia R. Seider, Diana M. Mosquera, Julio A. Rodriguez, Liliana Salazar, Zared J. Schwartz, Ronald A. Cohen, Adam D. Falchook et Kenneth M. Heilman. 2016. « The aging brain: Movement speed and spatial control » [en en]. *Brain and Cognition* 109 (novembre) : 105-111. ISSN : 02782626. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2016.07.009>.
- Langan, Jeanne et Rachael D. Seidler. 2011. « Age differences in spatial working memory contributions to visuomotor adaptation and transfer » [en en]. *Behavioural Brain Research* 225, n° 1 (novembre) : 160-168. ISSN : 01664328. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2011.07.014>.
- Larivière, Sara, Alba Xifra-Porxas, Michalis Kassinosopoulos, Guiomar Niso, Sylvain Baillet, Georgios D. Mitsis et Marie-Hélène Boudrias. 2019. « Functional and effective reorganization of the aging brain during unimanual and bimanual hand movements » [en en]. *Human Brain Mapping* 40, n° 10 (juillet) : 3027-3040. ISSN : 1065-9471, 1097-0193. <https://doi.org/10.1002/hbm.24578>.
- Larsson, Lars, Hans Degens, Meishan Li, Leonardo Salviati, Young Il Lee, Wesley Thompson, James L. Kirkland et Marco Sandri. 2019. « Sarcopenia: Aging-Related Loss of Muscle Mass and Function » [en en]. *Physiological Reviews* 99, n° 1 (janvier) : 427-511. ISSN : 0031-9333, 1522-1210. <https://doi.org/10.1152/physrev.00061.2017>.

- Laurens, Jean, Hui Meng et Dora E Angelaki. 2013. « Computation of linear acceleration through an internal model in the macaque cerebellum » [en en]. *Nature Neuroscience* 16, n° 11 (novembre) : 1701-1708. ISSN : 1097-6256, 1546-1726. <https://doi.org/10.1038/nn.3530>.
- Le Goïc, Maëva. 2014. « Etude du contrôle postural chez l'homme: analyse des facteurs neurophysiologiques, biomécaniques et cognitifs, impliqués dans les 500 premières millisecondes d'une chute ». Thèse de doct.
- Le Seac'h, Anne B. et Joseph McIntyre. 2007. « Multimodal reference frame for the planning of vertical arms movements » [en en]. *Neuroscience Letters* 423, n° 3 (août) : 211-215. ISSN : 03043940. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2007.07.034>.
- Leal-Junior, Arnaldo et Anselmo Frizzera-Neto. 2022. « Gait analysis: overview, trends, and challenges » [en en]. In *Optical Fiber Sensors for the Next Generation of Rehabilitation Robotics*, 53-64. Elsevier. ISBN : 978-0-323-85952-3. <https://doi.org/10.1016/B978-0-32-385952-3.00011-1>.
- Lee, Jiseon et Hee-Jin Kim. 2022. « Normal Aging Induces Changes in the Brain and Neurodegeneration Progress: Review of the Structural, Biochemical, Metabolic, Cellular, and Molecular Changes ». *Frontiers in Aging Neuroscience* 14 (juin) : 931536. ISSN : 1663-4365. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2022.931536>.
- Leong, Darryl P, Koon K Teo, Sumathy Rangarajan, Patricio Lopez-Jaramillo, Alvaro Avezum, Andres Orlandini, Pamela Seron, Suad H Ahmed, Annika Rosengren, Roya Kelishadi, Omar Rahman, Sumathi Swaminathan, Romaina Iqbal, Rajeev Gupta, Scott A Lear, Aytekin Oguz, Khalid Yusoff, Katarzyna Zatonska, Jephath Chifamba, Ehimario Igumbor, Viswanathan Mohan, Ranjit Mohan Anjana, Hongqiu Gu, Wei Li et Salim Yusuf. 2015. « Prognostic value of grip strength: findings from the Prospective Urban Rural Epidemiology (PURE) study » [en en]. *The Lancet* 386, n° 9990 (juillet) : 266-273. ISSN : 01406736. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(14\)62000-6](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(14)62000-6).
- Lepers, Romuald et France Mourey. 2022. « Les athlètes masters sont-ils des exemples de vieillissement réussi ? » *Rev Geriatr* (septembre).
- Lindle, R. S., E. J. Metter, N. A. Lynch, J. L. Fleg, J. L. Fozard, J. Tobin, T. A. Roy et B. F. Hurley. 1997. « Age and gender comparisons of muscle strength in 654 women and men aged 20–93 yr » [en en]. *Journal of Applied Physiology* 83, n° 5 (novembre) : 1581-1587. ISSN : 8750-7587, 1522-1601. <https://doi.org/10.1152/jappl.1997.83.5.1581>.
- Linens, Shelley W., Scott E. Ross, Brent L. Arnold, Richard Gayle et Peter Pidcoe. 2014. « Postural stability tests that identify individuals with chronic ankle instability » [en eng]. *Journal of Athletic Training* 49 (1) : 15-23. ISSN : 1938-162X. <https://doi.org/10.4085/1062-6050-48.6.09>.
- Liu, Dan et Emanuel Todorov. 2007. « Evidence for the Flexible Sensorimotor Strategies Predicted by Optimal Feedback Control » [en en]. *The Journal of Neuroscience* 27, n° 35 (août) : 9354-9368. ISSN : 0270-6474, 1529-2401. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1110-06.2007>.
- Loibl, M., W. Beutling, E. Kaza et M. Lotze. 2011. « Non-effective increase of fMRI-activation for motor performance in elder individuals » [en en]. *Behavioural Brain Research* 223, n° 2 (octobre) : 280-286. ISSN : 01664328. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2011.04.040>.

- Loram, I. D. 2015. « Postural Control and Sensorimotor Integration » [en en]. Elsevier, juin. ISBN : 978-0-7020-5152-4.
- Lu, Po H., Grace J. Lee, Erika P. Raven, Kathleen Tingus, Theresa Khoo, Paul M. Thompson et George Bartzokis. 2011. « Age-related slowing in cognitive processing speed is associated with myelin integrity in a very healthy elderly sample » [en en]. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology* 33, n° 10 (décembre) : 1059-1068. ISSN : 1380-3395, 1744-411X. <https://doi.org/10.1080/13803395.2011.595397>.
- Macaluso, Thomas, C. Bourdin, F. Buloup, M.-L. Mille, P. Sainton, F.R. Sarlegna, V. Taillebot, J.-L. Vercher, P. Weiss et L. Bringoux. 2016. « Kinematic features of whole-body reaching movements underwater: Neutral buoyancy effects » [en en]. *Neuroscience* 327 (juillet) : 125-135. ISSN : 03064522. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2016.04.014>.
- Macaluso, Thomas, Christophe Bourdin, Frank Buloup, Marie-Laure Mille, Patrick Sainton, Fabrice R. Sarlegna, Jean-Louis Vercher et Lionel Bringoux. 2017. « Sensorimotor Reorganizations of Arm Kinematics and Postural Strategy for Functional Whole-Body Reaching Movements in Microgravity ». *Frontiers in Physiology* 8 (octobre) : 821. ISSN : 1664-042X. <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00821>.
- Malatesta, Davide, David Simar, Yves Dauvilliers, Robin Candau, Fabio Borrani, Christian Préfaut et Corinne Caillaud. 2003. « Energy cost of walking and gait instability in healthy 65- and 80-year-olds » [en en]. *Journal of Applied Physiology* 95, n° 6 (décembre) : 2248-2256. ISSN : 8750-7587, 1522-1601. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.01106.2002>.
- Manckoundia, P., F. Mourey, P. Pfitzenmeyer et Charalambos Papaxanthis. 2006. « Comparison of motor strategies in sit-to-stand and back-to-sit motions between healthy and Alzheimer's disease elderly subjects » [en en]. *Neuroscience* 137, n° 2 (janvier) : 385-392. ISSN : 03064522. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2005.08.079>.
- Manckoundia, P., F. Mourey, B. Tavernier-Vidal et P. Pfitzenmeyer. 2007. « Syndrome de désadaptation psychomotrice » [en fr]. *La Revue de Médecine Interne* 28, n° 2 (février) : 79-85. ISSN : 02488663. <https://doi.org/10.1016/j.revmed.2006.09.026>.
- Marchesi, Giorgia, Alice De Luca, Valentina Squeri, Lorenzo De Michieli, Francesco Vallone, Alberto Pilotto, Alessandra Leo, Maura Casadio et Andrea Canessa. 2022. « A Lifespan Approach to Balance in Static and Dynamic Conditions: The Effect of Age on Balance Abilities ». *Frontiers in Neurology* 13 (février) : 801142. ISSN : 1664-2295. <https://doi.org/10.3389/fneur.2022.801142>.
- Marcora, Samuele M. 2010. « Effort: Perception of. » In *Encyclopedia of perception*, In E. B. Goldstein (Ed.), 380-383. Thousand Oaks, CA: Sage.
- Martin, Peter, Norene Kelly, Boaz Kahana, Eva Kahana, Bradley J. Willcox, D. Craig Willcox et Leonard W. Poon. 2015. « Defining Successful Aging: A Tangible or Elusive Concept? » [En en]. *The Gerontologist* 55, n° 1 (février) : 14-25. ISSN : 0016-9013, 1758-5341. <https://doi.org/10.1093/geront/gnu044>.

- Martin, T. A., J. G. Keating, H. P. Goodkin, A. J. Bastian et W. T. Thach. 1996. « Throwing while looking through prisms: II. Specificity and storage of multiple gaze–throw calibrations » [en en]. *Brain* 119, n° 4 (août) : 1199-1211. ISSN : 0006-8950, 1460-2156. <https://doi.org/10.1093/brain/119.4.1199>.
- Marusic, Uros, Joe Verghese et Jeannette R. Mahoney. 2018. « Cognitive-Based Interventions to Improve Mobility: A Systematic Review and Meta-analysis » [en en]. *Journal of the American Medical Directors Association* 19, n° 6 (juin) : 484-491.e3. ISSN : 15258610. <https://doi.org/10.1016/j.jamda.2018.02.002>.
- Mascret, Nicolas, Lisa Delbes, Amélie Voron, Jean-Jacques Temprado et Gilles Montagne. 2020. « Acceptance of a Virtual Reality Headset Designed for Fall Prevention in Older Adults: Questionnaire Study » [en en]. *Journal of Medical Internet Research* 22, n° 12 (décembre) : e20691. ISSN : 1438-8871. <https://doi.org/10.2196/20691>.
- Massion, Jean. 1992. « Movement, posture and equilibrium: Interaction and coordination » [en en]. *Progress in Neurobiology* 38, n° 1 (janvier) : 35-56. ISSN : 03010082. [https://doi.org/10.1016/0301-0082\(92\)90034-C](https://doi.org/10.1016/0301-0082(92)90034-C).
- . 1994. « Postural control system » [en en]. *Current Opinion in Neurobiology* 4, n° 6 (décembre) : 877-887. ISSN : 09594388. [https://doi.org/10.1016/0959-4388\(94\)90137-6](https://doi.org/10.1016/0959-4388(94)90137-6).
- . 1998. « Postural Control Systems in Developmental Perspective » [en en]. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 22, n° 4 (mars) : 465-472. ISSN : 01497634. [https://doi.org/10.1016/S0149-7634\(97\)00031-6](https://doi.org/10.1016/S0149-7634(97)00031-6).
- Mathieu, Robin, Florian Chambellant, Elizabeth Thomas, Charalambos Papaxanthis, Pauline Hilt, Patrick Manckoundia, France Mourey et Jérémie Gaveau. 2024. « Comparing arm to whole-body motor control disambiguates age-related deterioration from compensation ». *bioRxiv* (janvier) : 2024.02.16.576683. <https://doi.org/10.1101/2024.02.16.576683>.
- Mattay, V.S., F. Fera, A. Tessitore, A.R. Hariri, S. Das, J.H. Callicott et D.R. Weinberger. 2002. « Neurophysiological correlates of age-related changes in human motor function » [en en]. *Neurology* 58, n° 4 (février) : 630-635. ISSN : 0028-3878, 1526-632X. <https://doi.org/10.1212/WNL.58.4.630>.
- Maurer, C., T. Mergner, B. Bolha et F. Hlavacka. 2001. « Human balance control during cutaneous stimulation of the plantar soles » [en en]. *Neuroscience Letters* 302, n° 1 (avril) : 45-48. ISSN : 03043940. [https://doi.org/10.1016/S0304-3940\(01\)01655-X](https://doi.org/10.1016/S0304-3940(01)01655-X).
- Maurer, C., T. Mergner et Robert J. Peterka. 2006. « Multisensory control of human upright stance » [en en]. *Experimental Brain Research* 171, n° 2 (mai) : 231-250. ISSN : 0014-4819, 1432-1106. <https://doi.org/10.1007/s00221-005-0256-y>.
- Maurice Abitbol, M. 1988. « Effect of posture and locomotion on energy expenditure » [en en]. *American Journal of Physical Anthropology* 77, n° 2 (octobre) : 191-199. ISSN : 0002-9483, 1096-8644. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330770207>.

- Maxwell Donelan, J., Rodger Kram et Kuo Arthur D. 2001. « Mechanical and metabolic determinants of the preferred step width in human walking » [en en]. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 268, n° 1480 (octobre) : 1985-1992. ISSN : 0962-8452, 1471-2954. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1761>.
- McGregor, Keith M., Jason G. Craggs, Michelle L. Benjamin, Bruce Crosson et Keith D. White. 2009. « Age-Related Changes in Motor Control During Unimanual Movements » [en en]. *Brain Imaging and Behavior* 3, n° 4 (décembre) : 317-331. ISSN : 1931-7557, 1931-7565. <https://doi.org/10.1007/s11682-009-9074-3>.
- McIntyre, J., M. Zago, A. Berthoz et F. Lacquaniti. 2001. « Does the brain model Newton's laws? » [En en]. *Nature Neuroscience* 4, n° 7 (juillet) : 693-694. ISSN : 1097-6256, 1546-1726. <https://doi.org/10.1038/89477>.
- Meléndez-Hevia, Enrique, Thomas G. Waddell et Marta Cascante. 1996. « The puzzle of the Krebs citric acid cycle: Assembling the pieces of chemically feasible reactions, and opportunism in the design of metabolic pathways during evolution » [en en]. *Journal of Molecular Evolution* 43, n° 3 (septembre) : 293-303. ISSN : 0022-2844, 1432-1432. <https://doi.org/10.1007/BF02338838>.
- Melis, René J. F., Alessandra Marengoni, Debora Rizzuto, Steven Teerenstra, Miia Kivipelto, Sara B. Angleman et Laura Fratiglioni. 2013. « The Influence of Multimorbidity on Clinical Progression of Dementia in a Population-Based Cohort » [en en], sous la direction de M. Maria Glymour. *PLoS ONE* 8, n° 12 (décembre) : e84014. ISSN : 1932-6203. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084014>.
- Mesure, Serge et Jacques Crémieux. 1998. « Entraînement sportif et équilibre postural : performances, contrôle sensoriel et stratégies sensori-motrices » [en fr]. *STAPS* 19 (46) : 159-172. ISSN : 0247-106X. <https://doi.org/10.3406/staps.1998.1284>.
- Miall, R.C. et D.M. Wolpert. 1996. « Forward Models for Physiological Motor Control » [en en]. *Neural Networks* 9, n° 8 (novembre) : 1265-1279. ISSN : 08936080. [https://doi.org/10.1016/S0893-6080\(96\)00035-4](https://doi.org/10.1016/S0893-6080(96)00035-4).
- Mignardot, Jean-Baptiste, Thibault Deschamps, Eric Barrey, Bernard Auvinet, Gilles Berrut, Christophe Cornu, Thierry Constans et Laure De Decker. 2014. « Gait disturbances as specific predictive markers of the first fall onset in elderly people: a two-year prospective observational study ». *Frontiers in Aging Neuroscience* 6. ISSN : 1663-4365. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2014.00022>.
- Millington, P. J., B. M. Myklebust et G. M. Shambes. 1992. « Biomechanical analysis of the sit-to-stand motion in elderly persons » [en eng]. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation* 73, n° 7 (juillet) : 609-617. ISSN : 0003-9993.
- Mizner, Ryan L., Stephanie C. Petterson, Katie E. Clements, Joseph A. Zeni, James J. Irrgang et Lynn Snyder-Mackler. 2011. « Measuring Functional Improvement After Total Knee Arthroplasty Requires Both Performance-Based and Patient-Report Assessments » [en en]. *The Journal of Arthroplasty* 26, n° 5 (août) : 728-737. ISSN : 08835403. <https://doi.org/10.1016/j.arth.2010.06.004>.

- Mombaur, Katja, Anh Truong et Jean-Paul Laumond. 2010. « From human to humanoid locomotion—an inverse optimal control approach » [en en]. *Autonomous Robots* 28, n° 3 (avril) : 369-383. ISSN : 0929-5593, 1573-7527. <https://doi.org/10.1007/s10514-009-9170-7>.
- Monaco, Vito, Alessio Ghionzoli et Silvestro Micera. 2010. « Age-Related Modifications of Muscle Synergies and Spinal Cord Activity During Locomotion » [en en]. *Journal of Neurophysiology* 104, n° 4 (octobre) : 2092-2102. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.00525.2009>.
- Montero-Odasso, M., S. W. Muir, M. Hall, T. J. Doherty, M. Kloseck, O. Beauchet et M. Speechley. 2011. « Gait Variability Is Associated With Frailty in Community-dwelling Older Adults » [en en]. *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences* 66A, n° 5 (mai) : 568-576. ISSN : 1079-5006, 1758-535X. <https://doi.org/10.1093/gerona/glr007>.
- Moran, Rosalyn J., Mkael Symmonds, Raymond J. Dolan et Karl J. Friston. 2014. « The Brain Ages Optimally to Model Its Environment: Evidence from Sensory Learning over the Adult Lifespan » [en en], sous la direction d'Olaf Sporns. *PLoS Computational Biology* 10, n° 1 (janvier) : e1003422. ISSN : 1553-7358. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1003422>.
- Morasso, P. 1981. « Spatial control of arm movements » [en en]. *Experimental Brain Research* 42, n° 2 (avril). ISSN : 0014-4819, 1432-1106. <https://doi.org/10.1007/BF00236911>.
- Morel, Lydie, Ming Sum R. Chiang, Haruki Higashimori, Temitope Shoneye, Lakshmanan K. Iyer, Julia Yelick, Albert Tai et Yongjie Yang. 2017. « Molecular and Functional Properties of Regional Astrocytes in the Adult Brain » [en en]. *The Journal of Neuroscience* 37, n° 36 (septembre) : 8706-8717. ISSN : 0270-6474, 1529-2401. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3956-16.2017>.
- Morel, Pierre, Philipp Ulbrich et Alexander Gail. 2017. « What makes a reach movement effortful? Physical effort discounting supports common minimization principles in decision making and motor control » [en en], sous la direction de Matthew Rushworth. *PLOS Biology* 15, n° 6 (juin) : e2001323. ISSN : 1545-7885. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2001323>.
- Moreno-García, Alexandra, Alejandra Kun, Olga Calero, Miguel Medina et Miguel Calero. 2018. « An Overview of the Role of Lipofuscin in Age-Related Neurodegeneration ». *Frontiers in Neuroscience* 12 (juillet) : 464. ISSN : 1662-453X. <https://doi.org/10.3389/fnins.2018.00464>.
- Mouchnino, Laurence, Aurélie Fontan, Christophe Tandonnet, Joy Perrier, Anahid H. Saradjian, Jean Blouin et Martin Simoneau. 2015. « Facilitation of cutaneous inputs during the planning phase of gait initiation » [en en]. *Journal of Neurophysiology* 114, n° 1 (juillet) : 301-308. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.00668.2014>.
- Mourey, F, A. Grishin, P. d'Athis, T. Pozzo et Paul Stapley. 2000. « Standing Up From a Chair as a Dynamic Equilibrium Task: A Comparison Between Young and Elderly Subjects » [en en]. *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences* 55, n° 9 (septembre) : B425-B431. ISSN : 1079-5006, 1758-535X. <https://doi.org/10.1093/gerona/55.9.B425>.
- Mourey, F, Thierry Pozzo, Ines Rouhier-Marcet et Jean-Pierre Didier. 1998. « A kinematic comparison between elderly and young subjects standing up from and sitting down in a chair » [en en]. *Age and Ageing* 27 (2) : 137-146. ISSN : 0002-0729, 1468-2834. <https://doi.org/10.1093/ageing/27.2.137>.

- Munch, Stephan B. et Santiago Salinas. 2009. « Latitudinal variation in lifespan within species is explained by the metabolic theory of ecology » [en en]. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, n° 33 (août) : 13860-13864. ISSN : 0027-8424, 1091-6490. <https://doi.org/10.1073/pnas.0900300106>.
- Murray, M. P., G. B. Spurr, S. B. Sepic, G. M. Gardner et L. A. Mollinger. 1985. « Treadmill vs. floor walking: kinematics, electromyogram, and heart rate » [en en]. *Journal of Applied Physiology* 59, n° 1 (juillet) : 87-91. ISSN : 8750-7587, 1522-1601. <https://doi.org/10.1152/jappl.1985.59.1.87>.
- Murray, Micah M. et Mark T. Wallace, éd. 2012. *The Neural Bases of Multisensory Processes* [en eng]. Frontiers in Neuroscience. Boca Raton (FL) : CRC Press/Taylor & Francis. ISBN : 978-1-4398-1217-4.
- Nagano, Hanatsu, Rezaul K. Begg, William A. Sparrow et Simon Taylor. 2013. « A Comparison of Treadmill and Overground Walking Effects on Step Cycle Asymmetry in Young and Older Individuals ». *Journal of Applied Biomechanics* 29, n° 2 (avril) : 188-193. ISSN : 1065-8483, 1543-2688. <https://doi.org/10.1123/jab.29.2.188>.
- Nakano, Eri, Hiroshi Imamizu, Rieko Osu, Yoji Uno, Hiroaki Gomi, Toshinori Yoshioka et Mitsuo Kawato. 1999. « Quantitative Examinations of Internal Representations for Arm Trajectory Planning: Minimum Commanded Torque Change Model » [en en]. *Journal of Neurophysiology* 81, n° 5 (mai) : 2140-2155. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.1999.81.5.2140>.
- Nelson, W. L. 1983. « Physical principles for economies of skilled movements » [en en]. *Biological Cybernetics* 46, n° 2 (février) : 135-147. ISSN : 0340-1200, 1432-0770. <https://doi.org/10.1007/BF00339982>.
- Nestmann, Sophia, Hans-Otto Karnath, Heinrich H. Bühlhoff et Ksander Nikolas De Winkel. 2020. « Changes in the perception of upright body orientation with age » [en en], sous la direction de Robin Baurès. *PLOS ONE* 15, n° 5 (mai) : e0233160. ISSN : 1932-6203. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0233160>.
- North, Brian J. et David A. Sinclair. 2012. « The Intersection Between Aging and Cardiovascular Disease » [en en]. *Circulation Research* 110, n° 8 (avril) : 1097-1108. ISSN : 0009-7330, 1524-4571. <https://doi.org/10.1161/CIRCRESAHA.111.246876>.
- O'Neill, Grace, Michelle Campbell, Taylor Matson et Alison Schinkel-Ivy. 2024. « How do features of dynamic postural stability change with age during quiet standing, gait, and obstacle crossing? » [En en]. *Human Movement Science* 95 (juin) : 103197. ISSN : 01679457. <https://doi.org/10.1016/j.humov.2024.103197>.
- Oldfield, R.C. 1971. « The assessment and analysis of handedness: The Edinburgh inventory » [en en]. *Neuropsychologia* 9, n° 1 (mars) : 97-113. ISSN : 00283932. [https://doi.org/10.1016/0028-3932\(71\)90067-4](https://doi.org/10.1016/0028-3932(71)90067-4).
- Ouwehand, Carolijn, Denise T.D. De Ridder et Joziën M. Bensing. 2007. « A review of successful aging models: Proposing proactive coping as an important additional strategy » [en en]. *Clinical Psychology Review* 27, n° 8 (décembre) : 873-884. ISSN : 02727358. <https://doi.org/10.1016/j.cpr.2006.11.003>.

- Pageaux, Benjamin. 2016. « Perception of effort in Exercise Science: Definition, measurement and perspectives » [en en]. *European Journal of Sport Science* 16, n° 8 (novembre) : 885-894. ISSN : 1746-1391, 1536-7290. <https://doi.org/10.1080/17461391.2016.1188992>.
- Pageaux, Benjamin et J Gaveau. 2016. « Studies using pharmacological blockade of muscle afferents provide new insights into the neurophysiology of perceived exertion » [en en]. *The Journal of Physiology* 594, n° 18 (septembre) : 5049-5051. ISSN : 0022-3751, 1469-7793. <https://doi.org/10.1113/JP272585>.
- Pai, Y. C. et M. W. Rogers. 1990. « Control of body mass transfer as a function of speed of ascent in sit-to-stand » [en eng]. *Medicine and Science in Sports and Exercise* 22, n° 3 (juin) : 378-384. ISSN : 0195-9131.
- Paizis, Christos, Charalambos Papaxanthis, Bastien Berret et Thierry Pozzo. 2008. « Reaching beyond arm length in normal aging: Adaptation of hand trajectory and dynamic equilibrium. » [en en]. *Behavioral Neuroscience* 122, n° 6 (décembre) : 1361-1370. ISSN : 1939-0084, 0735-7044. <https://doi.org/10.1037/a0013280>.
- Papaxanthis, Charalambos, V Dubost et T Pozzo. 2003a. « Similar planning strategies for whole-body and arm movements performed in the sagittal plane » [en en]. *Neuroscience* 117, n° 4 (avril) : 779-783. ISSN : 03064522. [https://doi.org/10.1016/S0306-4522\(02\)00964-8](https://doi.org/10.1016/S0306-4522(02)00964-8).
- Papaxanthis, Charalambos, T. Pozzo et J. McIntyre. 2005. « Kinematic and dynamic processes for the control of pointing movements in humans revealed by short-term exposure to microgravity » [en en]. *Neuroscience* 135, n° 2 (janvier) : 371-383. ISSN : 03064522. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2005.06.063>.
- Papaxanthis, Charalambos, Thierry Pozzo et Marco Schieppati. 2003b. « Trajectories of arm pointing movements on the sagittal plane vary with both direction and speed » [en en]. *Experimental Brain Research* 148, n° 4 (février) : 498-503. ISSN : 0014-4819, 1432-1106. <https://doi.org/10.1007/s00221-002-1327-y>.
- Papaxanthis, Charalambos, Thierry Pozzo, Annie Vinter et Alexander Grishin. 1998. « The representation of gravitational force during drawing movements of the arm ». *Experimental Brain Research* 120, n° 2 (mai) : 233-242. ISSN : 0014-4819, 1432-1106. <https://doi.org/10.1007/s002210050397>.
- Parthasharathy, Manasa, Dante Mantini et Jean-Jacques Orban De Xivry. 2022. « Increased upper-limb sensory attenuation with age » [en en]. *Journal of Neurophysiology* 127, n° 2 (février) : 474-492. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.00558.2020>.
- Patla, Aftab E. et Anne Shumway-Cook. 1999. « Dimensions of Mobility: Defining the Complexity and Difficulty Associated with Community Mobility ». *Journal of Aging and Physical Activity* 7, n° 1 (janvier) : 7-19. ISSN : 1063-8652, 1543-267X. <https://doi.org/10.1123/japa.7.1.7>.
- Patron, Jerome, Paul Stapley et Thierry Pozzo. 2005. « Human whole-body reaching in normal gravity and microgravity reveals a strong temporal coordination between postural and focal task components » [en en]. *Experimental Brain Research* 165, n° 1 (août) : 84-96. ISSN : 0014-4819, 1432-1106. <https://doi.org/10.1007/s00221-005-2283-0>.

- Péminou, Gilles et Patrick Colné. 2018. *La posture debout: biomécanique fonctionnelle, de l'analyse au diagnostic* [en fre]. Issy-les-Moulineaux : Elsevier-Masson. ISBN : 978-2-294-75860-7.
- Pereira, Talmo D., Joshua W. Shaevitz et Mala Murthy. 2020. « Quantifying behavior to understand the brain » [en en]. *Nature Neuroscience* 23, n° 12 (décembre) : 1537-1549. ISSN : 1097-6256, 1546-1726. <https://doi.org/10.1038/s41593-020-00734-z>.
- Pérennou, D. 2012. « Physiologie et physiopathologie du contrôle postural » [en fr]. *La Lettre de médecine physique et de réadaptation* 28, n° 3 (septembre) : 120-132. ISSN : 1778-4298, 1778-4301. <https://doi.org/10.1007/s11659-012-0316-1>.
- Pérennou, D., P. Decavel, P. Manckoundia, Y. Penven, F. Mourey, F. Launay, P. Pfitzenmeyer et J.M. Casillas. 2005. « Évaluation de l'équilibre en pathologie neurologique et gériatrique » [en fr]. *Annales de Réadaptation et de Médecine Physique* 48, n° 6 (juillet) : 317-335. ISSN : 01686054. <https://doi.org/10.1016/j.annrmp.2005.04.009>.
- Perls, Thomas. 2003. « Understanding the Determinants of Exceptional Longevity » [en en]. *Annals of Internal Medicine* 139, n° 5_Part_2 (septembre) : 445. ISSN : 0003-4819. https://doi.org/10.7326/0003-4819-139-5_Part_2-200309021-00013.
- Perrier, Jean-François. 2013. « Encadrement de l'excitabilité des motoneurones par la sérotonine ». *médecine/sciences* 29, n°s 6-7 (juin) : 564-566. ISSN : 0767-0974, 1958-5381. <https://doi.org/10.1051/medsci/2013296003>.
- Perry, Jacquelin et Judith M. Burnfield, édés. 2010. *Gait analysis: normal and pathological function* [en eng]. 2. ed. Thorofare, NJ : SLACK. ISBN : 978-1-55642-766-4.
- Peterka, Robert J. 2002. « Sensorimotor Integration in Human Postural Control » [en en]. *Journal of Neurophysiology* 88, n° 3 (septembre) : 1097-1118. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.2002.88.3.1097>.
- . 2018. « Sensory integration for human balance control » [en en]. In *Handbook of Clinical Neurology*, 159 : 27-42. Elsevier. ISBN : 978-0-444-63916-5. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63916-5.00002-1>.
- Peters, Alan. 2007. « The Effects of Normal Aging on Nerve Fibers and Neuroglia in the Central Nervous System » [en eng]. In *Brain Aging: Models, Methods, and Mechanisms*, sous la direction de David R. Riddle. Frontiers in Neuroscience. Boca Raton (FL) : CRC Press/Taylor & Francis. ISBN : 978-0-8493-3818-2.
- Picot, Brice, Alexandre Hardy, Romain Terrier, Bruno Tassignon, Ronny Lopes et François Fourchet. 2022. « Which Functional Tests and Self-Reported Questionnaires Can Help Clinicians Make Valid Return to Sport Decisions in Patients With Chronic Ankle Instability? A Narrative Review and Expert Opinion » [en eng]. *Frontiers in Sports and Active Living* 4 : 902886. ISSN : 2624-9367. <https://doi.org/10.3389/fspor.2022.902886>.
- Pieniak, Michal, Kinga Lachowicz-Tabaczek, Maciej Karwowski et Anna Oleszkiewicz. 2022. « Sensory compensation beliefs among blind and sighted individuals » [en en]. *Scandinavian Journal of Psychology* 63, n° 1 (février) : 72-82. ISSN : 0036-5564, 1467-9450. <https://doi.org/10.1111/sjop.12781>.

- Place, Nicolas, Alain Martin et Romuald Lepers. 2006. « Changes in neuromuscular function after tasks involving control of EMG versus torque feedback of the same duration » [en en]. *Neuroscience Letters* 394, n° 1 (février) : 37-41. ISSN : 03043940. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2005.10.013>.
- Pocas, Ana et Elias Soukiazis. 2011. « Health Status Determinants in the OECD Countries. A Panel Data Approach with Endogenous Regressors » [en en]. Number: ersa10p749 Publisher: European Regional Science Association, *ERSA conference papers* (septembre).
- Poças, Ana, Elias Soukiazis et Micaela Antunes. 2020. « Factors Explaining Life Expectancy at Age 65: A Panel Data Approach Applied to European Union Countries » [en en]. *Social Indicators Research* 150, n° 1 (juillet) : 265-288. ISSN : 0303-8300, 1573-0921. <https://doi.org/10.1007/s11205-020-02290-2>.
- Poirier, Gabriel. 2022. « Vieillesse, contrôle moteur, et adaptation à l'environnement gravitaire : détérioration ou compensation ? » S213139. Thèse de doct.
- Poirier, Gabriel, Damien De Filippis, Cyril Sirandre, Charalambos Papaxanthis et Jeremie Gaveau. 2024. « Evidence for flexible motor costs in vertical arm movements: reduced gravity-related effort minimization under high accuracy constraints » [en en] (mars). <https://doi.org/10.1101/2024.03.27.586943>.
- Poirier, Gabriel, Jérémie Gaveau et France Mourey. 2020a. « La chute et la pomme ? Vieillesse et adaptation sensori-motrice à l'environnement gravitaire » [en fr].
- Poirier, Gabriel, France Mourey, Cyril Sirandre, Charalambos Papaxanthis et Jeremie Gaveau. 2023a. « Speed-dependent optimization of gravity effects for motor control » [en en] (mars). <https://doi.org/10.1101/2023.03.14.532654>.
- Poirier, Gabriel, Alice Ohayon, Adrien Juranville, France Mourey et Jeremie Gaveau. 2021. « Deterioration, Compensation and Motor Control Processes in Healthy Aging, Mild Cognitive Impairment and Alzheimer's Disease » [en en]. *Geriatrics* 6, n° 1 (mars) : 33. ISSN : 2308-3417. <https://doi.org/10.3390/geriatrics6010033>.
- Poirier, Gabriel, Charalambos Papaxanthis, Mélanie Lebigre, Adrien Juranville, Robin Mathieu, Timothée Savoye-Laurens, Patrick Manckoundia, France Mourey et Jeremie Gaveau. 2023b. « Aging decreases the lateralization of gravity-related effort minimization during vertical arm movements » [en en] (mars). <https://doi.org/10.1101/2021.10.26.465988>.
- Poirier, Gabriel, Charalambos Papaxanthis, France Mourey et Jeremie Gaveau. 2020b. « Motor Planning of Vertical Arm Movements in Healthy Older Adults: Does Effort Minimization Persist With Aging? » *Frontiers in Aging Neuroscience* 12 (février) : 37. ISSN : 1663-4365. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2020.00037>.
- Poirier, Gabriel, Charalambos Papaxanthis, France Mourey, Melanie Lebigre et Jérémie Gaveau. 2022. « Muscle effort is best minimized by the right-dominant arm in the gravity field » [en en]. *Journal of Neurophysiology* (mars) : jn.00324.2021. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.00324.2021>.

- Polastri, Paula F., José A. Barela, Tim Kiemel et John J. Jeka. 2012. « Dynamics of inter-modality re-weighting during human postural control » [en en]. *Experimental Brain Research* 223, n° 1 (novembre) : 99-108. ISSN : 0014-4819, 1432-1106. <https://doi.org/10.1007/s00221-012-3244-z>.
- Pollock, Alexandra S, Brian R Durward, Philip J Rowe et John P Paul. 2000. « What is balance? » [En en]. *Clinical Rehabilitation* 14, n° 4 (août) : 402-406. ISSN : 0269-2155, 1477-0873. <https://doi.org/10.1191/0269215500cr342oa>.
- Pousson, M, R Lepers et J Van Hoecke. 2001. « Changes in isokinetic torque and muscular activity of elbow flexors muscles with age » [en en]. *Experimental Gerontology* 36, n° 10 (novembre) : 1687-1698. ISSN : 05315565. [https://doi.org/10.1016/S0531-5565\(01\)00143-7](https://doi.org/10.1016/S0531-5565(01)00143-7).
- Pozzo, Thierry, Paul Stapley et Charalambos Papaxanthis. 2002. « Coordination between equilibrium and hand trajectories during whole body pointing movements » [en en]. *Experimental Brain Research* 144, n° 3 (juin) : 343-350. ISSN : 0014-4819, 1432-1106. <https://doi.org/10.1007/s00221-002-1052-6>.
- Pratt, C. A., J. Fung et J. M. Macpherson. 1994. « Stance control in the chronic spinal cat » [en en]. *Journal of Neurophysiology* 71, n° 5 (mai) : 1981-1985. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.1994.71.5.1981>.
- Quinlan, Jonathan I, Constantinos N Maganaris, Martino V Franchi, Kenneth Smith, Philip J Atherton, Nathaniel J Szewczyk, Paul L Greenhaff, Bethan E Phillips, James I Blackwell, Catherine Boereboom, John P Williams, John Lund et Marco V Narici. 2018. « Muscle and Tendon Contributions to Reduced Rate of Torque Development in Healthy Older Males » [en en], sous la direction d'Anne Newman. *The Journals of Gerontology: Series A* 73, n° 4 (mars) : 539-545. ISSN : 1079-5006, 1758-535X. <https://doi.org/10.1093/gerona/glx149>.
- Rasman, Brandon G., Patrick A. Forbes, Romain Tisserand et Jean-Sébastien Blouin. 2018. « Sensorimotor Manipulations of the Balance Control Loop—Beyond Imposed External Perturbations ». *Frontiers in Neurology* 9 (octobre) : 899. ISSN : 1664-2295. <https://doi.org/10.3389/fneur.2018.00899>.
- Reuter-Lorenz, Patricia A. et Katherine A. Cappell. 2008. « Neurocognitive Aging and the Compensation Hypothesis » [en en]. *Current Directions in Psychological Science* 17, n° 3 (juin) : 177-182. ISSN : 0963-7214, 1467-8721. <https://doi.org/10.1111/j.1467-8721.2008.00570.x>.
- Riecker, Axel, Klaus Gröschel, Hermann Ackermann, Claudia Steinbrink, Otto Witte et Andreas Kastrup. 2006. « Functional significance of age-related differences in motor activation patterns » [en en]. *NeuroImage* 32, n° 3 (septembre) : 1345-1354. ISSN : 10538119. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.05.021>.
- Riemann, Bryan L. et Scott M. Lephart. 2002. « The sensorimotor system, part I: the physiologic basis of functional joint stability » [en eng]. *Journal of Athletic Training* 37, n° 1 (janvier) : 71-79. ISSN : 1938-162X.
- Riglet, Louis, Corentin Delphin, Lauranne Claquesin, Baptiste Orliac, Paul Ornetti, Davy Laroche et Mathieu Gueugnon. 2024. « 3D motion analysis dataset of healthy young adult volunteers walking and running on overground and treadmill » [en en]. *Scientific Data* 11, n° 1 (mai) : 556. ISSN : 2052-4463. <https://doi.org/10.1038/s41597-024-03420-y>.

- Riley, Patrick O., Gabriele Paolini, Ugo Della Croce, Kate W. Paylo et D. Casey Kerrigan. 2007. « A kinematic and kinetic comparison of overground and treadmill walking in healthy subjects » [en en]. *Gait & Posture* 26, n° 1 (juin) : 17-24. ISSN : 09666362. <https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2006.07.003>.
- Riley, Patrick O., Margaret L. Schenkman, Robert W. Mann et W. Andrew Hodge. 1991. « Mechanics of a constrained chair-rise » [en en]. *Journal of Biomechanics* 24, n° 1 (janvier) : 77-85. ISSN : 00219290. [https://doi.org/10.1016/0021-9290\(91\)90328-K](https://doi.org/10.1016/0021-9290(91)90328-K).
- Riskowski, J. L., A. E. Mikesky, R. E. Bahamonde, T. V. Alvey et D. B. Burr. 2005. « Proprioception, gait kinematics, and rate of loading during walking: are they related? » [En eng]. *Journal of Musculoskeletal & Neuronal Interactions* 5 (4) : 379-387. ISSN : 1108-7161.
- Rizzato, Alex, Antonio Paoli, Marta Andretta, Francesca Vidorin et Giuseppe Marcolin. 2021. « Are Static and Dynamic Postural Balance Assessments Two Sides of the Same Coin? A Cross-Sectional Study in the Older Adults ». *Frontiers in Physiology* 12 (juin) : 681370. ISSN : 1664-042X. <https://doi.org/10.3389/fphys.2021.681370>.
- Roberts, Katherine L. et Harriet A. Allen. 2016. « Perception and Cognition in the Ageing Brain: A Brief Review of the Short- and Long-Term Links between Perceptual and Cognitive Decline ». *Frontiers in Aging Neuroscience* 8 (mars). ISSN : 1663-4365. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2016.00039>.
- Robin, A., A. Sauvaget, T. Deschamps et V. Thomas-Ollivier. 2018. « Le ralentissement psychomoteur, un symptôme pertinent pour distinguer les patients unipolaires et bipolaires ? » [En fr]. *French Journal of Psychiatry* 1 (novembre) : S139. ISSN : 25902415. [https://doi.org/10.1016/S2590-2415\(19\)30367-8](https://doi.org/10.1016/S2590-2415(19)30367-8).
- Robinovitch, Stephen N, Fabio Feldman, Yijian Yang, Rebecca Schonnop, Pet Ming Lueng, Thiago Sarraf, Joanie Sims-Gould et Marie Loughin. 2013. « Video capture of the circumstances of falls in elderly people residing in long-term care: an observational study ». *Lancet (London, England)* 381, n° 9860 (janvier) : 47-54. ISSN : 0140-6736. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(12\)61263-X](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(12)61263-X).
- Roebroek, M.E., C.A.M. Doorenbosch, J. Harlaar, R. Jacobs et G.J. Lankhorst. 1994. « Biomechanics and muscular activity during sit-to-stand transfer » [en en]. *Clinical Biomechanics* 9, n° 4 (juillet) : 235-244. ISSN : 02680033. [https://doi.org/10.1016/0268-0033\(94\)90004-3](https://doi.org/10.1016/0268-0033(94)90004-3).
- Roos, Paulien E., M. Polly McGuigan, David G. Kerwin et Grant Trewartha. 2008. « The role of arm movement in early trip recovery in younger and older adults » [en en]. *Gait & Posture* 27, n° 2 (février) : 352-356. ISSN : 09666362. <https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2007.05.001>.
- Rosenbaum, David A. 2010. *Human Motor Control* [en en]. Elsevier. ISBN : 978-0-12-374226-1. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374226-1.00002-4>.
- Rosenberg, Ari et Dora E. Angelaki. 2014. « Gravity Influences the Visual Representation of Object Tilt in Parietal Cortex » [en en]. *The Journal of Neuroscience* 34, n° 43 (octobre) : 14170-14180. ISSN : 0270-6474, 1529-2401. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2030-14.2014>.

- Rosso, Andrea, Sarah Fraser, Roe Holtzer, Talia Salzman, Caterina Rosano, Emma Baillargeon, Briana Sprague et Qu Tian. 2022. « NOVEL INSIGHTS INTO GAIT, MOTOR CONTROL, AND THE BRAIN: IMPLICATIONS FOR COGNITIVE AGING » [en en]. *Innovation in Aging* 6, n° Supplement_1 (décembre) : 331-332. ISSN : 2399-5300. <https://doi.org/10.1093/geroni/igac059.1308>.
- Rosso, Andrea L., Stephanie A. Studenski, Wen G. Chen, Howard J. Aizenstein, Neil B. Alexander, David A. Bennett, Sandra E. Black, Richard Camicioli, Michelle C. Carlson, Luigi Ferrucci, Jack M. Guralnik, Jeffrey M. Hausdorff, Jeff Kaye, Lenore J. Launer, Lewis A. Lipsitz, Joe Verghese et Caterina Rosano. 2013. « Aging, the Central Nervous System, and Mobility » [en en]. *The Journals of Gerontology: Series A* 68, n° 11 (novembre) : 1379-1386. ISSN : 1758-535X, 1079-5006. <https://doi.org/10.1093/gerona/glt089>.
- Roth, Sophie, Nerida Burnie, Ivonne Suridjan, Jessie T. Yan et Margherita Carboni. 2023. « Current Diagnostic Pathways for Alzheimer's Disease: A Cross-Sectional Real-World Study Across Six Countries ». *Journal of Alzheimer's Disease Reports* 7, n° 1 (juin) : 659-674. ISSN : 25424823. <https://doi.org/10.3233/ADR230007>.
- Rousseau, Célia, Marie Barbiero, Thierry Pozzo, Charalambos Papaxanthis et Olivier White. 2021. « Actual and Imagined Movements Reveal a Dual Role of the Insular Cortex for Motor Control » [en en]. *Cerebral Cortex* 31, n° 5 (mars) : 2586-2594. ISSN : 1047-3211, 1460-2199. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhaa376>.
- Rozand, Vianney, Christopher W. Sundberg, Sandra K. Hunter et Ashleigh E. Smith. 2020. « Age-related Deficits in Voluntary Activation: A Systematic Review and Meta-analysis » [en en]. *Medicine & Science in Sports & Exercise* 52, n° 3 (mars) : 549-560. ISSN : 1530-0315, 0195-9131. <https://doi.org/10.1249/MSS.0000000000002179>.
- Rubega, Maria, Emanuela Formaggio, Roberto Di Marco, Margherita Bertucelli, Stefano Tortora, Emanuele Menegatti, Manuela Cattelan, Paolo Bonato, Stefano Masiero et Alessandra Del Felice. 2021. « Cortical correlates in upright dynamic and static balance in the elderly » [en en]. *Scientific Reports* 11, n° 1 (juillet) : 14132. ISSN : 2045-2322. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-93556-3>.
- Rudnicka, Ewa, Paulina Napierała, Agnieszka Podfigurna, Błażej Męczekalski, Roman Smolarczyk et Monika Grymowicz. 2020. « The World Health Organization (WHO) approach to healthy ageing » [en en]. *Maturitas* 139 (septembre) : 6-11. ISSN : 03785122. <https://doi.org/10.1016/j.maturitas.2020.05.018>.
- Saavedra, Sandra L., Paul Van Donkelaar et Marjorie H. Woollacott. 2012. « Learning about gravity: segmental assessment of upright control as infants develop independent sitting » [en en]. *Journal of Neurophysiology* 108, n° 8 (octobre) : 2215-2229. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.01193.2011>.
- Saenen, Leen, Geert Verheyden et Jean-Jacques Orban De Xivry. 2023. « The differential effect of age on upper limb sensory processing, proprioception, and motor function » [en en]. *Journal of Neurophysiology* 130, n° 5 (novembre) : 1183-1193. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.00364.2022>.

- Saftari, Liana Nafisa et Oh-Sang Kwon. 2018. « Ageing vision and falls: a review » [en en]. *Journal of Physiological Anthropology* 37, n° 1 (décembre) : 11. ISSN : 1880-6805. <https://doi.org/10.1186/s40101-018-0170-1>.
- Salari, Nader, Niloofar Darvishi, Yalda Bartina, Mojdeh Larti, Aliakbar Kiaei, Mahvan Hemmati, Shamarina Shohaimi et Masoud Mohammadi. 2021. « Global prevalence of osteoporosis among the world older adults: a comprehensive systematic review and meta-analysis » [en en]. *Journal of Orthopaedic Surgery and Research* 16, n° 1 (décembre) : 669. ISSN : 1749-799X. <https://doi.org/10.1186/s13018-021-02821-8>.
- Salat, D. H. 2004. « Thinning of the Cerebral Cortex in Aging » [en en]. *Cerebral Cortex* 14, n° 7 (mars) : 721-730. ISSN : 1460-2199. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhh032>.
- Salzman, Brooke. 2010. « Gait and balance disorders in older adults » [en eng]. *American Family Physician* 82, n° 1 (juillet) : 61-68. ISSN : 1532-0650.
- Sarcher, Aurélie, Lena Carcreff, Florent Moissenet, François Hug et Thibault Deschamps. 2024. « Consistency of muscle activation signatures across different walking speeds » [en en]. *Gait & Posture* 107 (janvier) : 155-161. ISSN : 09666362. <https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2023.09.001>.
- Saunders, J. B., V. T. Inman et H. D. Eberhart. 1953. « The major determinants in normal and pathological gait » [en eng]. *The Journal of Bone and Joint Surgery. American Volume* 35-A, n° 3 (juillet) : 543-558. ISSN : 0021-9355.
- Schaap, L, Annemarie Koster et Marjolein Visser. 2013. « Adiposity, Muscle Mass, and Muscle Strength in Relation to Functional Decline in Older Persons » [en en]. *Epidemiologic Reviews* 35 (1) : 51-65. ISSN : 1478-6729, 0193-936X. <https://doi.org/10.1093/epirev/mxs006>.
- Schaap, L, Natasja M Van Schoor, Paul Lips et Marjolein Visser. 2018. « Associations of Sarcopenia Definitions, and Their Components, With the Incidence of Recurrent Falling and Fractures: The Longitudinal Aging Study Amsterdam » [en en]. *The Journals of Gerontology: Series A* 73, n° 9 (août) : 1199-1204. ISSN : 1079-5006, 1758-535X. <https://doi.org/10.1093/gerona/glx245>.
- Scherbov, Sergei et Warren C. Sanderson. 2016. « New Approaches to the Conceptualization and Measurement of Age and Aging » [en en]. *Journal of Aging and Health* 28, n° 7 (octobre) : 1159-1177. ISSN : 0898-2643, 1552-6887. <https://doi.org/10.1177/0898264316656517>.
- Schiaffino, Stefano et Carlo Reggiani. 2011. « Fiber Types in Mammalian Skeletal Muscles » [en en]. *Physiological Reviews* 91, n° 4 (octobre) : 1447-1531. ISSN : 0031-9333, 1522-1210. <https://doi.org/10.1152/physrev.00031.2010>.
- Schrack, Jennifer A., Eleanor M. Simonsick, Paulo H.M. Chaves et Luigi Ferrucci. 2012. « The Role of Energetic Cost in the Age-Related Slowing of Gait Speed » [en en]. *Journal of the American Geriatrics Society* 60, n° 10 (octobre) : 1811-1816. ISSN : 0002-8614, 1532-5415. <https://doi.org/10.1111/j.1532-5415.2012.04153.x>.
- Schultz, Albert B., Neil B. Alexander et James A. Ashton-Miller. 1992. « Biomechanical analyses of rising from a chair » [en en]. *Journal of Biomechanics* 25, n° 12 (décembre) : 1383-1391. ISSN : 00219290. [https://doi.org/10.1016/0021-9290\(92\)90052-3](https://doi.org/10.1016/0021-9290(92)90052-3).

- Schwesig, René, David Fischer et Alexander Kluttig. 2013. « Are there changes in postural regulation across the lifespan? » [En en]. *Somatosensory & Motor Research* 30, n° 4 (décembre) : 167-174. ISSN : 0899-0220, 1369-1651. <https://doi.org/10.3109/08990220.2013.779245>.
- Scott, Stephen H. 2012. « The computational and neural basis of voluntary motor control and planning » [en en]. *Trends in Cognitive Sciences* 16, n° 11 (novembre) : 541-549. ISSN : 13646613. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2012.09.008>.
- Segal, Ava D., Brooklyn L. Vargas, Fiona G. Richards, Cameron J. Shelley et Anne K. Silverman. 2023. « Healthy aging reduces dynamic balance control as measured by the simplified Star Excursion Balance Test » [en en]. *Gait & Posture* 103 (juin) : 190-195. ISSN : 09666362. <https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2023.05.020>.
- Seger et Thorstensson. 2000. « Electrically evoked eccentric and concentric torque–velocity relationships in human knee extensor muscles » [en en]. *Acta Physiologica Scandinavica* 169, n° 1 (mai) : 63-69. ISSN : 0001-6772, 1365-201X. <https://doi.org/10.1046/j.1365-201x.2000.00694.x>.
- Seidler, R, Jessica A. Bernard, Taritonye B. Burutolu, Brett W. Fling, Mark T. Gordon, Joseph T. Gwin, Youngbin Kwak et David B. Lipps. 2010. « Motor control and aging: Links to age-related brain structural, functional, and biochemical effects » [en en]. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 34, n° 5 (avril) : 721-733. ISSN : 01497634. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2009.10.005>.
- Seidler, R, D.C Noll et G Thiers. 2004. « Feedforward and feedback processes in motor control » [en en]. *NeuroImage* 22, n° 4 (août) : 1775-1783. ISSN : 10538119. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2004.05.003>.
- Seilheimer, Robert L, Ari Rosenberg et Dora E Angelaki. 2014. « Models and processes of multi-sensory cue combination » [en en]. *Current Opinion in Neurobiology* 25 (avril) : 38-46. ISSN : 09594388. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2013.11.008>.
- Selinger, Jessica C., Jennifer L. Hicks, Rachel W. Jackson, Cara M. Wall-Scheffler, Derek Chang et Scott L. Delp. 2022. « Running in the wild: Energetics explain ecological running speeds » [en en]. *Current Biology* 32, n° 10 (mai) : 2309-2315.e3. ISSN : 09609822. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.03.076>.
- Selinger, Jessica C., Shawn M. O'Connor, Jeremy D. Wong et J. Maxwell Donelan. 2015. « Humans Can Continuously Optimize Energetic Cost during Walking » [en en]. *Current Biology* 25, n° 18 (septembre) : 2452-2456. ISSN : 0960-9822. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.08.016>.
- Senot, Patrice, Myrka Zago, Francesco Lacquaniti et Joseph McIntyre. 2005. « Anticipating the Effects of Gravity When Intercepting Moving Objects: Differentiating Up and Down Based on Nonvisual Cues » [en en]. *Journal of Neurophysiology* 94, n° 6 (décembre) : 4471-4480. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.00527.2005>.
- Senot, Patrice, Myrka Zago, Anne Le Séac'h, Mohammed Zaoui, Alain Berthoz, Francesco Lacquaniti et Joseph McIntyre. 2012. « When Up Is Down in 0g: How Gravity Sensing Affects the Timing of Interceptive Actions » [en en]. *The Journal of Neuroscience* 32, n° 6 (février) : 1969-1973. ISSN : 0270-6474, 1529-2401. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3886-11.2012>.

- Shadmehr, Reza, Helen J. Huang et Alaa A. Ahmed. 2016. « A Representation of Effort in Decision-Making and Motor Control » [en en]. *Current Biology* 26, n° 14 (juillet) : 1929-1934. ISSN : 09609822. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.05.065>.
- Shadmehr, Reza, Thomas R. Reppert, Erik M. Summerside, Tehrim Yoon et Alaa A. Ahmed. 2019. « Movement Vigor as a Reflection of Subjective Economic Utility » [en en]. *Trends in Neurosciences* 42, n° 5 (mai) : 323-336. ISSN : 01662236. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2019.02.003>.
- Shadmehr, Reza, Maurice A. Smith et John W. Krakauer. 2010. « Error Correction, Sensory Prediction, and Adaptation in Motor Control » [en en]. *Annual Review of Neuroscience* 33, n° 1 (juin) : 89-108. ISSN : 0147-006X, 1545-4126. <https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-060909-153135>.
- Shadmehr, Reza et Steven P Wise. 2005. *The computational neurobiology of reaching and pointing: A foundation for motor learning*.
- Shao, Xuerong, Zheng Wang, Lijiang Luan, Yilan Sheng, Ruoni Yu, Adrian Pranata, Roger Adams, Anren Zhang et Jia Han. 2022. « Impaired ankle inversion proprioception during walking is associated with fear of falling in older adults ». *Frontiers in Aging Neuroscience* 14 (septembre) : 946509. ISSN : 1663-4365. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2022.946509>.
- Shum, Gary L. K., Jack Crosbie et Raymond Y. W. Lee. 2005. « Effect of Low Back Pain on the Kinematics and Joint Coordination of the Lumbar Spine and Hip During Sit-to-Stand and Stand-to-Sit: » [en en]. *Spine* 30, n° 17 (septembre) : 1998-2004. ISSN : 0362-2436. <https://doi.org/10.1097/01.brs.0000176195.16128.27>.
- Siette, Joyce, Anjani Meka et Josefine Antoniadou. 2023. « Breaking the barriers: overcoming dementia-related stigma in minority communities ». *Frontiers in Psychiatry* 14 (décembre) : 1278944. ISSN : 1664-0640. <https://doi.org/10.3389/fpsy.2023.1278944>.
- Silva, Gabrielly Fernanda, Monalisa Resende Nascimento, Pablo Andrei Appelt, Rodrigo Bazan, Luciane Aparecida Pascucci Sande De Souza et Gustavo José Luvizutto. 2022. « Normative data for the numeric vertical line test: a comparison of verticality accuracy at different life stages and with different verticality measures » [en en]. *Hearing, Balance and Communication* 20, n° 2 (avril) : 120-128. ISSN : 2169-5717, 2169-5725. <https://doi.org/10.1080/21695717.2022.2061689>.
- Sleimen-Malkoun, Rita, Jean-Jacques Temprado et Eric Berton. 2013. « Age-related dedifferentiation of cognitive and motor slowing: insight from the comparison of Hick–Hyman and Fitts’ laws ». *Frontiers in Aging Neuroscience* 5. ISSN : 1663-4365. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2013.00062>.
- Sloot, Lizeth H., Matthew Millard, Christian Werner et Katja Mombaur. 2020. « Slow but Steady: Similar Sit-to-Stand Balance at Seat-Off in Older vs. Younger Adults ». *Frontiers in Sports and Active Living* 2 (octobre) : 548174. ISSN : 2624-9367. <https://doi.org/10.3389/fspor.2020.548174>.
- Smeets, Jeroen B.J. et Eli Brenner. 1999. « A New View on Grasping ». *Motor Control* 3, n° 3 (juillet) : 237-271. ISSN : 1087-1640, 1543-2696. <https://doi.org/10.1123/mcj.3.3.237>.
- Smith, Erin, Tara Cusack et Catherine Blake. 2016. « The effect of a dual task on gait speed in community dwelling older adults: A systematic review and meta-analysis » [en en]. *Gait & Posture* 44 (février) : 250-258. ISSN : 09666362. <https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2015.12.017>.

- Smith, Samuel H.L., Peter Reilly et Anthony M.J. Bull. 2020. « A musculoskeletal modelling approach to explain sit-to-stand difficulties in older people due to changes in muscle recruitment and movement strategies » [en en]. *Journal of Biomechanics* 98 (janvier) : 109451. ISSN : 00219290. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2019.109451>.
- Sockol, Michael D., David A. Raichlen et Herman Pontzer. 2007. « Chimpanzee locomotor energetics and the origin of human bipedalism » [en en]. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, n° 30 (juillet) : 12265-12269. ISSN : 0027-8424, 1091-6490. <https://doi.org/10.1073/pnas.0703267104>.
- Soechting, Jf, Ca Buneo, U Herrmann et M Flanders. 1995. « Moving effortlessly in three dimensions: does Donders' law apply to arm movement? » [En en]. *The Journal of Neuroscience* 15, n° 9 (septembre) : 6271-6280. ISSN : 0270-6474, 1529-2401. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.15-09-06271.1995>.
- Soechting, Jf et F Lacquaniti. 1981. « Invariant characteristics of a pointing movement in man » [en en]. *The Journal of Neuroscience* 1, n° 7 (juillet) : 710-720. ISSN : 0270-6474, 1529-2401. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.01-07-00710.1981>.
- Sommer, Verena R., Yana Fandakova, Thomas H. Grandy, Yee Lee Shing, Markus Werkle-Bergner et Myriam C. Sander. 2019. « Neural Pattern Similarity Differentially Relates to Memory Performance in Younger and Older Adults » [en en]. *The Journal of Neuroscience* 39, n° 41 (octobre) : 8089-8099. ISSN : 0270-6474, 1529-2401. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0197-19.2019>.
- Sorond, Farzaneh A., Yenisel Cruz-Almeida, D. J. Clark, Anand Viswanathan, Clemens R. Scherzer, Philip De Jager, Anna Csiszar, Paul J. Laurienti, Jeffery M. Hausdorff, Wen G. Chen, Luiggi Ferrucci, Caterina Rosano, Stephanie A. Studenski, Sandra E. Black et Lewis A. Lipsitz. 2015. « Aging, the Central Nervous System, and Mobility in Older Adults: Neural Mechanisms of Mobility Impairment » [en en]. *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences* 70, n° 12 (décembre) : 1526-1532. ISSN : 1079-5006, 1758-535X. <https://doi.org/10.1093/gerona/glv130>.
- Spedden, Meaghan Elizabeth, Julia T. Choi, Jens Bo Nielsen et Svend Sparre Geertsen. 2019. « Corticospinal control of normal and visually guided gait in healthy older and younger adults » [en en]. *Neurobiology of Aging* 78 (juin) : 29-41. ISSN : 01974580. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2019.02.005>.
- Speers, R.A, A.D Kuo et F.B Horak. 2002. « Contributions of altered sensation and feedback responses to changes in coordination of postural control due to aging » [en en]. *Gait & Posture* 16, n° 1 (août) : 20-30. ISSN : 09666362. [https://doi.org/10.1016/S0966-6362\(02\)00003-6](https://doi.org/10.1016/S0966-6362(02)00003-6).
- Sprague, Briana N., Xiaonan Zhu, Rebecca C. Ehrenkranz, Qu Tian, Theresa A. Gmelin, Nancy W. Glynn, Andrea L. Rosso et Caterina Rosano. 2021. « Declining energy predicts incident mobility disability and mortality risk in healthy older adults » [en en]. *Journal of the American Geriatrics Society* 69, n° 11 (novembre) : 3134-3141. ISSN : 0002-8614, 1532-5415. <https://doi.org/10.1111/jgs.17372>.

- Srinivasan, Manoj et Andy Ruina. 2006. « Computer optimization of a minimal biped model discovers walking and running » [en en]. *Nature* 439, n° 7072 (janvier) : 72-75. ISSN : 0028-0836, 1476-4687. <https://doi.org/10.1038/nature04113>.
- Stapley, Paul, Thierry Pozzo, G. Cheron et Alexander Grishin. 1999. « Does the coordination between posture and movement during human whole-body reaching ensure center of mass stabilization? » *Experimental Brain Research* 129, n° 1 (octobre) : 134-146. ISSN : 0014-4819. <https://doi.org/10.1007/s002210050944>.
- Stapley, Paul, Thierry Pozzo, Alexander Grishin et Charalambos Papaxanthis. 2000. « Investigating centre of mass stabilisation as the goal of posture and movement coordination during human whole body reaching ». *Biological Cybernetics* 82, n° 2 (janvier) : 161-172. ISSN : 0340-1200, 1432-0770. <https://doi.org/10.1007/s004220050016>.
- Strotz, Luke C., Erin E. Saupe, Julien Kimmig et Bruce S. Lieberman. 2018. « Metabolic rates, climate and macroevolution: a case study using Neogene molluscs » [en en]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285, n° 1885 (août) : 20181292. ISSN : 0962-8452, 1471-2954. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1292>.
- Studenski, Stephanie. 2011. « Gait Speed and Survival in Older Adults » [en en]. *JAMA* 305, n° 1 (janvier) : 50. ISSN : 0098-7484. <https://doi.org/10.1001/jama.2010.1923>.
- Summerside, Erik M., Robert J. Courter, Reza Shadmehr et Alaa A. Ahmed. 2024. « Slowing of Movements in Healthy Aging as a Rational Economic Response to an Elevated Effort Landscape » [en en]. *The Journal of Neuroscience* 44, n° 15 (avril) : e1596232024. ISSN : 0270-6474, 1529-2401. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1596-23.2024>.
- Summerside, Erik M., Rodger Kram et Alaa A. Ahmed. 2018. « Contributions of metabolic and temporal costs to human gait selection » [en en]. *Journal of The Royal Society Interface* 15, n° 143 (juin) : 20180197. ISSN : 1742-5689, 1742-5662. <https://doi.org/10.1098/rsif.2018.0197>.
- Sundermier, L., M. H. Woollacott, J. L. Jensen et S. Moore. 1996. « Postural Sensitivity to Visual Flow in Aging Adults With and Without Balance Problems » [en en]. *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences* 51A, n° 2 (mars) : M45-M52. ISSN : 1079-5006, 1758-535X. <https://doi.org/10.1093/gerona/51A.2.M45>.
- Swenor, Bonnielin K et Joshua R Ehrlich. 2021. « Ageing and vision loss: looking to the future » [en en]. *The Lancet Global Health* 9, n° 4 (avril) : e385-e386. ISSN : 2214109X. [https://doi.org/10.1016/S2214-109X\(21\)00031-0](https://doi.org/10.1016/S2214-109X(21)00031-0).
- Tan, T., Q.J. Almeida et F. Rahimi. 2011. « Proprioceptive deficits in Parkinson's disease patients with freezing of gait » [en en]. *Neuroscience* 192 (septembre) : 746-752. ISSN : 03064522. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2011.06.071>.
- Taniai, Yoshiaki et Jun Nishii. 2015. « Optimality of Upper-Arm Reaching Trajectories Based on the Expected Value of the Metabolic Energy Cost » [en en]. *Neural Computation* 27, n° 8 (août) : 1721-1737. ISSN : 0899-7667, 1530-888X. https://doi.org/10.1162/NECO_a_00757.

- Tanis, Daniel, Jan A. Calalo, Joshua G. A. Cashaback et Isaac L. Kurtzer. 2023. « Accuracy and effort costs together lead to temporal asynchrony of multiple motor commands » [en en]. *Journal of Neurophysiology* 129, n° 1 (janvier) : 1-6. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.00435.2022>.
- Temprado, Jean-Jacques. 2021. « Can Exergames Be Improved to Better Enhance Behavioral Adaptability in Older Adults? An Ecological Dynamics Perspective ». *Frontiers in Aging Neuroscience* 13 (mai) : 670166. ISSN : 1663-4365. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2021.670166>.
- Temprado, Jean-Jacques, Rita Sleimen-Malkoun, Patrick Lemaire, Benoit Rey-Robert, Frédérique Retornaz et Eric Berton. 2013. « Aging of sensorimotor processes: a systematic study in Fitts' task » [en en]. *Experimental Brain Research* 228, n° 1 (juillet) : 105-116. ISSN : 0014-4819, 1432-1106. <https://doi.org/10.1007/s00221-013-3542-0>.
- The Lancet. 2009. « What is health? The ability to adapt » [en en]. *The Lancet* 373, n° 9666 (mars) : 781. ISSN : 01406736. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(09\)60456-6](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(09)60456-6).
- Thomas, Elizabeth, Ferid Ben Ali, Arvind Tolambiya, Florian Chambellant et Jérémie Gaveau. 2023. « Too much information is no information: how machine learning and feature selection could help in understanding the motor control of pointing ». *Frontiers in Big Data* 6 (juillet) : 921355. ISSN : 2624-909X. <https://doi.org/10.3389/fdata.2023.921355>.
- Thompson Simon, Bn. 2015. « Sensory Compensation in Children Following Vision Loss after Trauma and Disease ». *Journal of Clinical Research and Ophthalmology* (septembre) : 049-053. ISSN : 24551414. <https://doi.org/10.17352/2455-1414.000021>.
- Tia, Banty, France Mourey, Yves Ballay, Cyril Sirandré, Thierry Pozzo et Christos Paizis. 2010. « Improvement of motor performance by observational training in elderly people » [en en]. *Neuroscience Letters* 480, n° 2 (août) : 138-142. ISSN : 03043940. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2010.06.026>.
- Todorov, Emanuel. 2004. « Optimality principles in sensorimotor control » [en en]. *Nature Neuroscience* 7, n° 9 (septembre) : 907-915. ISSN : 1097-6256, 1546-1726. <https://doi.org/10.1038/nn1309>.
- . 2006. « Optimal Control Theory ». In *Bayesian Brain*, MIT Press. Doya, K.
- Todorov, Emanuel et Michael I. Jordan. 1998. « Smoothness Maximization Along a Predefined Path Accurately Predicts the Speed Profiles of Complex Arm Movements » [en en]. *Journal of Neurophysiology* 80, n° 2 (août) : 696-714. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.1998.80.2.696>.
- . 2002. « Optimal feedback control as a theory of motor coordination » [en en]. *Nature Neuroscience* 5, n° 11 (novembre) : 1226-1235. ISSN : 1097-6256, 1546-1726. <https://doi.org/10.1038/nn963>.
- Tolambiya, Arvind, Elizabeth Thomas, Enrico Chiovetto, Bastien Berret et Thierry Pozzo. 2011. « An Ensemble Analysis of Electromyographic Activity during Whole Body Pointing with the Use of Support Vector Machines » [en en], sous la direction d'Eleni Vasilaki. *PLoS ONE* 6, n° 7 (juillet) : e20732. ISSN : 1932-6203. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0020732>.

- Toricelli, Francesco, Alice Tomassini, Giovanni Pezzulo, Thierry Pozzo, Luciano Fadiga et Alessandro D'Ausilio. 2023. « Motor invariants in action execution and perception » [en en]. *Physics of Life Reviews* 44 (mars) : 13-47. ISSN : 15710645. <https://doi.org/10.1016/j.plrev.2022.11.003>.
- Tortora, Gerard J., Bryan Derrickson, Renan Bain et Frédéric Pariaud. 2022. *Anatomie et physiologie* [en fre]. 6e éd. Louvain-la-Neuve (Belgique) : De Boeck supérieur. ISBN : 978-2-8073-3444-1.
- Tresch, Matthew C., Philippe Saltiel et Emilio Bizzi. 1999. « The construction of movement by the spinal cord » [en en]. *Nature Neuroscience* 2, n° 2 (février) : 162-167. ISSN : 1097-6256, 1546-1726. <https://doi.org/10.1038/5721>.
- Tricon, Veronique, Armande Le Pellec-Muller, Nicolas Martin, Serge Mesure, Jean-Phillipe Azulay et Sylvie Vernazza-Martin. 2007. « Balance control and adaptation of kinematic synergy in aging adults during forward trunk bending » [en en]. *Neuroscience Letters* 415, n° 1 (mars) : 81-86. ISSN : 03043940. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2006.12.046>.
- Tsai, Yi-Ju et Sang-I Lin. 2015. « Reaching forward: effects of a preceding task and aging » [en en]. *AGE* 37, n° 1 (février) : 1. ISSN : 0161-9152, 1574-4647. <https://doi.org/10.1007/s11357-014-9739-8>.
- Tsay, Jonathan, Hyosub E Kim, Samuel D McDougale, Jordan A Taylor, Adrian Haith, Guy Avraham, John W Krakauer, Anne Ge Collins et Richard B Ivry. 2024a. « Fundamental processes in sensorimotor learning: Reasoning, refinement, and retrieval » [en en]. *eLife* 13 (août) : e91839. ISSN : 2050-084X. <https://doi.org/10.7554/eLife.91839>.
- Tsay, Jonathan, Nathan Steadman, Melanie Fleming, Mareike Gann, Irene Di Giulio, Cosima Graef, Jinpei Han, Kavindu Jayasinghe, Matthew Mitchell, Robert Chen, Kausar Raheel, Edgar Semedo, Raul Simpetru, Kurnia Putri Utami, Allie Williams, Ziyue Zhu, Charlotte Stag et Shlomi Haar. 2024b. « Bridging the gap between experimental control and ecological validity in human sensorimotor science » [en en]. *The Journal of Physiology* (juillet) : JP287037. ISSN : 0022-3751, 1469-7793. <https://doi.org/10.1113/JP287037>.
- Turesky, Ted K., Peter E. Turkeltaub et Guinevere F. Eden. 2016. « An Activation Likelihood Estimation Meta-Analysis Study of Simple Motor Movements in Older and Young Adults ». *Frontiers in Aging Neuroscience* 8 (octobre). ISSN : 1663-4365. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2016.00238>.
- Uno, Y., M. Kawato et R. Suzuki. 1989. « Formation and control of optimal trajectory in human multijoint arm movement » [en en]. *Biological Cybernetics* 61, n° 2 (juin) : 89-101. ISSN : 0340-1200, 1432-0770. <https://doi.org/10.1007/BF00204593>.
- Urai, Anne E., Brent Doiron, Andrew M. Leifer et Anne K. Churchland. 2022. « Large-scale neural recordings call for new insights to link brain and behavior » [en en]. *Nature Neuroscience* 25, n° 1 (janvier) : 11-19. ISSN : 1097-6256, 1546-1726. <https://doi.org/10.1038/s41593-021-00980-9>.
- Van Der Kooij, Herman, Ron Jacobs, Bart Koopman et Frans Van Der Helm. 2001. « An adaptive model of sensory integration in a dynamic environment applied to human stance control ». *Biological Cybernetics* 84, n° 2 (janvier) : 103-115. ISSN : 0340-1200, 1432-0770. <https://doi.org/10.1007/s004220000196>.

- Van Der Kruk, Eline, Anne K. Silverman, Peter Reilly et Anthony M.J. Bull. 2021. « Compensation due to age-related decline in sit-to-stand and sit-to-walk » [en en]. *Journal of Biomechanics* 122 (juin) : 110411. ISSN : 00219290. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2021.110411>.
- Van Der Kruk, Eline, Paul Strutton, Louis J. Koizia, Michael Fertleman, Peter Reilly et Anthony M. J. Bull. 2022. « Why do older adults stand-up differently to young adults?: investigation of compensatory movement strategies in sit-to-walk » [en en]. *npj Aging* 8, n° 1 (septembre) : 13. ISSN : 2731-6068. <https://doi.org/10.1038/s41514-022-00094-x>.
- Van Dyck, Christopher H., Chad J. Swanson, Paul Aisen, Randall J. Bateman, Christopher Chen, Michelle Gee, Michio Kanekiyo, David Li, Larisa Reyderman, Sharon Cohen, Lutz Froelich, Sadao Katayama, Marwan Sabbagh, Bruno Vellas, David Watson, Shobha Dhadda, Michael Irizarry, Lynn D. Kramer et Takeshi Iwatsubo. 2023. « Lecanemab in Early Alzheimer's Disease » [en en]. *New England Journal of Medicine* 388, n° 1 (janvier) : 9-21. ISSN : 0028-4793, 1533-4406. <https://doi.org/10.1056/NEJMoa2212948>.
- Van Humbeeck, Nathan, Reinhold Kliegl et Ralf T. Krampe. 2023. « Lifespan changes in postural control » [en en]. *Scientific Reports* 13, n° 1 (janvier) : 541. ISSN : 2045-2322. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-26934-0>.
- Van Voorhies, Wayne A. et Samuel Ward. 1999. « Genetic and environmental conditions that increase longevity in *Caenorhabditis elegans* decrease metabolic rate » [en en]. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96, n° 20 (septembre) : 11399-11403. ISSN : 0027-8424, 1091-6490. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.20.11399>.
- Vandevoorde, Koenraad et Jean-Jacques Orban De Xivry. 2019. « Internal model recalibration does not deteriorate with age while motor adaptation does » [en en]. *Neurobiology of Aging* 80 (août) : 138-153. ISSN : 01974580. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2019.03.020>.
- . 2020. « Why is the explicit component of motor adaptation limited in elderly adults? » [En en]. *Journal of Neurophysiology* 124, n° 1 (juillet) : 152-167. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.00659.2019>.
- . 2021. « Does proprioceptive acuity influence the extent of implicit sensorimotor adaptation in young and older adults? » [En en]. *Journal of Neurophysiology* 126, n° 4 (octobre) : 1326-1344. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.00636.2020>.
- VanSwearingen, J. M. et S. A. Studenski. 2014. « Aging, Motor Skill, and the Energy Cost of Walking: Implications for the Prevention and Treatment of Mobility Decline in Older Persons » [en en]. *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences* 69, n° 11 (novembre) : 1429-1436. ISSN : 1079-5006, 1758-535X. <https://doi.org/10.1093/gerona/glu153>.
- Vapnick, V. N. et A. Ya. Lerner. 1963. « Recognition of Patterns with help of Generalized Portraits » [en ru].
- Vellas, B., S. Gillette-Guyonnet, F. Nourhashémi, Y. Rolland, S. Lauque, P. J. Ousset, S. Moulias, S. Andrieu, B. Fontan, D. Adoue, C. Lafont, R. Baumgartner, P. Garry et J. L. Albarède. 2000. « Chutes, fragilité et ostéoporose chez la personne âgée: un problème de santé publique ». *La Revue de Médecine Interne* 21, n° 7 (juillet) : 608-613. ISSN : 0248-8663. [https://doi.org/10.1016/S0248-8663\(00\)80006-5](https://doi.org/10.1016/S0248-8663(00)80006-5).

- Verdel, Dorian, Simon Bastide, Franck Geffard, Olivier Bruneau, Nicolas Vignais et Bastien Berret. 2023a. « Reoptimization of single-joint motor patterns to non-Earth gravity torques induced by a robotic exoskeleton » [en en]. *iScience* 26, n° 11 (novembre) : 108350. ISSN : 25890042. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2023.108350>.
- Verdel, Dorian, Olivier Bruneau, Guillaume Sahn, Nicolas Vignais et Bastien Berret. 2023b. « The value of time in the invigoration of human movements when interacting with a robotic exoskeleton » [en en]. *Science Advances* 9, n° 38 (septembre) : eadh9533. ISSN : 2375-2548. <https://doi.org/10.1126/sciadv.adh9533>.
- . s.d. « An optimal time-effort tradeoff invigorates human reaching movements across a wide range of efforts » [en en].
- Vernazza-Martin, S., V. Tricon, N. Martin, S. Mesure, J. P. Azulay et A. Le Pellec-Muller. 2008. « Effect of aging on the coordination between equilibrium and movement: what changes? » [En en]. *Experimental Brain Research* 187, n° 2 (mai) : 255-265. ISSN : 0014-4819, 1432-1106. <https://doi.org/10.1007/s00221-008-1301-4>.
- Vernooij, Carlijn A., Guillaume Rao, Eric Berton, Frédérique Retornaz et Jean-Jacques Temprado. 2016. « The Effect of Aging on Muscular Dynamics Underlying Movement Patterns Changes ». *Frontiers in Aging Neuroscience* 8 (décembre). ISSN : 1663-4365. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2016.00309>.
- Vouriot, Alexandre, Gérome C Gauchard, Narkasen Chau, Lahoucine Benamghar, Marie-Line Lepori, Jean-Marie Mur et Philippe P Perrin. 2004. « Sensorial organisation favouring higher visual contribution is a risk factor of falls in an occupational setting » [en en]. *Neuroscience Research* 48, n° 3 (mars) : 239-247. ISSN : 01680102. <https://doi.org/10.1016/j.neures.2003.11.001>.
- Vu, Van Hoan, Brice Isableu et Bastien Berret. 2016. « On the nature of motor planning variables during arm pointing movement: Compositeness and speed dependence » [en en]. *Neuroscience* 328 (juillet) : 127-146. ISSN : 03064522. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2016.04.027>.
- Wade, M. G., R. Lindquist, J. R. Taylor et D. Treat-Jacobson. 1995. « Optical Flow, Spatial Orientation, and the Control of Posture in the Elderly » [en en]. *The Journals of Gerontology Series B: Psychological Sciences and Social Sciences* 50B, n° 1 (janvier) : P51-P54. ISSN : 1079-5014, 1758-5368. <https://doi.org/10.1093/geronb/50B.1.P51>.
- Wang, Cuiying et Li Bai. 2012. « Sarcopenia in the elderly: Basic and clinical issues » [en en]. *Geriatrics & Gerontology International* 12, n° 3 (juillet) : 388-396. ISSN : 1444-1586, 1447-0594. <https://doi.org/10.1111/j.1447-0594.2012.00851.x>.
- Wang, Li, Ye Zhang, Jingna Zhang, Linqiong Sang, Pengyue Li, Rubing Yan, Mingguo Qiu et Chen Liu. 2019. « Aging Changes Effective Connectivity of Motor Networks During Motor Execution and Motor Imagery ». *Frontiers in Aging Neuroscience* 11 (novembre) : 312. ISSN : 1663-4365. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2019.00312>.
- Ward, N. S. 2003. « Age-related changes in the neural correlates of motor performance ». *Brain* 126, n° 4 (avril) : 873-888. ISSN : 14602156. <https://doi.org/10.1093/brain/awg071>.

- Ward, N. S. 2006. « Compensatory mechanisms in the aging motor system » [en en]. *Ageing Research Reviews* 5, n° 3 (août) : 239-254. ISSN : 15681637. <https://doi.org/10.1016/j.arr.2006.04.003>.
- Ward, N. S., Orlando B.C. Swayne et Jennifer M. Newton. 2008. « Age-dependent changes in the neural correlates of force modulation: An fMRI study » [en en]. *Neurobiology of Aging* 29, n° 9 (septembre) : 1434-1446. ISSN : 01974580. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2007.04.017>.
- Welford, A.T. et J.M.T. Brebner. 1980. *Reaction Times*. Academic Press. ISBN : 978-0-12-742880-2.
- Westing, S. H., J. Y. Seger et A. Thorstensson. 1990. « Effects of electrical stimulation on eccentric and concentric torque-velocity relationships during knee extension in man » [en en]. *Acta Physiologica Scandinavica* 140, n° 1 (septembre) : 17-22. ISSN : 0001-6772, 1365-201X. <https://doi.org/10.1111/j.1748-1716.1990.tb08971.x>.
- White, O., J. Gaveau, L. Bringoux et F. Crevecoeur. 2020. « The gravitational imprint on sensorimotor planning and control » [en en]. *Journal of Neurophysiology* 124, n° 1 (juillet) : 4-19. ISSN : 0022-3077, 1522-1598. <https://doi.org/10.1152/jn.00381.2019>.
- White, Tim D., Berhane Asfaw, Yonas Beyene, Yohannes Haile-Selassie, C. Owen Lovejoy, Gen Suwa et Giday WoldeGabriel. 2009. « *Ardipithecus ramidus* and the Paleobiology of Early Hominids » [en en]. *Science* 326, n° 5949 (octobre) : 64-86. ISSN : 0036-8075, 1095-9203. <https://doi.org/10.1126/science.1175802>.
- Wickramarachchi, Bimba, Mohammad R. Torabi et Bilesha Perera. 2023. « Effects of Physical Activity on Physical Fitness and Functional Ability in Older Adults » [en eng]. *Gerontology & Geriatric Medicine* 9 : 23337214231158476. ISSN : 2333-7214. <https://doi.org/10.1177/23337214231158476>.
- Winter, D. 1987. *The biomechanics and motor control of human gait* [en eng]. Waterloo, Ontario : Univ. of Waterloo Press. ISBN : 978-0-88898-078-6.
- . 1995. « Human balance and posture control during standing and walking » [en en]. *Gait & Posture* 3, n° 4 (décembre) : 193-214. ISSN : 09666362. [https://doi.org/10.1016/0966-6362\(96\)82849-9](https://doi.org/10.1016/0966-6362(96)82849-9).
- . 2009. *Biomechanics and Motor Control of Human Movement* [en en]. Hoboken, NJ, USA : John Wiley & Sons, Inc., septembre. ISBN : 978-0-470-54914-8 978-0-470-39818-0. <https://doi.org/10.1002/9780470549148>.
- Witkin, H. A. et S. E. Asch. 1948. « Studies in space orientation. IV. Further experiments on perception of the upright with displaced visual fields. » Place: US Publisher: American Psychological Association, *Journal of Experimental Psychology* 38 (6) : 762-782. ISSN : 0022-1015(Print). <https://doi.org/10.1037/h0053671>.

- Wolpe, Noham, James N. Ingram, Kamen A. Tsvetanov, Rogier A. Kievit, Richard N. Henson, Daniel M. Wolpert, Cam-CAN, Carol Brayne, Edward Bullmore, Andrew Calder, Rhodri Cusack, Tim Dalgleish, John Duncan, Fiona E. Matthews, William Marslen-Wilson, Meredith A. Shafto, Karen Campbell, Teresa Cheung, Simon Davis, Anna McCarrey, Abdur Mustafa, Darren Price, David Samu, Jason R. Taylor, Matthias Treder, Janna Van Belle, Nitin Williams, Lauren Bates, Tina Emery, Sharon Erzinçlioglu, Andrew Gadie, Sofia Gerbase, Stanimira Georgieva, Claire Hanley, Beth Parkin, David Troy, Tibor Auer, Marta Correia, Lu Gao, Emma Green, Rafael Henriques, Jodie Allen, Gillian Amery, Liana Amunts, Anne Barcroft, Amanda Castle, Cheryl Dias, Jonathan Dowrick, Melissa Fair, Hayley Fisher, Anna Goulding, Adarsh Grewal, Geoff Hale, Andrew Hilton, Frances Johnson, Patricia Johnston, Thea Kavanagh-Williamson, Magdalena Kwasniewska, Alison McMinn, Kim Norman, Jessica Penrose, Fiona Roby, Diane Rowland, John Sargeant, Maggie Squire, Beth Stevens, Aldabra Stoddart, Cheryl Stone, Tracy Thompson, Ozlem Yazlik, Dan Barnes, Marie Dixon, Jaya Hillman, Joanne Mitchell, Laura Willis et James B. Rowe. 2016. « Ageing increases reliance on sensorimotor prediction through structural and functional differences in frontostriatal circuits » [en en]. *Nature Communications* 7, n° 1 (octobre) : 13034. ISSN : 2041-1723. <https://doi.org/10.1038/ncomms13034>.
- Wolpert, Daniel M et J.Randall Flanagan. 2001. « Motor prediction » [en en]. *Current Biology* 11, n° 18 (septembre) : R729-R732. ISSN : 09609822. [https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(01\)00432-8](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(01)00432-8).
- Wolpert, Daniel M. et Zoubin Ghahramani. 2000. « Computational principles of movement neuroscience » [en en]. *Nature Neuroscience* 3, n° S11 (novembre) : 1212-1217. ISSN : 1097-6256, 1546-1726. <https://doi.org/10.1038/81497>.
- Wolpert, Daniel M., Zoubin Ghahramani et Michael I. Jordan. 1995. « An Internal Model for Sensorimotor Integration » [en en]. *Science* 269, n° 5232 (septembre) : 1880-1882. ISSN : 0036-8075, 1095-9203. <https://doi.org/10.1126/science.7569931>.
- Woodhull, A. M., K. Maltrud et B. L. Mello. 1985. « Alignment of the human body in standing » [en en]. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology* 54, n° 1 (mai) : 109-115. ISSN : 0301-5548, 1439-6327. <https://doi.org/10.1007/BF00426309>.
- World Health Organization. 2015. *World report on ageing and health* [en en]. Section: 246 p. Geneva : World Health Organization. ISBN : 978-92-4-156504-2.
- Wu, Xuefang et Michael L. Madigan. 2014. « Impaired plantar sensitivity among the obese is associated with increased postural sway » [en en]. *Neuroscience Letters* 583 (novembre) : 49-54. ISSN : 03043940. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2014.09.029>.
- Yamamoto, Shinji, Keisuke Fujii, Kisho Zippo, Keisuke Kushiro et Masanobu Araki. 2019. « The kinetic mechanisms of vertical pointing movements » [en en]. *Heliyon* 5, n° 7 (juillet) : e02012. ISSN : 24058440. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2019.e02012>.
- Yamamoto, Shinji et Keisuke Kushiro. 2014. « Direction-dependent differences in temporal kinematics for vertical prehension movements » [en en]. *Experimental Brain Research* 232, n° 2 (février) : 703-711. ISSN : 0014-4819, 1432-1106. <https://doi.org/10.1007/s00221-013-3783-y>.

- Zago, Myrka, Joseph McIntyre, Patrice Senot et Francesco Lacquaniti. 2008. « Internal models and prediction of visual gravitational motion » [en en]. *Vision Research* 48, n° 14 (juin) : 1532-1538. ISSN : 00426989. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2008.04.005>.
- Zajac, F. E. 1989. « Muscle and tendon: properties, models, scaling, and application to biomechanics and motor control » [en eng]. *Critical Reviews in Biomedical Engineering* 17 (4) : 359-411. ISSN : 0278-940X.
- Zakaria, Mohd Normani, Rosdan Salim, Adnan Tahir, Zuraida Zainun et Nurul Syarida Mohd Sakeri. 2019. « The influences of age, gender and geometric pattern of visual image on the verticality perception: A subjective visual vertical (SVV) study among Malaysian adults » [en en]. *Clinical Otolaryngology* 44, n° 2 (mars) : 166-171. ISSN : 1749-4478, 1749-4486. <https://doi.org/10.1111/coa.13255>.
- Zalewski, Christopher. 2015. « Aging of the Human Vestibular System » [en en]. *Seminars in Hearing* 36, n° 03 (juillet) : 175-196. ISSN : 0734-0451, 1098-8955. <https://doi.org/10.1055/s-0035-1555120>.
- Zanone, P. G. et J. A. Kelso. 1992. « Evolution of behavioral attractors with learning: Nonequilibrium phase transitions. » [en en]. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* 18 (2) : 403-421. ISSN : 1939-1277, 0096-1523. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.18.2.403>.
- Zarrugh, M. Y., F. N. Todd et H. J. Ralston. 1974. « Optimization of energy expenditure during level walking » [en en]. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology* 33 (4) : 293-306. ISSN : 0301-5548, 1439-6327. <https://doi.org/10.1007/BF00430237>.
- Zhang, Wenhui et Kavita Radhakrishnan. 2018. « Evidence on selection, optimization, and compensation strategies to optimize aging with multiple chronic conditions: A literature review » [en en]. *Geriatric Nursing* 39, n° 5 (septembre) : 534-542. ISSN : 01974572. <https://doi.org/10.1016/j.gerinurse.2018.02.013>.
- Zhao, Emily, Michael J. Tranovich et Vonda J. Wright. 2014. « The role of mobility as a protective factor of cognitive functioning in aging adults: a review » [en eng]. *Sports Health* 6, n° 1 (janvier) : 63-69. ISSN : 1941-7381. <https://doi.org/10.1177/1941738113477832>.

Annexes

Annexes

ANNEXES

ANNEXE 1 : Comparing arm to whole-body motor control disambiguates age-related deterioration from compensation

Version révisée et recommandée par Peer Community In Health & Movement Sciences.

Comparing arm to whole-body motor control disambiguates age-related deterioration from compensation

Robin Mathieu*¹, Florian Chambellant¹, Elizabeth Thomas¹, Charalambos Papaxanthis^{1,2}, Pauline Hilt¹, Patrick Manckoundia^{1,3}, France Mourey¹, Jérémie Gaveau¹

¹ Inserm UMR 1093-CAPS, Université de Bourgogne, UFR des Sciences du Sport, F-21000, Dijon. Institut National de la Santé et de la Recherche Médicale : UMR 1093, Université de Bourgogne, France.

² Pôle Recherche et Santé Publique, CHU Dijon Bourgogne, F-21000 Dijon, France

³ Département de Gérontologie, Hôpital de Champmaillot, Centre Hospitalier Universitaire de Dijon, Dijon, France

*Corresponding author

Correspondence: robin.mathieu@u-bourgogne.fr



ABSTRACT

As the global population ages, it is crucial to understand sensorimotor compensation mechanisms. These mechanisms are thought to enable older adults to remain in good physical health, but despite important research efforts, they remain essentially chimeras. A major problem with their identification is the ambiguous interpretation of age-related alterations. Whether a change reflects deterioration or compensation is difficult to determine. Here we compared the electromyographic and kinematic patterns of different motor tasks in younger ($n = 20$; mean age = 23.6 years) and older adults ($n = 24$; mean age = 72 years). Building on the knowledge that humans take advantage of gravity effects to minimize their muscle effort, we probed the ability of younger and older adults to plan energetically efficient movement during arm-only and whole-body movements. In line with previous studies and compared to younger adults, muscle activation patterns revealed that older adults used a less efficient movement strategy during whole-body movement tasks. We found that this age-related alteration was task-specific. It did not affect arm movements, thereby supporting the hypothesis that healthy older adults maintain the ability to plan energetically efficient movements. More importantly, we found that the reduced whole-body movement efficiency was correlated with kinematic measures of balance control (i.e., the center-of-mass movement amplitude and speed). The more efficient the movement strategy, the more challenging the balance. Overall, these results suggest that reduced movement efficiency in healthy older adults does not reflect a deterioration but rather a compensation process that adapts movement strategy to the task specificities. When balance is at stake, healthy older adults prefer stability to energy efficiency.

Keywords: Aging, motor control, electromyography, gravity, sensorimotor compensation, equilibrium, posture

Introduction

Living old and healthy, also known as successful aging, is a blessing but is nonetheless associated with deterioration in various organs and functions. In terms of motor deterioration, aging is associated with loss of muscle mass (Larsson et al., 2019), sensory receptor degradation (Goble et al., 2009; Zalewski, 2015; Saftari & Kwon, 2018), and cortical atrophy (Hoffstaedter et al., 2015; Salat, 2004). Functionally, this translates into a decline in muscle strength and power (Larsson et al., 2019; Pousson et al., 2001) and movements that tend to become slower and more variable (Buckles, 1993; Darling et al., 1989). If the deteriorations are too great, they lead to reductions in quality of life and, ultimately, to dependency. Importantly, successful aging is thought to depend on compensatory processes that offset deteriorations (Baltes & Baltes, 1990; Martin et al., 2015; Zhang & Radhakrishnan, 2018). Even the most elementary concept of health includes compensatory processes at its core. The World Health Organization defined health as “a state of complete physical, mental, and social well-being and not merely the absence of disease or infirmity” (1948). Scientists and clinicians later redefined it even more generally as “the ability to adapt and to self-manage” (Huber et al., 2011; The Lancet, 2009). So, despite the normal deterioration associated with age, compensatory processes enable older adults to adapt and remain in good health (i.e., aging successfully) and thus continue to live comfortably.

In a world with a rapidly aging population (Rudnicka et al., 2020), it is essential to understand the compensatory processes that enable older people to remain healthy. This represents a critical step toward implementing interventions aimed at detecting, preventing, or reducing frailty and later dependency (for reviews, see Barulli & Stern, 2013; Ouwehand et al., 2007; Poirier et al., 2021; Zhang & Radhakrishnan, 2018). Compensation has long been theorized and could be defined as “a response to loss in means (resources) used to maintain success or desired levels of functioning (outcomes)” (Baltes, 1997). In contexts of severe deterioration, the most basic form of compensation is the use of external aids (e.g., a crutch for walking). Such compensations are observed in frail or dependent older adults, i.e., when deterioration is severe. When considering more subtle deterioration levels, identifying compensation becomes challenging. In these cases, compensatory processes enable older adults to maintain behavioral performances similar to those of younger adults, at least for the less demanding tasks of daily life (Barulli & Stern, 2013). These compensatory processes are the result of neurophysiological and behavioral adaptations that are more difficult to observe with the naked eye. Almost thirty years ago, in his famous theory of selection, optimization, and compensation, Paul Baltes and his colleagues already noted this difficulty (Baltes, 1997; Baltes & Baltes, 1990).

Since then, countless studies have explored compensatory processes using powerful tools and analyses (for recent reviews, see Bunzeck et al., 2024; Fettrow et al., 2021; Poirier et al., 2021). These studies have considerably advanced the description and understanding of age-related neural alterations. Nevertheless, behavioral compensatory processes and their underlying neural mechanisms remain essentially chimeras. Building on the theoretical work of Krakauer et al. (2017), we recently proposed that an important reason for this failure may be that studies focusing on age-related neural alterations have used overly crude behavioral paradigms (Poirier et al., 2021). Typically, these studies have used broad measures such as muscle strength, reaction time, or movement time. Although these measures and paradigms tested important functional motor performances, they measured the combination of several behavioral strategies and subtending neural mechanisms. Since these strategies and mechanisms likely showed different levels of age-related deterioration, previous studies have likely mixed deterioration and compensation processes (Poirier et al., 2021). Identifying neural compensation requires linking the brain to behavior, and to establish a precise link, we need fine behavioral measures and experimental paradigms that allow approaching the constituent processes of a behavior (Krakauer et al., 2017; Pereira et al., 2020; Urai et al., 2022). It is therefore essential to first develop detailed knowledge of age-related compensation at the behavioral level.

We sought to fill this gap by building upon the results of two different bodies of literature. On one hand, several studies have demonstrated that the brain plans efficient arm movements that take advantage of the mechanical effects of gravity to save muscle effort, thus to save energy (Berret et al., 2008; Crevecoeur et al., 2009; Gaveau et al., 2014, 2016, 2021; Gaveau & Papaxanthi, 2011; Gueugneau et al., 2023; for a review, see White et al., 2020). Importantly, recent work demonstrates that this ability is maintained and maybe even upregulated in older adults (Healy et al., 2023; Huang & Ahmed, 2014; Poirier et al., 2020; Summerside et al., 2024). On the other hand, studies probing the control of movements performed with the entire body have reported a different conclusion. Kinematic results suggest that older adults plan whole-body movements that are less energy-efficient than younger adults (Casteran et al., 2018; Paizis et al., 2008). This is unexpected because

such movements require more energy expense in older adults than in younger adults (Hortobagyi et al., 2003, 2011; Julius et al., 2012; VanSwearingen & Studenski, 2014). Since the ability to plan efficient movements is maintained in older adults, as testified by arm movements studies, one may speculate that this decreased efficiency reflects an age-related compensation that changes movement strategy (i.e., an age-related motor adaptation process). However, because this literature used very different experimental paradigms and measurements, this conclusion is highly speculative. More importantly, the results of numerous other studies could also interpret the decreased efficiency observed in whole-body movements as a deterioration of the ability to produce efficient motor patterns (Goodpaster et al., 2006; Henry & Baudry, 2019; Quinlan et al., 2018; Vernazza-Martin et al., 2008). Here we test the hypothesis that age-related alterations in movement efficiency correspond to an adaptation process, i.e., a change in movement strategy that compensates for other deteriorated sensorimotor components. To overcome the aforementioned limitations, using a specific muscle activation pattern analysis that has proven relevant to focusing on this precise process of energetic efficiency (Chambellant et al., 2023; Gaveau et al., 2021; Poirier et al., 2022, 2023a; Thomas et al., 2023), we compare older to younger adults on tasks involving either arm or whole-body movements. We then test whether energy efficiency is correlated to balance control.

Methods

Participants

Because we had no prior data to calculate the ideal sample size, we included as many participants as possible over a fixed recruitment period. Twenty younger adults (23.6 ± 2.1 y.o.) and twenty-four older adults (72 ± 5.3 y.o.) were included in the study after giving their oral informed consent. Participants had normal or corrected-to-normal vision and did not present any neurological or muscular disorders. The laterality index of each participant was superior to 60 (Edinburgh Handedness Inventory, Oldfield 1971), indicating that all participants were right-handed. The study was carried out following legal requirements and international norms (Declaration of Helsinki, 1964) and approved by the French National Ethics Committee (2019-A01558-49). Each participant was included in the study by a medical doctor.

Experimental Protocol

All participants performed four tasks in a randomized order. These tasks either required moving the arm only (Figure 1A) or the whole-body (Figure 1B-D). Whole-body movements consisted of seat-to-stand/back-to-sit (STS/BTS, Figure 1B), whole-body reaching toward near targets (WBR D1, Figure 1C), and whole-body reaching toward far targets (WBR D2, Figure 1D). The arm task was selected because it is the reference task that has been studied to demonstrate how muscle patterns take advantage of gravity effects to save energy. The whole-body tasks were selected because they include an equilibrium constraint, are movements of the daily life, and they have

been investigated in previous studies (Casteran et al., 2018; Jeon et al., 2021; Manckoundia et al., 2006; Millington et al., 1992; Mourey et al., 1998; Paizis et al., 2008).

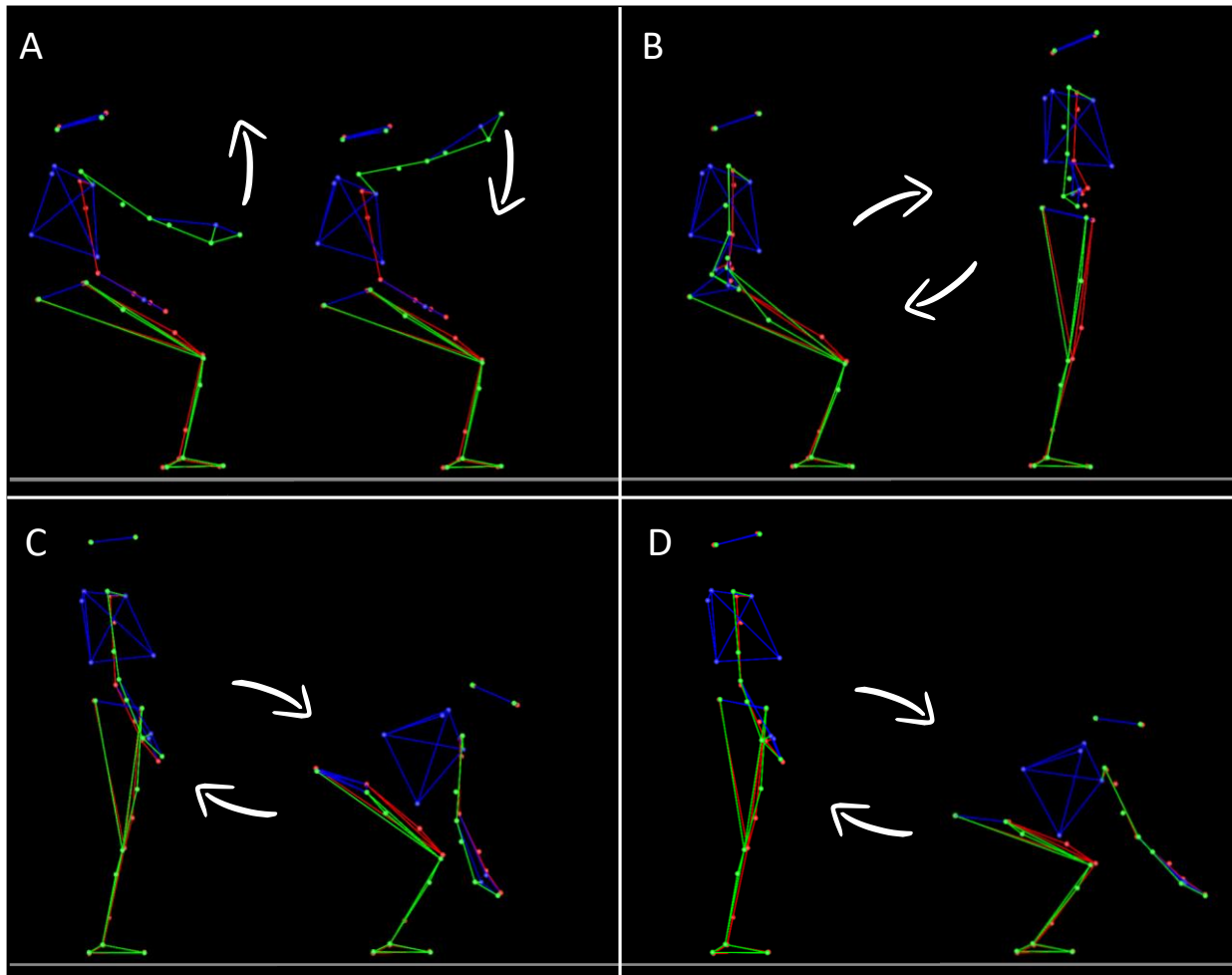


Figure 1. Illustration of the four tasks. Each panel illustrates the extreme body positions between which participants performed their movements. Each position was alternatively the starting or ending target of a movement, depending on movement direction. **A:** Single degree of freedom arm movements flexion/extension around the shoulder joint (flexion/extension). Participants performed upward and downward arm movements. **B:** Seat-to-stand/Back-to-sit movements. Participants performed vertical multi-articular whole-body movements to either stand up from the stool (upward movement) or sit on it (downward movement). **C:** Whole-body reaching task toward a near target. Participants performed vertical multi-articular whole-body movements to either reach towards targets that were located nearby the floor (downward movement) or to bounce back from this position toward a resting vertical standing position (upward movement). **D:** same as C but with targets that were placed farther away on the antero-posterior axis.

ARM task

Over a variety of arm movement tasks, including single or multi-degree of freedom pointing movements, drawing movement, reach to grasp movements, or arm movements that transport a hand-grasped object, the results consensually support an optimization principle that shapes arm motor patterns to take advantage of gravity effects in saving energy (Crevecoeur et al., 2009; Gaveau et al., 2011; Gaveau & Papaxanthis, 2011; Le Seac'h & McIntyre, 2007; Paizis et al., 2008; Papaxanthis et al., 1998, 2005; Yamamoto & Koshiro, 2014a). Thus, to make the protocol doable in a single session with each participant, we only included one arm task in the present experiment. This task was similar to a task used in several previous studies probing human movement adaptation to the gravity environment (Gaveau et al., 2014, 2016, 2021; Gaveau & Papaxanthis, 2011; Gentili et al., 2007; Hondzinski et al., 2016; Le Seac'h & McIntyre, 2007; Poirier et al., 2020, 2022; Yamamoto & Koshiro, 2014a). Using their right arm, participants carried out single-degree-of-freedom vertical arm flexion/extension movements around the shoulder joint. Two blocks of arm movements were performed in a randomized order. One block consisted of six slow movements, and one block consisted of twelve fast movements. Two targets (diameter of 3 cm) were placed in front of the participant's right shoulder (in a parasagittal plane) at a distance corresponding to

the length of their fully extended arm plus two centimeters. The prescribed movement amplitude between the two targets was 45°, corresponding to 112.5° (upward target, 22.5° above horizontal) and 67.5° (downward target, 22.5° below horizontal) shoulder flexion/extension.

STS/BTS task

This task was similar to those of previous studies (Jeon et al., 2021; Manckoundia et al., 2006; Millington et al., 1992; Mourey et al., 1998). Participants were seated on an armless stool whose height was adjusted to correspond to 30% of the participant's height. The hands were positioned on the hips, and the back was instructed to be maintained about vertical. Participants were asked to stand up from the stool, make a short pause (about 2s), and then sit back on the stool. Similarly to arm movements, participants executed two blocks of movements in a randomized order. One block consisted of six slow movements, and the other consisted of 12 fast movements.

WBR task

This task was similar to those of Casteran et al. (2018) and Paizis et al. (2008). Starting from an upright position, we asked participants to perform whole body reaching movements (WBR) toward two targets nearby the floor with their two index fingers (10% of their heights above the floor). The two targets (4 × 2 cm) were spaced by 0.5 m on a medio-lateral axis and centered on the participant's sagittal axis. They were placed in front of the participant at two different distances, corresponding to 15% (D1) or 30% (D2) of their height on the antero-posterior axis. Distances were measured from the participant's big toe. Similarly to the previous two tasks, for each distance and in a randomized order, participants executed two blocks of trials performed at two different speeds. One block consisted of six slow movements and the other twelve fast movements (total of four blocks: two speeds × two distances).

Trial organization

The organization of a trial was similar for all tasks. It was carried out as follows: i) the experimenter indicated to get ready; ii) the participant adopted the requested initial position; iii) after a brief delay (~1 second), the experimenter verbally informed the participant that she/he was free to reach the requested final position whenever she or he wanted. Note that reaction time was not emphasized in our experiment; iv) the participant was requested to maintain the final position for a brief period (about 1 second); v) the experimenter instructed to move back to the starting position (reversed movement) whenever desired; vi) lastly, the participant was asked to relax. A short rest period (~20 s) separated trials to prevent muscle fatigue. Additionally, participants were free to rest as long as they wanted between blocks. Participants were allowed to perform a few practice trials (~3 trials) before each block. Low-speed and high-speed blocks were similar except that the instructions were to perform the movements in roughly 5 seconds or as fast as possible, respectively.

Data Collection

Kinematics

We used the Plug-In Gait full body model (Vicon, Oxford Metrics, UK) following their recommendations to place the 39 reflective markers on the participant's head (temples and backs of the head to form a rigid plan with the head), back (C7, T10 and on the right scapula), torso (jugular notch where the clavicles meet the sternum and on the xiphoid of the sternum), shoulders (acromion), arms (upper lateral 1/3 for the left arm, and 2/3 for the right arm), elbows (lateral epicondyle), forearms (lower lateral 1/3 for the left forearm, and 2/3 for the right forearm), wrists (both cubitus styloid processes), hands (middle of the proximal knuckle of the index), pelvis (anterior and posterior superior iliac spine), thighs (upper lateral 1/3 for the left leg, and 2/3 for the right leg), knees (lateral side of the flexion-extension axis), calves (upper lateral 1/3 for the left calf, and 2/3 for the right calf), ankles (lateral malleolus), and feet (second metatarsal head and heel). The markers on the scapula, on the arms, on the forearms, on the thighs, and on the calves have been deliberately placed asymmetrically so that the model can best dissociate the right and left sides; these markers are not used for the analyses presented in this manuscript.

We recorded the position of all markers with an optoelectronic motion capture system (Vicon system, Oxford Metrics, UK; 18 cameras) at a sampling frequency of 200 Hz. The spatial variable error of the system was less than 0.5 mm.

EMG

We placed sixteen bipolar surface electrodes (Cosmed, pico EMG, sampling frequency: 1000Hz) on the anterior (AD) and posterior (PD) heads of the deltoid, vastus lateralis (VL), biceps femoris (BF), spinal erectors on L1 (ESL1) and on T7 (EST7), the soleus (SOL), and on the tibialis anterior (TA) to record EMG activity. Electrodes were placed bilaterally. The location of each electrode was determined following the recommendations from Barbero et al. (2012).

The Giganet unit (Vicon, Oxford Metrics, UK) synchronously recorded kinematic and EMG data.

Data Analysis

We processed kinematic and EMG data using custom programs written in Matlab (Mathworks, Natick, MA). Data processing was inspired by previous studies (Gaveau et al., 2021; Poirier et al., 2022) and was similar for all tasks.

Kinematics analysis

First, we filtered position using a third-order low-pass Butterworth filter (5 Hz cut-off, zerophase distortion, “butter” and “filtfilt” functions). We then computed the amplitude of the movement using steady phases (200ms for fast movements and 500ms for slow movements) before and after the movement, using the marker of the right shoulder (for whole-body movements, see Figure 2) or the right finger (for arm movements). The amplitude was computed on the Z axis for fast movements and on X, Y, and Z axes for slow movements. For slow movements, we used 3D position to minimize detection error on signals that were more variable than those obtained during fast movements. Last, we automatically defined movement onset and offset as the moments when the displacement rose above or fell below a threshold corresponding to 5% and 95% of the total movement amplitude, respectively.

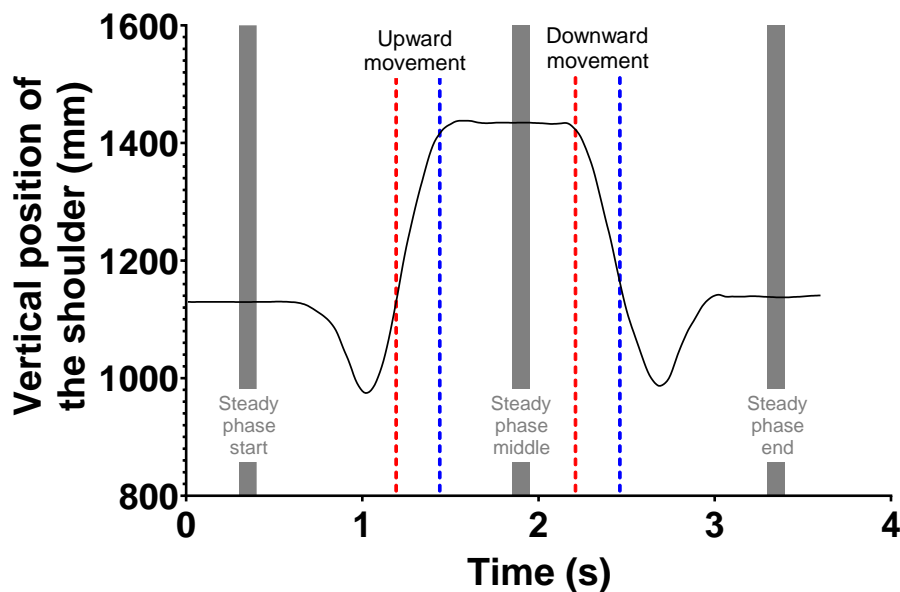


Figure 2. Detection of movement start and end. This panel displays the recording of two successively opposite fast Sit to stand / Back to sit movements. The black trace represents the position of a shoulder marker through time. Rest position is collected during steady phases, before and after each movement (ascending or descending). Based on the data obtained in steady phases, a recursive algorithm automatically defined movement onset and offset as the moments when the displacement rose above or fell below a threshold corresponding to 5% and 95% of the total movement amplitude, respectively.

On behalf of using the kinematics to define the start and end of movement, we analyzed the displacement of the Center of Mass (CoM) in three dimensions to understand how equilibrium was maintained during the whole-body tasks. This was done to reproduce the work of Casteran et al., (2018) and Paizis et al., (2008), but also, and more importantly, to perform a simple analysis testing whether our main criterion, quantified via electromyographic activity, is linked to a simple, interpretable kinematic change. Our analysis utilized a seven-segment mathematical model incorporating rigid segments such as the Trunk, Thigh, Shank, Foot, Upper arm, Forearm, and Hand. We used anthropometric data from Winter (2009), as performed by previous studies (Berret

et al., 2009; Stapley et al., 1999). Our choice of movement segmentation for this specific kinematic analysis has been guided by the works of Casteran et al., (2018) and Paizis et al., (2008). We determined movement onset and offset on velocity profiles, using a threshold of 5% of the peak velocity. We further explored the kinematics of the whole-body tasks using two simple parameters: i) the total displacement of the center of mass, calculated as the distance between the start and end positions and normalized by the subject's height; and ii) the peak velocity of the center of mass. We focused on downward movements, as these are the ones that have been studied and present the greatest challenge to balance. The specific process to compute criteria used by previous studies (Casteran et al., 2018 and Paizis et al., 2008) is detailed and available in Supplementary Figure 1.

EMG analysis

Below, following methodologies developed by several previous studies, we detail how we obtain EMG marker.

Pre-processing. EMG signals were first rectified and filtered using a bandpass third-order Butterworth filter (bandpass 30-300 Hz, zero-phase distortion, “butter” and “filtfilt” functions) followed by a low-pass third-order Butterworth filter (low-pass frequency: 5 Hz) to highlight important features of muscular activities. Signals were integrated using a 100ms sliding window using trapezoidal numerical integration from Matlab (Mathworks, Natick, MA) and cut off. For fast movements, EMG signals were cut off from 240ms before movement onset to 90ms after movement offset. For slow movements, EMG signals cut off from 75ms before movement onset to 75ms after movement offset. These timing values were obtained from preliminary analyses detecting EMG activity start and stop before and after all movements. The result is the average of all participants. Importantly, those values were kept constant for all participants and, thus, should not bias group comparisons.

Phasic/tonic separation. We then computed the phasic component of each EMG signal using a well-known subtraction procedure that has mostly been used to study arm movements (Buneo et al., 1994; d’Avella et al., 2006, 2008; Flanders et al., 1994; Flanders & Herrmann, 1992; Gaveau et al., 2021). This processing allows quantifying how much the central nervous system takes advantage of the gravity torque when moving the body in the gravity environment (Gaveau et al., 2021; Poirier et al., 2022, 2023a). Here, we customized this procedure to investigate whole body movements since movements are not one-degree-of-freedom movements. First, the tonic signal was obtained from the six slow movements. For that purpose, the cut movements (as described earlier with delays) were normalized in duration to be finally averaged together in one tonic signal. Second, to improve signal to noise ratio, EMG traces of fast movements were ordered according to movement mean velocity and averaged across two trials (from the two slowest to the two fastest movements). This resulted in six EMG traces to be analyzed for each block. Each set of two traces was normalized in duration (corresponding to the mean duration of the two traces) before averaging. Third, the phasic component was obtained by subtracting the tonic EMG from the EMG trace of each pair of fast movements. Finally, to set the data of all participants on a common scale, phasic activity was normalized by the maximal EMG value recorded in each task for each participant.

Muscles selection. It was recently shown that the phasic EMG activity of antigravity muscles, those that pull against the gravity vector, consistently exhibits negative epochs (Chambellant et al., 2024; Gaveau et al., 2021; Poirier et al., 2022; Thomas et al., 2023) when the arm acceleration sign is coherent with the gravity acceleration sign (i.e., in the acceleration phase of downward movement and in the deceleration phase of upward movements). This observation likely reflects an optimal predictive motor strategy where muscle activity is decreased when gravity assists arm movements, thereby saving energy (Gaveau et al., 2021). In the present study, the antigravity muscles are: i) the Anterior Deltoid (DA), flexing the shoulder joint; ii) the Vastus Lateralis (VL), extending the knee joint; iii) the Erector Spinae L1 (ESL1), extending the rachis; iv) the Erector Spinae T7 (EST7), extending the rachis; v) the Soleus (SOL), flexing the ankle in the plantar direction. Because the Erector Spinae T7 and the Soleus muscles did not play a strong focal role but a rather postural one in the present tasks, we focused our analyses on the remaining three muscles (DA, VL, and ESL1). Probing the activation of a postural muscle, per definition, is not appropriate to test whether the nervous system takes advantage of gravity effects to move our body limbs. Compared to other joints (e.g., hips and knees), the ankle and upper rachis were only minimally mobilized in the tasks we investigated here (see stick diagrams in Figure 1). Including these muscles in our analyses would thus add noise to our dependent variables and likely impede our ability to test our hypothesis. Therefore, we focused on DA during arm movements and on VL and ESL1 during movement of the entire body.

Quantifying negativity. We defined negative epochs as an interval where the phasic EMG signal was inferior to zero minus three times the standard deviation of the stable phase preceding the movement, and this for at least 40ms. This duration has been chosen after preliminary tests to avoid detecting false-positives. We kept it constant for all analyses. We used this value as a threshold to automatically detect negativity onset and offset. On

each negativity phase, we computed: i) a negativity index, defined as $T \times NA / TA$, with NA the Negative Area integrated on the phasic signal between negativity onset and offset, TA the Tonic Area integrated on the tonic signal between the negativity onset and offset, and T the duration of the negative epoch normalized by movement duration (see Figure 3). This value is always negative or null. The lower the value, the greater the efficiency; ii) negativity occurrence, defined as the number of trials where a negative epoch was automatically detected, divided by the total number of trials in the condition; iii) negativity duration, defined as the duration of the negative epoch normalized by movement duration; iv) negativity amplitude, defined as the minimal *Phasic value / Tonic Value* $\times 100$ during the negative period. A value of -100 indicates that the muscle is completely relaxed and a value of 0 indicates that the muscle exactly compensated the gravity torque.

As is often the case with EMG recordings, some of the EMG signals exhibited aberrant values. Those signals are usually due to poor contact between the electrodes and the skin. Supplementary Table 1 summarizes the issues encountered with all electrodes and participants.

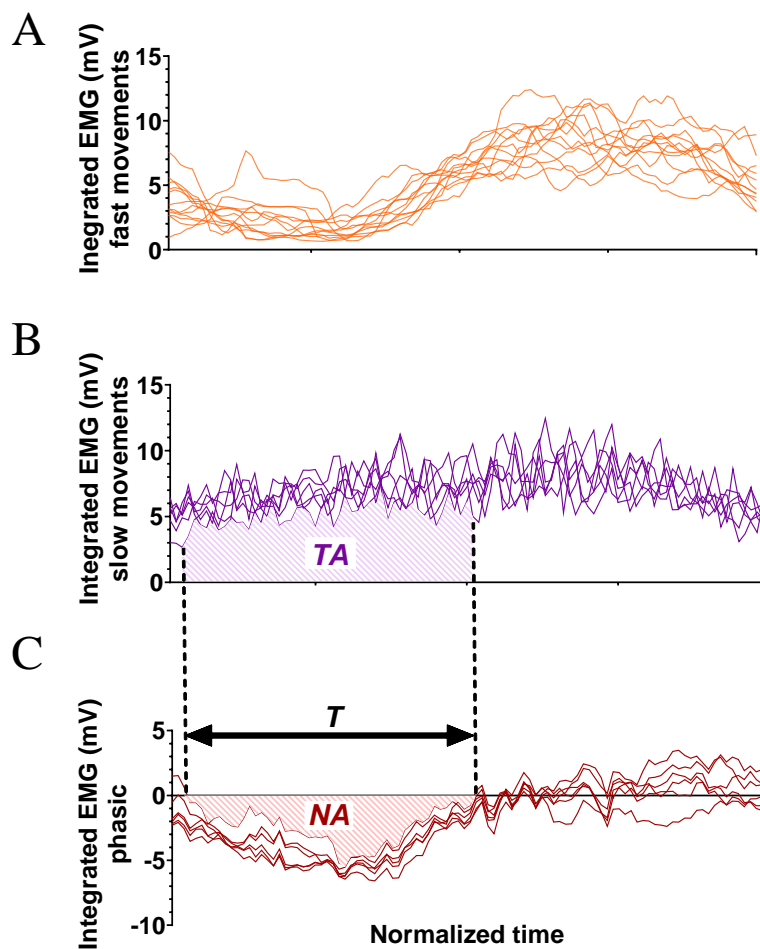


Figure 3: Illustration of the calculation method to obtain phasic EMG components. Electromyographic signals (mV) are presented as a function of time. Pattern duration and amplitude are normalized (see methods). **A:** Six integrated Vastus Lateralis EMG signals during fast BTS movements of a typical participant (BTS: Back-to-seat); **B:** Six integrated Vastus Lateralis EMG signals recorded during slow BTS movements of a typical participant. These signals represent the tonic component. TA: Tonic Area integrated on the tonic signal between the negativity onset and offset; **C:** Integrated phasic EMG component computed using the six fast (panel A) and slow movements (panel B). The phasic is calculated by subtracting the mean of the slow acquisitions from the fast acquisitions (Phasic = Fast – Tonic). T: the duration of the negative epoch normalized by movement duration and NA: the Negative Area integrated on the phasic signal between negativity onset and offset.

Machine Learning

We used custom Matlab (Mathworks, Natick, MA) scripts to perform all machine learning analyses. The ESL1G was not considered for these analyses because the electrode was defective for several younger participants (see Supplementary Table 1).

The input data was the phasic EMG signals of the 15 muscles taken individually or the whole set at once. These vectors were fed to the algorithms using binary classification setups, where the algorithm learned to distinguish between the EMGs of the two groups. To ensure robustness of the results, we employed a five-fold cross-validation method. This involved splitting the whole dataset into five sets while ensuring equal representation of both directions in each set. The algorithm was trained on four of those sets before being evaluated on the fifth set (containing data unknown to the trained algorithm). This operation was repeated five times, so each set was tested once. Cross-validation allowed computing the average accuracy and its variance across the testing sets, thereby providing a reliable estimate of the accuracy obtained by the algorithm. Finally, we could compare the accuracy of the algorithm for each muscle.

Univariate Statistics

After an initial kinematic analysis (detailed in the results section), we observed a difference in movement duration between younger and older adults (conducting a repeated measure analyses of variance with a between factor *Age* with two levels: Young/Older and a within factor *Task-type* with two levels: Arm/Whole-body movements). Because movement duration is known to influence phasic EMG negativity (Poirier et al., 2023b), we added movement duration as a covariate. We performed repeated measure analyses of covariance (ANCOVA) using JASP software. Two ANCOVA analyses were carried out. We first used a mixed ANCOVA with a between factor *Age* (two levels: Young/Older) and a within factor *Task-type* (two levels: Arm/Whole-body movements) to test whether age effects on movement control depended on the type of task being performed. Second, to detail the age differences observed during movements of the entire body, we used a mixed ANCOVA with a between factor *Age* (two levels: Young/Older) and a within factor *Whole-Body-Tasks* (three levels: STS_BTS/WBR D1/WBR D2). In all cases, the significance level was set to 0.05.

To test for a possible beneficial effect (i.e., compensation) of the EMG alterations that we observed with aging, we performed a kinematic analysis of the center of mass. We then used independent Student-tests and Pearson correlation coefficients to study potential differences between groups and associations between variables.

Results

Movement duration of fast movements varied between tasks and was slightly reduced in younger compared to older participants (see Figure 4 and Supplementary Table 2 for detailed results). Overall, older adults were 3.5% slower than younger adults. A repeated measures ANOVA revealed that this age-difference was significant ($F_{(1,42)}=14.5$, $P=4.58E-05$, $\eta^2=0.256$). For this reason, we used movement duration as a covariate in the following statistical analyses. Nevertheless, as revealed by Figure 4, it is important to note that an important number of older adults moved with durations that were similar to those of younger adults.

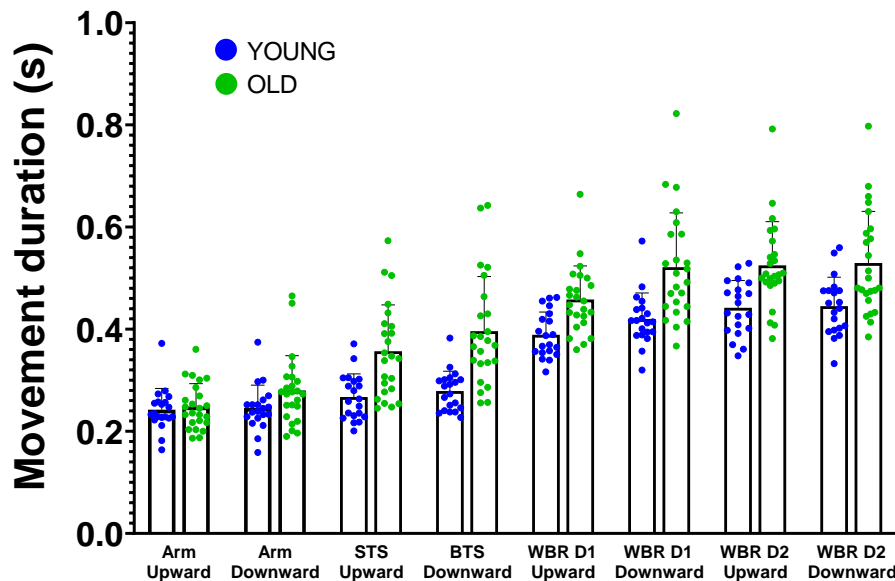


Figure 4. Mean \pm SD movement durations (s) for fast movements performed in all tasks and both groups (STS: Seat-to-stand, BTS: Back-to-seat, WBR: Whole-body-reaching, D1: Short distance=15% of the height of the subject, and D2: Long distance=30% of the height of the subject). Each point corresponds to the average duration of the trials of one participant. The blue points represent the young participants, and the green points correspond to the older participants.

A body of computational studies has demonstrated that human arm movements take advantage of gravity effects to save energy (Berret et al., 2008; Crevecoeur et al., 2009; Gaveau et al., 2011, 2014, 2016, 2021). Most of these studies used mathematical models that minimized the absolute work of muscle force to produce the arm displacement (Berret et al., 2008; Gaveau et al., 2011, 2014, 2016, 2021). More specifically, the study from Berret et al. (2008) formally demonstrated that this muscle work cost, and associated behavior, corresponded to an energetic-like optimum. Because previous studies have shown that the amplitude of kinematic and electromyographic markers directly relates to energetic efficiency (Gaveau et al., 2016; Poirier et al., 2022), here we compare the amplitude of an EMG marker between younger and older adults. If the EMG marker increases, this means that energetic efficiency increases – i.e., the minimization process is upregulated – and thus muscle work decreases. If the EMG marker decreases, this means that energetic efficiency decreases – i.e., the minimization process is downregulated – and thus muscle work increases.

Figure 5 displays average phasic EMG profiles for each muscle, direction, and task. As recently reported, phasic EMG signals of arm movements show negative phases during the deceleration of upward and the acceleration of downward arm movements, i.e., where gravity torque helps generate the arm's motion (Gaveau et al., 2021; Poirier et al., 2022, 2023a). Previous works demonstrated that this negativity is not erratic but systematic and indicate that muscles contract less than necessary to compensate for gravity effects. It is therefore especially prominent on antigravity muscles and reveals that the central nervous system (CNS) exploits gravity effects to produce efficient movements, i.e., motor patterns that save unnecessary muscle work. Here, we extend this result to movements performed with the entire body. Indeed, for STS/BTS and WBR movements, Figure 5B-D unveils phasic EMG negativity during the deceleration of upward movements and the acceleration of downward movements, i.e., when gravity can help produce the motion. This first qualitative result demonstrates that

movements that are performed with the entire body, similarly to more focal arm movements, exploit gravity effects to save unnecessary muscle work (Gaveau et al., 2021). More importantly, the present results qualitatively reveal that older adults also use such an efficient strategy, both when moving their arm and their entire body.

Main analysis

Following our primary hypothesis, we first analyzed a single metric quantifying phasic EMG negativity on an average muscle activation pattern (vastus lateralis and erector spinae in L1 were averaged for whole-body tasks and deltoid anterior was used for arm tasks), namely the negative area of phasic EMG patterns (see methods and Poirier et al., 2022, 2023a). The bigger the negativity index, the more efficient the muscle contractions, in the sense that gravity effects were maximally exploited to save energy (Gaveau et al., 2021). Figure 6 displays the results of this ANCOVA analysis (Age \times Task-Type), revealing a significant interaction between age and task factors

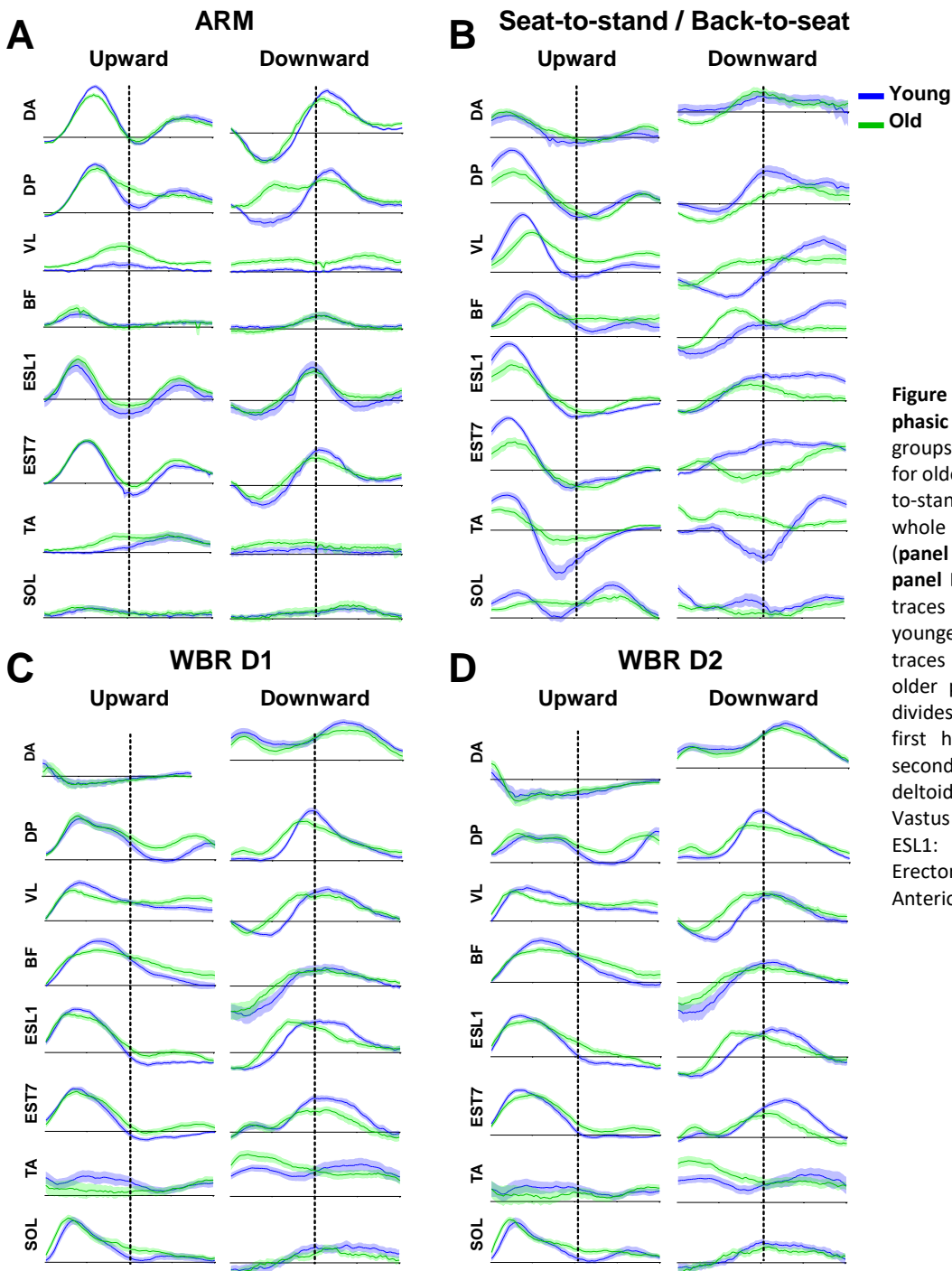


Figure 5: Mean (\pm SE) integrated phasic EMGs recorded for both groups (n = 20 for younger and n = 24 for older) during arm (panel A), Seat-to-stand/Back-to-seat (panel B), and whole body reaching movements (panel C for short distance D1 and panel D for long distance D2). Blue traces present EMGs recorded for younger participants, while green traces present EMGs recorded for older participants. The dotted line divides the movement in two: the first half is acceleration and the second is deceleration. (DA: Anterior deltoid, DP: Posterior deltoid, VL: Vastus Lateralis, BF: Biceps Femoris, ESL1: Erector Spinae in L1, EST7: Erector Spinae in T7, TA: Tibialis Anterior, SOL: Soleus).

($F_{(1,42)} = 5.48$, $P = 2.44E-02$, $\eta^2 = 0.120$) but no Age or Tasks effect (for detailed statistical results, please see Supplementary Table 3). This result demonstrates that age differently alters motor strategies for arm movements vs whole-body movements. Older adults used gravity effects to a similar extent as younger ones when performing arm movements (older adults, mean \pm SD: -10.7 ± 5.6 , 95% CI: $[-8.4; -13.0]$; younger adults, -11.4 ± 3.6 , $[-9.8; -13.0]$), but to a lesser extent when performing whole-body movements (older adults, -9.7 ± 3.2 , $[-8.0; -11.5]$; younger adults, -15.6 ± 3.3 , $[-14.1; -17.0]$). As recently reported by Poirier et al. (2023a), similar arm results in younger and older adults suggest that the ability to plan movements that optimally use gravity effects to save energy remains functional in older adults. The results obtained in whole-body movement tasks (STS/BTS and WBR) could thus suggest that the difference observed between older and younger adults does not reflect a deterioration of the ability to plan movements that are optimally adapted to the gravity environment. Instead, it would suggest a change in movement strategy that compensates for other deteriorated control processes (for example, the loss of muscle mass & force).

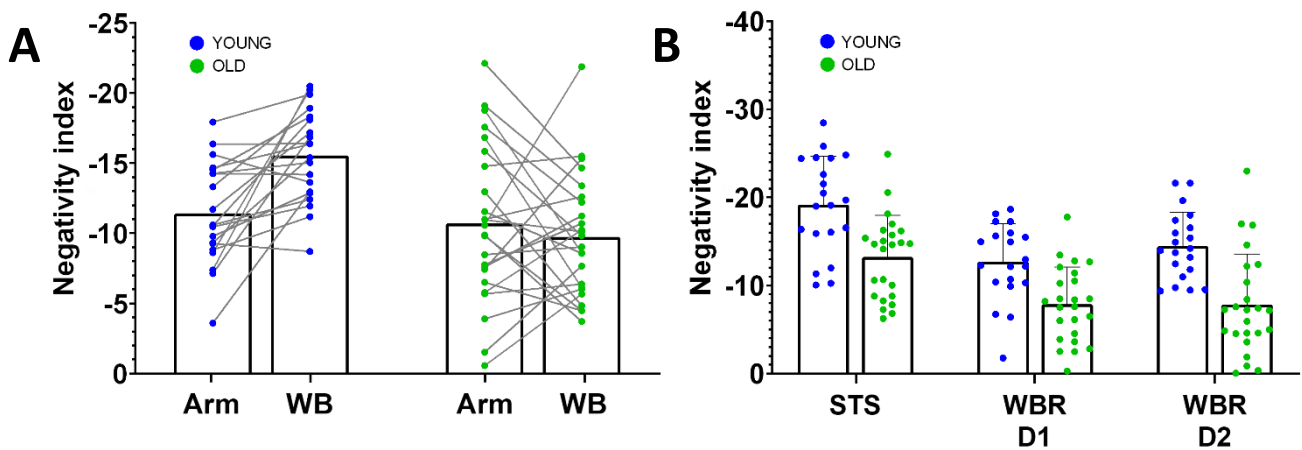


Figure 6. Negativity index computed for **A.** arm and whole-body movements in both groups (WB: Whole Body combines seat-to-stand/back-to-seat, whole-body reaching from D1 and whole-body reaching from D2) and **B.** each whole-body task (STS/BTS: seat-to-stand/back-to-sit, WBR D1: whole-body reaching from D1 and WBR D2: whole-body reaching from D2). The negativity index, defined as $T \times NA / TA$, with NA the Negative Area integrated on the phasic signal between negativity onset and offset, TA the Tonic Area integrated on the tonic signal between negativity onset and offset, and T the duration of the negative epoch normalized by movement duration. The blue points correspond to the younger participants, and the green points correspond to the older participants. Each point corresponds to the mean value of one participant (mean across trials and antigravity muscles, and/or tasks).

We performed a complementary analysis to determine whether every whole-body task showed the same age effect (ANCOVA Age x Whole-Body Tasks). This test did not reveal any interaction effect ($F_{(2,42)} = 0.77$, $P = 4.67E-01$, $\eta^2 = 0.019$), further supporting the interpretation that this is the “whole body” aspect of the task that impacts the motor strategy in older adults (please see Supplementary Table 3 for full analysis).

Previous studies have proposed that the change in kinematic strategies observed between older and younger adults during whole-body movements could be explained as a strategy maximizing equilibrium maintenance rather than energetic efficiency (Casteran et al., 2018; Paizis et al., 2008). Following this hypothesis, one would predict increasing differences between younger and older adults when the equilibrium constraint increases. In the present experiment, increased equilibrium constraint was produced by increasing the target distance during whole body reaching movements (WBR D1 vs WBR D2; alike Casteran et al., 2018). The Age x Whole-Body Tasks ANCOVA, however, did not reveal such a difference.

Last, we analyzed kinematic patterns in order to investigate whether the decreased energetic efficiency observed during whole body tasks in older adults could actually be interpreted as compensation. We tested whether the negativity of phasic EMGs correlated with kinematic parameters that are related to balance control (the COM displacement, and COM peak velocity, see Figure 7; and see Supplementary Figure 1 for detailed results of the reproduction of the tests conducted by Casteran et al., (2018) Paizis et al., (2008). The EMG criterion during the Back to Seat task was found to be significantly correlated with the COM displacement (Pearson correlation, $P=2.2E-2$, Pearson's $r=-0.343$) and the COM peak velocity (Pearson correlation, $P=1.9E-3$, Pearson's $r=-0.476$). This same EMG criterion also turned out to be significantly correlated for the Whole-Body Bending task with the COM displacement (Pearson correlation, $P=3.2E-3$, Pearson's $r=-0.435$) and with the COM peak velocity (Pearson correlation, $P=1.2E-7$, Pearson's $r=-0.700$). The linear regressions revealed that the more a participant used the effects of gravity, the more and the quicker she/he displaced his COM. One could interpret this result as demonstrating that older adults lose the ability to plan energetically efficient movement and, thus, move their whole-body less and more slowly. However, the null age effect on arm movement control supports the hypothesis that planning efficient movements remains functional in older adults, as also supported by recent other results (Healy et al., 2023; Huang & Ahmed, 2014; Poirier et al., 2020; Summerside et al., 2024). Overall, during movements performed with the entire body, i.e., when equilibrium maintenance is challenged, the present results support an age-related adaptation process that selects a less energetically efficient but more stable movement strategy in healthy older adults.

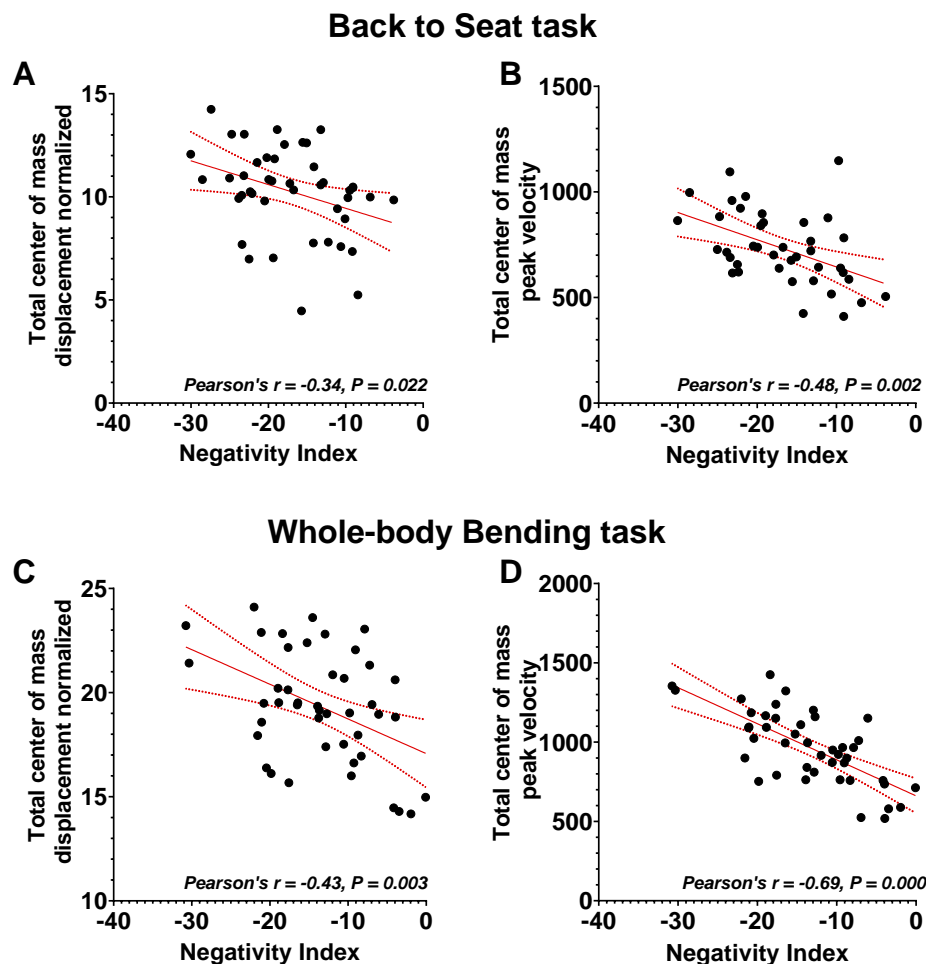


Figure 7. Center of mass analyses. Linear relationship between EMG negativity (Vastus Lateralis and Spinal Erector L1) and total displacement of the center of mass during **A.** back-to-sit movements and **B.** bending movements from the whole-body reaching tasks (averaged between distances D1 and D2).

Exploratory analyses

To provide a fine-grained analysis of the age effect on phasic EMG negativity during whole-body motion, we probed negativity duration, negativity amplitude, and negativity occurrence across tasks and age-groups (see Figure 9). Here also, the bigger the values, the bigger the use of gravity effects to produce body motion. A repeated measure ANCOVA Age x Tasks (Young/Older x STS_BTS/WBRD1/WBRD2) revealed a significant age effect where negativity duration was larger in younger compared to older participants ($F_{(1,36)} = 21.49$, $P=4.54E-05$, $\eta^2=0.374$). The age effect did not reach significance for negativity occurrence ($F_{(1,36)} = 3.62$, $P=0.065$, $\eta^2=0.091$) nor for negativity amplitude ($F_{(1,36)} = 1.16$, $P=0.28$, $\eta^2=0.031$). No interaction between Age and the other factors reached significance (see Supplementary Table 3 for detailed results). Overall, all variables showed qualitatively smaller negativity on phasic EMGs, thus reduced use of gravity effects, in older compared to younger adults. As already observed for arm movements (Poirier et al. 2023a), it is mainly the duration of inactivation that is modulated.

Here we were interested in comparing arm movement and whole-body movement control because the scientific literature has reported that the control of whole-body movements changes with age, while the control of arm movements does not (Casteran et al., 2018; Paizis et al., 2008; Poirier et al., 2020, 2023a; Vernazza-Martin et al., 2008). Focusing on a limited number of muscles is problematic, as we risk probing muscles whose activation patterns are not affected by age. To ensure that our restrictive theory-driven analysis provides meaningful results, we verified that our cherry-picked muscles truly conveyed information about age-related modifications of whole-body movement control. To this aim, we employed machine learning analyses that quantified how much each muscle activation was altered by age. This allowed controlling that we were actually focusing on muscles that discriminated movement control between younger and older adults.

Our rationale was the following: if the algorithm can successfully separate the data of younger and older adults, using antigravity muscle activation patterns, this would demonstrate that important information is contained in those muscles regarding age-related modifications of movement control. For more details on similar use and operation of machine learning algorithms on EMG signals, please see (Chambellant et al., 2024; Thomas et al., 2023; Tolambiya et al., 2011). Here we present the results of a Linear Discriminant Analysis (LDA, Johnson & Wichern, 1988) but we verified that we obtained similar conclusions with two other algorithms, namely the Quadratic Discriminant Analysis (QDA, Cover, 1965) and the Support Vector Machine (SVM, Vapnik and Lerner, 1965).

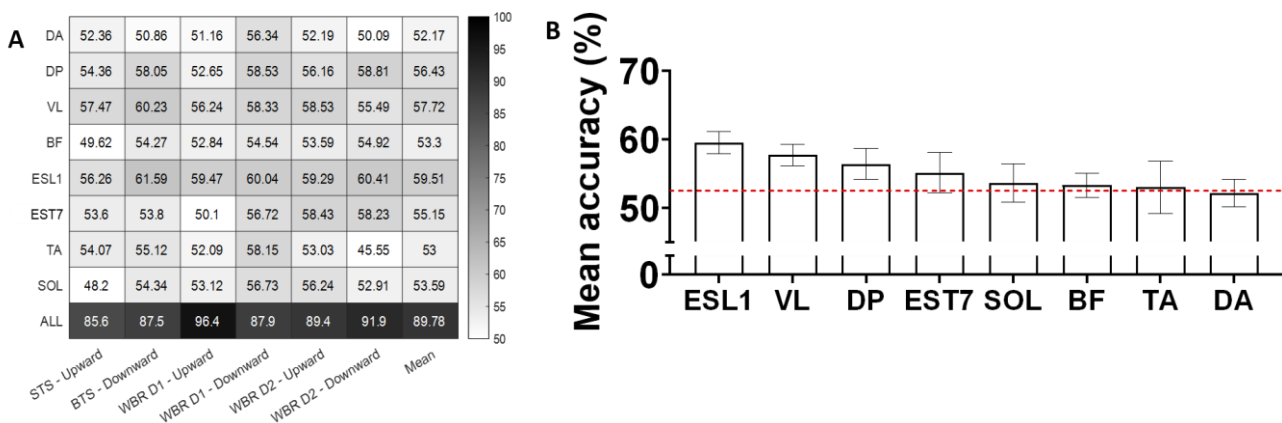


Figure 8. A. Heatmap representing the accuracy of the LDA algorithm to discriminate young from older adults using phasic EMGs recorded during the tasks mobilizing the entire body. The eight first lines correspond to the accuracy of each individual muscle. The last line corresponds to the accuracy of taking all muscles simultaneously (DA: Anterior deltoid, DP: Posterior deltoid, VL: Vastus Lateralis, BF: Biceps Femoris, ESL1: Erector Spinae in L1, EST7: Erector Spinae in T7, TA: Tibialis Anterior, SOL: Soleus). The first six columns correspond to the six whole-body tasks of the experiment (STS = Sit To Stand; BTS = Back To Sit; WBR D1 = Whole Body Reaching near target; WBR D2 = Whole body reaching far target), the last column corresponds to the average accuracy of the six tasks for each muscle. This analysis has been conducted to showcase which muscles are important for discrimination. We can see that those antigravity muscles (muscles that act against gravity, in our case, the VL and the ESL1) contain relevant information as they reach the highest scores. **B.** Mean \pm SD distance between groups representations by the LDA algorithm for each individual muscle (DA: Anterior deltoid; DP: Posterior deltoid; VL: Vastus Lateralis; BF: Biceps Femoris; ESL1: Erector Spinae in L1; EST7: Erector Spinae in T7; TA: Tibialis Anterior; SOL: Soleus). The higher the distance, the more differentiable the groups are. Values corresponds to the average distance obtain for all six tasks. We can see that those antigravity muscles (muscles that act against gravity, in our case, the VL and the ESL1) contain relevant information as they reach some of the highest values. Error bars correspond to the standard error across a five-fold cross-validation.

The Machine Learning analysis indeed revealed that antigravity muscles contained important information, allowing separating age-groups with some of the best success-rates (see Figure 8 for results regarding LDA accuracy). The vastus lateralis (VL) and the spinal erectors on L1 (ESL1) achieved the best classification accuracies of 57.72% and 59.51% respectively (considering that these classifications are significantly better than chance if they are above 52.5% according to a fairness test). The main results presented here are therefore quantitatively based. They originate from analyses of the muscles that show the most information to distinguish younger from older adults during whole-body movement. Other muscles, such as DP or EST7, also exhibit reasonably good classification accuracies. This is not unexpected as humans and animals are known to control their varied muscles in a synergistic manner (Berret et al., 2009; d'Avella et al., 2006; Tresch et al., 1999), and even the slightest alteration of movement strategy may require modifying the activation of several muscles.

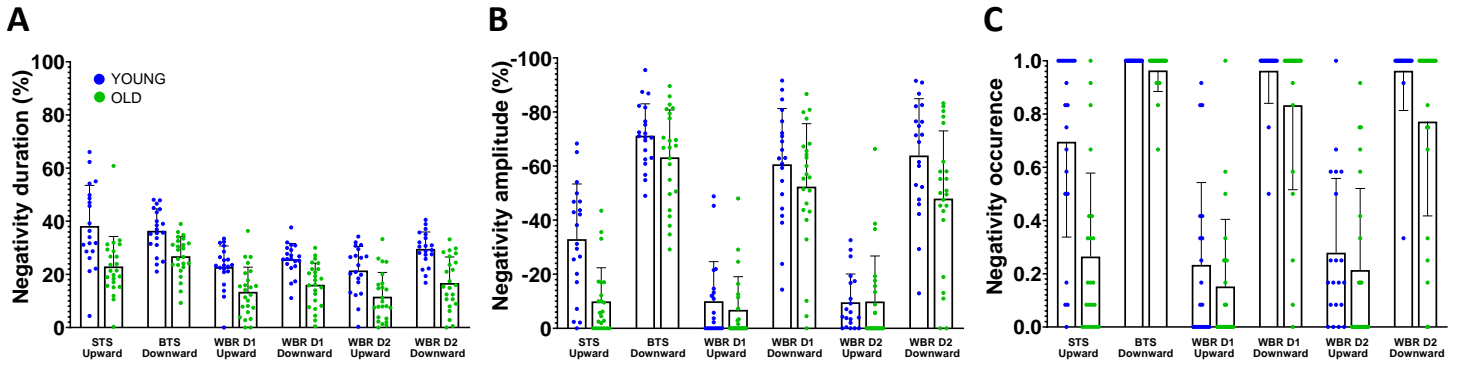


Figure 9. Mean \pm SD negativity quantification for all tasks and groups (STS: Seat-to-stand, BTS: Back-to-seat, WBR: Whole-body-reaching, D1: Short distance=15% of the height of the subject, and D2: Long distance=30% of the height of the subject). Quantification was carried out using three criteria: negativity duration (panel A), negativity amplitude (panel B), and negativity occurrence (panel C) on the antigravity muscles (vastus lateralis and the erector spinae). The blue points correspond to the younger participants, and the green points correspond to the older participants. Each point corresponds to the mean value across trials and antigravity muscles.

Discussion

In younger and older adults, we investigated the muscle activation patterns responsible for arm and whole-body movements. The results revealed an age-related alteration of muscle activation that differed between the types of tasks. Comparing older adults to younger ones, we found that a muscle marker of energetic efficiency was reduced during whole-body movements, but the results show no evidence that this marker was reduced during arm movements. Previous works have demonstrated that this marker allows quantifying the output of a sensorimotor control process that adapts human movements to gravity (Gaveau et al., 2021; Poirier et al., 2022, 2023a). More precisely, this marker allows for quantifying how much one harvests gravity effects to save energy. Here, arm movement results reveal that this energetic-efficiency process remains functional in older adults. During whole-body movements, however, the present results reveal that a criteria linked to energetic-efficiency was downregulated in older adults compared to younger adults. Overall, the present results suggest a compensation process that modulates planning strategies to maximize equilibrium in older adults.

Age-related compensatory processes in sensorimotor control. A number of studies have proposed that the differences observed between younger and older adults can be interpreted as compensations for age-related deteriorations. Of particular interest are studies from the last decade that have sought to investigate specific motor control processes rather than broad motor performance. For example, some of these studies indirectly suggested that older adults favor feedforward rather than feedback control (Moran et al., 2014; Wolpe et al., 2016) to compensate for the attenuation of sensory processing with increasing age (Moran et al., 2014; Parthasharathy et al., 2022; Saenen et al., 2023). Others indirectly suggested that older adults favor movement efficiency over precision (Healy et al., 2023; Poirier et al., 2020) to compensate for their increased energetic cost (Didier et al., 1993; Hortobagyi et al., 2011; John et al., 2009). Yet, because the focus of these studies was not on compensatory processes, they did not include dedicated experimental conditions. The aim of the present study was to fill this gap.

Maintained efficiency of arm movements in older adults. The metabolic rate is known to influence resource use, body size, rate of senescence, and survival probability (Brown et al., 2004; DeLong et al., 2010; Strotz et al., 2018; Van Voorhies & Ward, 1999). The nervous system has therefore developed the ability to design movement strategies that minimize our every-day efforts (Cheval et al., 2018; Gaveau et al., 2016; Huang et al., 2012; Morel et al., 2017; Selinger et al., 2015; Shadmehr et al., 2016). The present findings confirm the results of previous arm movement studies that proposed a theory according to which motor control takes advantage of gravity effects to save energy (Berret et al., 2008; Crevecoeur et al., 2009; Gaveau et al., 2014, 2016, 2021; Gaveau & Papaxanthis, 2011). Here, we focused on the muscle activation marker of gravity-related energetic-efficiency, i.e., the negativity of phasic EMG. Previous modeling and experimental work demonstrated that this phasic EMG negativity results from an optimal control process that plans efficient arm movements in the gravity field (Gaveau et al., 2021). As reported by (Poirier et al., 2023a), we found similar phasic EMG negativity during arm movements in older and younger adults. Thus, arm movements equally optimized gravity effects in younger and older adults. These results align with those of studies that probed progressive motor adaptation to a new environment in older adults. Using locally induced force fields in a robotic environment, these studies revealed that older adults decreased their metabolic costs similarly to younger adults while adapting to new environmental dynamics (Healy et al., 2023; Huang & Ahmed, 2014). Overall, results from arm movement studies advocate for the maintenance of the ability to optimally integrate environmental dynamics and plan arm movements that are energetically efficient in older adults.

Whole-body movements also harvest gravity effects to save energy. Current results also extend the current knowledge on the planning of energetically efficient movements to more global movements, both in younger and older adults. They unravel that deactivating muscles below the tonic level that would be necessary to compensate for external dynamics are not only relevant to controlling focal arm movement but also for whole-body movements. Using a combination of modeling and experimental work, previous studies demonstrated that healthy participants move their arms following trajectories and using muscular patterns that save energy in the gravity environment (Berret et al., 2008; Crevecoeur et al., 2009; Gaveau et al., 2014, 2016, 2021; Gaveau & Papaxanthis, 2011). To isolate gravity effects, most studies focused on one-degree-of-freedom arm movements. Although those studies allowed us to clearly demonstrate how motor planning integrates gravity effects into motor planning, one-degree-of-freedom movements are hardly representative of the rich and complex human

movement repertoire. The present study, using more ecological movements, basically extends the optimal integration of gravity effects theory to every-day movements.

Decreased efficiency of whole-body movements in older adults. Contrary to focal arm movements, we observed a strong age difference during global movements that engaged the entire body, here sit to stand / back to sit and whole-body reaching movements. Specifically, the negativity of phasic EMG was significantly reduced in older compared to younger adults. This suggests that whole-body movements are less energetically efficient in older adults than in younger ones, adding to the general result that global movements are more energy-demanding for older adults compared to younger adults (Didier et al., 1993; Hortobagyi et al., 2003, 2011; John et al., 2009). Previous kinematic studies suggested that older adults favor movement strategies that maximize balance maintenance rather than energy efficiency (Casteran et al., 2018; Paizis et al., 2008). However, age differences observed during whole-body movements may also be interpreted as an inability to save energy when coordinating complex movements (Goodpaster et al., 2006; Henry & Baudry, 2019; Quinlan et al., 2018; Vernazza-Martin et al., 2008). Here, contrasting results from arm and whole-body movements in the same participants, we provide support for a compensation process that adapts movement strategy in older adults, rather than a deterioration of the ability to optimally coordinate whole-body movements. Since arm movements revealed that older participants maintained the ability to plan energetically efficient movements, altered whole-body movement may be explained as an adaptation of movement strategy rather than deteriorated motor planning. More importantly, we found that decreased efficiency was associated with decreased center-of-mass displacement and speed, i.e., less instability. This further suggests that decreased efficiency in older adults is a compensation process that trades efficiency with equilibrium maintenance. This could be explained as an optimal motor planning process that minimizes a composite cost function; i.e., energy and instability. It has been proposed that the central nervous system combines different costs – related to energy, precision, or duration, for example – when planning a movement (Berret et al., 2011; Gielen, 2009; Healy et al., 2023; Liu & Todorov, 2007; Mombaur et al., 2010; Poirier et al., 2023a; Tanis et al., 2023; Vu et al., 2016). In older adults, this combination would increase the relative weighting of the instability (equilibrium) cost and decrease the relative weighting of the energetic cost. Future work may use this framework to probe age-related motor adaptation.

Effect of target distance. During the whole-body reaching task, reusing the protocol (Casteran et al., 2018), we varied the antero-posterior distance of the target to be reached. Casteran et al. (2018) found larger differences between younger and older participants when the target was further. Consequently, we hypothesized that the further away the target, the greater the age differences in the negativity epochs of phasic EMGs. The present results do not validate this hypothesis (see Supplementary Table 3).

Age-related compensation in the brain. In the sensorimotor field, following the consensus that aging is associated with increased activation and increased spatial recruitment, numerous studies have attempted to establish a correlation between brain activation and behavioral performance in older adults (for reviews, see Fettrow et al., 2021; Poirier et al., 2021; Seidler et al., 2010; Ward, 2006). This literature has not reached a consensus on the neural changes underlying compensatory mechanisms in the aging brain. Several studies reported a positive correlation (Cassady, Gagnon, et al., 2020; Clark et al., 2014; Harada et al., 2009; Heuninckx et al., 2008; Holtzer et al., 2015; Jor'dan et al., 2017; Larivière et al., 2019; Mattay et al., 2002; Spedden et al., 2019), and as many reported no correlation or even a negative correlation (Bernard & Seidler, 2012; Cassady et al., 2019; Cassady, Ruitenber, et al., 2020; Fernandez et al., 2019; Hawkins et al., 2018; Holtzer et al., 2016; Loibl et al., 2011; Riecker et al., 2006; Ward et al., 2008). Building on the theoretical work of Krakauer et al. (2017), we recently proposed that an important reason for this lack of consensus may be that previous studies, while focusing on brain activations, used crude behavioral paradigms that likely mixed deteriorated and compensatory processes (Poirier et al., 2021). Using behavioral paradigms that focus on specific motor control processes, as performed here, could help differentiate compensatory mechanisms from deteriorative ones.

Role of physical and cognitive fitness in age-related compensation. Physical and cognitive fitness may influence how much older adults favor stability over energetic efficiency. It is well-known that physical and cognitive fitness significantly impact functional mobility in older adults (Marusic et al., 2018; Wickramarachchi et al., 2023; Zhao et al., 2014). One could speculate that physical and cognitive fitness are inversely related to the level of physical and cognitive deterioration. For example, muscle force and sensory integration are crucial for controlling balance. The more deteriorated they are, the greater the need for compensatory processes to adapt movement control to the participant's capacities. Future research should account for variations in physical and cognitive fitness to better understand their role in the development of compensatory mechanisms.

Simple mono-articular vs complex multi-articular arm movements. Another aspect that needs to be highlighted here is the choice of the arm task, which is not representative of all existing tasks for studying upper limb motor skills. Using this very same task, the results from two previous studies also support the preservation of arm movement efficiency in older adults (Poirier et al., 2020, 2023a). One may wonder whether the present conclusions would hold for more complex arm movements. Using multi-degree of freedom arm movements to study motor adaptation to an externally imposed force-field, other studies also reported results showing that, alike younger adults, older adults maintain the ability to produce movements that are energetically efficient (Healy et al., 2023; Summerside et al., 2024). The present mono-articular results are therefore likely to generalize to other types of arm movements. In young adults, the efficient integration of gravity effects to save energy has been demonstrated with varied arm movements, such as single or multi-degree of freedom pointing movements, drawing movements, reach to grasp movements, or arm movements that transport a hand-grasped object (Berret et al., 2008; Crevecoeur et al., 2009; Gaveau et al., 2011; Gaveau & Papaxanthis, 2011; Le Seac'h & McIntyre, 2007; Papaxanthis et al., 1998, 2005; Yamamoto & Koshiro, 2014b). Future work may test whether the present conclusions extend to more complex and functional arm movements.

In conclusion, probing a specific motor control process, the present study provides a set of behavioral results that support the interpretation of a compensatory process that counterbalances other deteriorated processes in older adults. Probing age effects on specific sensorimotor control processes may help disentangle compensation from deterioration processes that occur through healthy aging (Poirier et al., 2021). We believe that understanding compensation at a behavioral level is an important step toward pinpointing its neural underpinning (Krakauer et al., 2017) and, later, preventing unhealthy aging (Baltes & Baltes, 1990; Martin et al., 2015; Zhang & Radhakrishnan, 2018).

Acknowledgements

We thank Yves Ballay, Denis Barbusse, and Gabriel Poirier for their support during the pilot study. We also thank all the participants who took part in the experiment.

Data, scripts, code, and supplementary information availability

Data are available online: 10.5281/zenodo.10619701, webpage hosting the data: <https://doi.org/10.5281/zenodo.10619701> (*citation of the data eg Mathieu et al, 2024*);

Scripts and code are available online: 10.5281/zenodo.10634004, webpage hosting the scripts: <https://doi.org/10.5281/zenodo.10634004> (*citation of the scripts eg Mathieu et al, 2024*);

Supplementary information is available online: 10.5281/zenodo.10671496, webpage hosting the file: <https://doi.org/10.5281/zenodo.12671953> (*citation of the supplementary file eg Mathieu et al, 2024*);

Conflict of interest disclosure

The authors declare that they comply with the PCI rule of having no financial conflicts of interest in relation to the content of the article.

Jérémie Gaveau is a member of the managing board of the PCI Health & Movement Sciences.

Funding

This entire study is part of a thesis funded by the National Research Agency (ANR I-SITE BFC).

References

- Baltes, P. B. (1997). On the incomplete architecture of human ontogeny: Selection, optimization, and compensation as foundation of developmental theory. *American Psychologist*, 52(4), 366-380. <https://doi.org/10.1037/0003-066X.52.4.366>
- Baltes, P. B., & Baltes, M. M. (1990). Psychological perspectives on successful aging: The model of selective optimization with compensation. In P. B. Baltes & M. M. Baltes (Éds.), *Successful Aging* (1^{re} éd., p. 1-34). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511665684.003>
- Barbero, M., Merletti, R., & Rainoldi, A. (2012). *Atlas of Muscle Innervation Zones*. Springer Milan. <https://doi.org/10.1007/978-88-470-2463-2>
- Barulli, D., & Stern, Y. (2013). Efficiency, capacity, compensation, maintenance, plasticity: Emerging concepts in cognitive reserve. *Trends in Cognitive Sciences*, 17(10), 502-509. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2013.08.012>
- Bernard, J. A., & Seidler, R. D. (2012). Evidence for motor cortex dedifferentiation in older adults. *Neurobiology of Aging*, 33(9), 1890-1899. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2011.06.021>
- Berret, B., Bonnetblanc, F., Papaxanthis, C., & Pozzo, T. (2009). Modular Control of Pointing beyond Arm's Length. *Journal of Neuroscience*, 29(1), 191-205. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3426-08.2009>
- Berret, B., Chiovetto, E., Nori, F., & Pozzo, T. (2011). Evidence for Composite Cost Functions in Arm Movement Planning: An Inverse Optimal Control Approach. *PLoS Computational Biology*, 7(10), e1002183. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1002183>
- Berret, B., Darlot, C., Jean, F., Pozzo, T., Papaxanthis, C., & Gauthier, J. P. (2008). The Inactivation Principle: Mathematical Solutions Minimizing the Absolute Work and Biological Implications for the Planning of Arm Movements. *PLoS Computational Biology*, 4(10), e1000194. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1000194>
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., & West, G. B. (2004). TOWARD A METABOLIC THEORY OF ECOLOGY. *Ecology*, 85(7), 1771-1789. <https://doi.org/10.1890/03-9000>
- Buckles, V. D. (1993). Age-Related Slowing. In G. E. Stelmach & V. Hömberg (Éds.), *Sensorimotor Impairment in the Elderly* (p. 73-87). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-011-1976-4_6
- Buneo, C. A., Soechting, J. F., & Flanders, M. (1994). Muscle activation patterns for reaching: The representation of distance and time. *Journal of Neurophysiology*, 71(4), 1546-1558. <https://doi.org/10.1152/jn.1994.71.4.1546>
- Bunzeck, N., Steiger, T. K., Krämer, U. M., Luedtke, K., Marshall, L., Obleser, J., & Tune, S. (2024). Trajectories and contributing factors of neural compensation in healthy and pathological aging. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 156, 105489. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2023.105489>
- Cassady, K., Gagnon, H., Freiburger, E., Lalwani, P., Simmonite, M., Park, D. C., Peltier, S. J., Taylor, S. F., Weissman, D. H., Seidler, R. D., & Polk, T. A. (2020). Network segregation varies with neural distinctiveness in sensorimotor cortex. *NeuroImage*, 212, 116663. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2020.116663>
- Cassady, K., Gagnon, H., Lalwani, P., Simmonite, M., Foerster, B., Park, D., Peltier, S. J., Petrou, M., Taylor, S. F., Weissman, D. H., Seidler, R. D., & Polk, T. A. (2019). Sensorimotor network segregation declines with age and is linked to GABA and to sensorimotor performance. *NeuroImage*, 186, 234-244. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2018.11.008>
- Cassady, K., Ruitenbergh, M. F. L., Reuter-Lorenz, P. A., Tommerdahl, M., & Seidler, R. D. (2020). Neural Dedifferentiation across the Lifespan in the Motor and Somatosensory Systems. *Cerebral Cortex*, 30(6), 3704-3716. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhz336>
- Casteran, M., Hilt, P. M., Mourey, F., Manckoundia, P., French, R., & Thomas, E. (2018). Shifts in Key Time Points and Strategies for a Multisegment Motor Task in Healthy Aging Subjects. *The Journals of Gerontology: Series A*, 73(12), 1609-1617. <https://doi.org/10.1093/gerona/gly066>
- Chambellant, F., Gaveau, J., Papaxanthis, C., & Thomas, E. (2023). *Deactivation and Collective Phasic Muscular Tuning for Pointing Direction: Insights from Machine Learning* [Preprint]. Neuroscience. <https://doi.org/10.1101/2023.03.15.532800>

- Chambellant, F., Gaveau, J., Papaxanthis, C., & Thomas, E. (2024). Deactivation and Collective Phasic Muscular Tuning for Pointing Direction : Insights from Machine Learning. *Heliyon*, e33461. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e33461>
- Cheval, B., Tipura, E., Burra, N., Frossard, J., Chanal, J., Orsholits, D., Radel, R., & Boisgontier, M. P. (2018). Avoiding sedentary behaviors requires more cortical resources than avoiding physical activity : An EEG study. *Neuropsychologia*, *119*, 68-80. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2018.07.029>
- Clark, D. J., Christou, E. A., Ring, S. A., Williamson, J. B., & Doty, L. (2014). Enhanced Somatosensory Feedback Reduces Prefrontal Cortical Activity During Walking in Older Adults. *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences*, *69*(11), 1422-1428. <https://doi.org/10.1093/gerona/glu125>
- Cover, T. M. (1965). Geometrical and Statistical Properties of Systems of Linear Inequalities with Applications in Pattern Recognition. *IEEE Transactions on Electronic Computers*, *EC-14*(3), 326-334. <https://doi.org/10.1109/PGEC.1965.264137>
- Crevecoeur, F., Thonnard, J.-L., & Lefèvre, P. (2009). Optimal Integration of Gravity in Trajectory Planning of Vertical Pointing Movements. *Journal of Neurophysiology*, *102*(2), 786-796. <https://doi.org/10.1152/jn.00113.2009>
- Darling, 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)
- d'Avella, A., Fernandez, L., Portone, A., & Lacquaniti, F. (2008). Modulation of Phasic and Tonic Muscle Synergies With Reaching Direction and Speed. *Journal of Neurophysiology*, *100*(3), 1433-1454. <https://doi.org/10.1152/jn.01377.2007>
- d'Avella, A., Portone, A., Fernandez, L., & Lacquaniti, F. (2006). Control of Fast-Reaching Movements by Muscle Synergy Combinations. *Journal of Neuroscience*, *26*(30), 7791-7810. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0830-06.2006>
- DeLong, J. P., Okie, J. G., Moses, M. E., Sibly, R. M., & Brown, J. H. (2010). Shifts in metabolic scaling, production, and efficiency across major evolutionary transitions of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*(29), 12941-12945. <https://doi.org/10.1073/pnas.1007783107>
- Didier, J. P., Mourey, F., Brondel, L., Marcer, I., Milan, C., Casillas, J. M., Verges, B., & Winsland, J. K. D. (1993). The Energetic Cost of Some Daily Activities : A Comparison in a Young and Old Population. *Age and Ageing*, *22*(2), 90-96. <https://doi.org/10.1093/ageing/22.2.90>
- Fernandez, N. B., Hars, M., Trombetti, A., & Vuilleumier, P. (2019). Age-related changes in attention control and their relationship with gait performance in older adults with high risk of falls. *NeuroImage*, *189*, 551-559. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2019.01.030>
- Fettrow, T., Hupfeld, K., Reimann, H., Choi, J., Hass, C., & Seidler, R. (2021). Age differences in adaptation of medial-lateral gait parameters during split-belt treadmill walking. *Scientific Reports*, *11*(1), 21148. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-00515-z>
- Flanders, M., & Herrmann, U. (1992). Two components of muscle activation : Scaling with the speed of arm movement. *Journal of Neurophysiology*, *67*(4), 931-943. <https://doi.org/10.1152/jn.1992.67.4.931>
- Flanders, M., Pellegrini, J. J., & Soechting, J. F. (1994). Spatial/temporal characteristics of a motor pattern for reaching. *Journal of Neurophysiology*, *71*(2), 811-813. <https://doi.org/10.1152/jn.1994.71.2.811>
- Gaveau, J., Berret, B., Angelaki, D. E., & Papaxanthis, C. (2016). Direction-dependent arm kinematics reveal optimal integration of gravity cues. *eLife*, *5*, e16394. <https://doi.org/10.7554/eLife.16394>
- Gaveau, J., Berret, B., Demougeot, L., Fadiga, L., Pozzo, T., & Papaxanthis, C. (2014). Energy-related optimal control accounts for gravitational load : Comparing shoulder, elbow, and wrist rotations. *Journal of Neurophysiology*, *111*(1), 4-16. <https://doi.org/10.1152/jn.01029.2012>
- Gaveau, J., Grospretre, S., Berret, B., Angelaki, D. E., & Papaxanthis, C. (2021). A cross-species neural integration of gravity for motor optimization. *Science Advances*, *7*(15), eabf7800. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abf7800>
- Gaveau, J., Paizis, C., Berret, B., Pozzo, T., & Papaxanthis, C. (2011). Sensorimotor adaptation of point-to-point arm movements after spaceflight : The role of internal representation of gravity force in trajectory planning. *Journal of Neurophysiology*, *106*(2), 620-629. <https://doi.org/10.1152/jn.00081.2011>
- Gaveau, J., & Papaxanthis, C. (2011). The Temporal Structure of Vertical Arm Movements. *PLoS ONE*, *6*(7), e22045. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022045>

- Gentili, R., Cahouet, V., & Papaxanthis, C. (2007). Motor planning of arm movements is direction-dependent in the gravity field. *Neuroscience*, *145*(1), 20-32. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2006.11.035>
- Gielen, S. (2009). Review of Models for the Generation of Multi-Joint Movements in 3-D. In D. Sternad (Éd.), *Progress in Motor Control* (Vol. 629, p. 523-550). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-0-387-77064-2_28
- 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>
- Goodpaster, B. H., Park, S. W., Harris, T. B., Kritchevsky, S. B., Nevitt, M., Schwartz, A. V., Simonsick, E. M., Tylavsky, F. A., Visser, M., Newman, A. B., & for the Health ABC Study. (2006). The Loss of Skeletal Muscle Strength, Mass, and Quality in Older Adults : The Health, Aging and Body Composition Study. *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences*, *61*(10), 1059-1064. <https://doi.org/10.1093/gerona/61.10.1059>
- Gueugneau, N., Martin, A., Gaveau, J., & Papaxanthis, C. (2023). Gravity-efficient motor control is associated with contraction-dependent intracortical inhibition. *iScience*, *26*(7), 107150. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2023.107150>
- Harada, T., Miyai, I., Suzuki, M., & Kubota, K. (2009). Gait capacity affects cortical activation patterns related to speed control in the elderly. *Experimental Brain Research*, *193*(3), 445-454. <https://doi.org/10.1007/s00221-008-1643-y>
- Hawkins, K. A., Fox, E. J., Daly, J. J., Rose, D. K., Christou, E. A., McGuirk, T. E., Otzel, D. M., Butera, K. A., Chatterjee, S. A., & Clark, D. J. (2018). Prefrontal over-activation during walking in people with mobility deficits : Interpretation and functional implications. *Human Movement Science*, *59*, 46-55. <https://doi.org/10.1016/j.humov.2018.03.010>
- Healy, C. M., Berniker, M., & Ahmed, A. A. (2023). Learning vs. minding : How subjective costs can mask motor learning. *PLOS ONE*, *18*(3), e0282693. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0282693>
- Henry, M., & Baudry, S. (2019). Age-related changes in leg proprioception : Implications for postural control. *Journal of Neurophysiology*, *122*(2), 525-538. <https://doi.org/10.1152/jn.00067.2019>
- 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>
- Hoffstaedter, F., Grefkes, C., Roski, C., Caspers, S., Zilles, K., & Eickhoff, S. B. (2015). Age-related decrease of functional connectivity additional to gray matter atrophy in a network for movement initiation. *Brain Structure and Function*, *220*(2), 999-1012. <https://doi.org/10.1007/s00429-013-0696-2>
- Holtzer, R., Mahoney, J. R., Izzetoglu, M., Wang, C., England, S., & Verghese, J. (2015). Online fronto-cortical control of simple and attention-demanding locomotion in humans. *NeuroImage*, *112*, 152-159. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.03.002>
- Holtzer, R., Verghese, J., Allali, G., Izzetoglu, M., Wang, C., & Mahoney, J. R. (2016). Neurological Gait Abnormalities Moderate the Functional Brain Signature of the Posture First Hypothesis. *Brain Topography*, *29*(2), 334-343. <https://doi.org/10.1007/s10548-015-0465-z>
- Hondzinski, J. M., Soebbing, C. M., French, A. E., & Winges, S. A. (2016). Different damping responses explain vertical endpoint error differences between visual conditions. *Experimental Brain Research*, *234*(6), 1575-1587. <https://doi.org/10.1007/s00221-015-4546-8>
- Hortobagyi, T., Finch, A., Solnik, S., Rider, P., & DeVita, P. (2011). Association Between Muscle Activation and Metabolic Cost of Walking in Young and Old Adults. *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences*, *66A*(5), 541-547. <https://doi.org/10.1093/gerona/66A5>
- Hortobagyi, T., Mizelle, C., Beam, S., & DeVita, P. (2003). Old Adults Perform Activities of Daily Living Near Their Maximal Capabilities. *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences*, *58*(5), M453-M460. <https://doi.org/10.1093/gerona/58.5.M453>
- Huang, H. J., & Ahmed, A. A. (2014). Older adults learn less, but still reduce metabolic cost, during motor adaptation. *Journal of Neurophysiology*, *111*(1), 135-144. <https://doi.org/10.1152/jn.00401.2013>
- Huang, H. J., Kram, R., & Ahmed, A. A. (2012). Reduction of Metabolic Cost during Motor Learning of Arm Reaching Dynamics. *Journal of Neuroscience*, *32*(6), 2182-2190. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4003-11.2012>

- Huber, M., Knottnerus, J. A., Green, L., Horst, H. V. D., Jadad, A. R., Kromhout, D., Leonard, B., Lorig, K., Loureiro, M. I., Meer, J. W. M. V. D., Schnabel, P., Smith, R., Weel, C. V., & Smid, H. (2011). How should we define health? *BMJ*, *343*(jul26 2), d4163-d4163. <https://doi.org/10.1136/bmj.d4163>
- Jeon, W., Hsiao, H.-Y., & Griffin, L. (2021). Effects of different initial foot positions on kinematics, muscle activation patterns, and postural control during a sit-to-stand in younger and older adults. *Journal of Biomechanics*, *117*, 110251. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2021.110251>
- John, E. B., Liu, W., & Gregory, R. W. (2009). Biomechanics of Muscular Effort : Age-Related Changes. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, *41*(2), 418-425. <https://doi.org/10.1249/MSS.0b013e3181884480>
- Johnson, R. A., & Wichern, D. W. (1988). *Applied multivariate statistical analysis* (2. ed). Prentice Hall.
- Jor'dan, A. J., Poole, V. N., Iloputaife, I., Milberg, W., Manor, B., Esterman, M., & Lipsitz, L. A. (2017). Executive Network Activation is Linked to Walking Speed in Older Adults : Functional MRI and TCD Ultrasound Evidence From the MOBILIZE Boston Study. *The Journals of Gerontology: Series A*, *72*(12), 1669-1675. <https://doi.org/10.1093/gerona/glx063>
- Krakauer, J. W., Ghazanfar, A. A., Gomez-Marin, A., MacIver, M. A., & Poeppel, D. (2017). Neuroscience Needs Behavior: Correcting a Reductionist Bias. *Neuron*, *93*(3), 480-490. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2016.12.041>
- Larivière, S., Xifra-Porxas, A., Kassinopoulos, M., Niso, G., Baillet, S., Mitsis, G. D., & Boudrias, M. (2019). Functional and effective reorganization of the aging brain during unimanual and bimanual hand movements. *Human Brain Mapping*, *40*(10), 3027-3040. <https://doi.org/10.1002/hbm.24578>
- Larsson, L., Degens, H., Li, M., Salviati, L., Lee, Y. I., Thompson, W., Kirkland, J. L., & Sandri, M. (2019). Sarcopenia: Aging-Related Loss of Muscle Mass and Function. *Physiological Reviews*, *99*(1), 427-511. <https://doi.org/10.1152/physrev.00061.2017>
- Le Seac'h, A. B., & McIntyre, J. (2007). Multimodal reference frame for the planning of vertical arms movements. *Neuroscience Letters*, *423*(3), 211-215. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2007.07.034>
- Liu, D., & Todorov, E. (2007). Evidence for the Flexible Sensorimotor Strategies Predicted by Optimal Feedback Control. *The Journal of Neuroscience*, *27*(35), 9354-9368. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1110-06.2007>
- Loibl, M., Beutling, W., Kaza, E., & Lotze, M. (2011). Non-effective increase of fMRI-activation for motor performance in elder individuals. *Behavioural Brain Research*, *223*(2), 280-286. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2011.04.040>
- Manckoundia, P., Mourey, F., Pfitzenmeyer, P., & Papaxanthis, C. (2006). Comparison of motor strategies in sit-to-stand and back-to-sit motions between healthy and Alzheimer's disease elderly subjects. *Neuroscience*, *137*(2), 385-392. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2005.08.079>
- Martin, P., Kelly, N., Kahana, B., Kahana, E., Willcox, B. J., Willcox, D. C., & Poon, L. W. (2015). Defining Successful Aging: A Tangible or Elusive Concept? *The Gerontologist*, *55*(1), 14-25. <https://doi.org/10.1093/geront/gnu044>
- Marusic, U., Verghese, J., & Mahoney, J. R. (2018). Cognitive-Based Interventions to Improve Mobility : A Systematic Review and Meta-analysis. *Journal of the American Medical Directors Association*, *19*(6), 484-491.e3. <https://doi.org/10.1016/j.jamda.2018.02.002>
- 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>
- Millington, P. J., Myklebust, B. M., & Shambes, G. M. (1992). Biomechanical analysis of the sit-to-stand motion in elderly persons. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, *73*(7), 609-617.
- Mombaur, K., Truong, A., & Laumond, J.-P. (2010). From human to humanoid locomotion—An inverse optimal control approach. *Autonomous Robots*, *28*(3), 369-383. <https://doi.org/10.1007/s10514-009-9170-7>
- Moran, R. J., Symmonds, M., Dolan, R. J., & Friston, K. J. (2014). The Brain Ages Optimally to Model Its Environment : Evidence from Sensory Learning over the Adult Lifespan. *PLoS Computational Biology*, *10*(1), e1003422. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1003422>
- Morel, L., Chiang, M. S. R., Higashimori, H., Shoneye, T., Iyer, L. K., Yelick, J., Tai, A., & Yang, Y. (2017). Molecular and Functional Properties of Regional Astrocytes in the Adult Brain. *The Journal of Neuroscience*, *37*(36), 8706-8717. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3956-16.2017>

- Mourey, F., Pozzo, T., Rouhier-Marcer, I., & Didier, J.-P. (1998). A kinematic comparison between elderly and young subjects standing up from and sitting down in a chair. *Age and Ageing*, 27(2), 137-146. <https://doi.org/10.1093/ageing/27.2.137>
- Ouwehand, C., De Ridder, D. T. D., & Bensing, J. M. (2007). A review of successful aging models : Proposing proactive coping as an important additional strategy. *Clinical Psychology Review*, 27(8), 873-884. <https://doi.org/10.1016/j.cpr.2006.11.003>
- Paizis, C., Papaxanthis, C., Berret, B., & Pozzo, T. (2008). Reaching beyond arm length in normal aging : Adaptation of hand trajectory and dynamic equilibrium. *Behavioral Neuroscience*, 122(6), 1361-1370. <https://doi.org/10.1037/a0013280>
- 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., Vinter, A., & Grishin, A. (1998). The representation of gravitational force during drawing movements of the arm. *Experimental Brain Research*, 120(2), 233-242. <https://doi.org/10.1007/s002210050397>
- Parthasharathy, M., Mantini, D., & Orban De Xivry, J.-J. (2022). Increased upper-limb sensory attenuation with age. *Journal of Neurophysiology*, 127(2), 474-492. <https://doi.org/10.1152/jn.00558.2020>
- Pereira, T. D., Shaevitz, J. W., & Murthy, M. (2020). Quantifying behavior to understand the brain. *Nature Neuroscience*, 23(12), 1537-1549. <https://doi.org/10.1038/s41593-020-00734-z>
- Poirier, G., Mourey, F., Sirandre, C., Papaxanthis, C., & Gaveau, J. (2023b). *Speed-dependent optimization of gravity effects for motor control*. <https://doi.org/10.1101/2023.03.14.532654>
- 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., Lebigre, M., Juranville, A., Mathieu, R., Savoye-Laurens, T., Manckoundia, P., Mourey, F., & Gaveau, J. (2023a). *Aging decreases the lateralization of gravity-related effort minimization during vertical arm movements*. <https://doi.org/10.1101/2021.10.26.465988>
- 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>
- Poirier, G., Papaxanthis, C., Mourey, F., Lebigre, M., & Gaveau, J. (2022). Muscle effort is best minimized by the right-dominant arm in the gravity field. *Journal of Neurophysiology*, jn.00324.2021. <https://doi.org/10.1152/jn.00324.2021>
- Pousson, M., Lepers, R., & Van Hoecke, J. (2001). Changes in isokinetic torque and muscular activity of elbow flexors muscles with age. *Experimental Gerontology*, 36(10), 1687-1698. [https://doi.org/10.1016/S0531-5565\(01\)00143-7](https://doi.org/10.1016/S0531-5565(01)00143-7)
- Quinlan, J. I., Maganaris, C. N., Franchi, M. V., Smith, K., Atherton, P. J., Szewczyk, N. J., Greenhaff, P. L., Phillips, B. E., Blackwell, J. I., Boereboom, C., Williams, J. P., Lund, J., & Narici, M. V. (2018). Muscle and Tendon Contributions to Reduced Rate of Torque Development in Healthy Older Males. *The Journals of Gerontology: Series A*, 73(4), 539-545. <https://doi.org/10.1093/gerona/glx149>
- Riecker, A., Gröschel, K., Ackermann, H., Steinbrink, C., Witte, O., & Kastrup, A. (2006). Functional significance of age-related differences in motor activation patterns. *NeuroImage*, 32(3), 1345-1354. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.05.021>
- Rudnicka, E., Napierała, P., Podfigurna, A., Męczekalski, B., Smolarczyk, R., & Grymowicz, M. (2020). The World Health Organization (WHO) approach to healthy ageing. *Maturitas*, 139, 6-11. <https://doi.org/10.1016/j.maturitas.2020.05.018>
- Saenen, L., Verheyden, G., & Orban De Xivry, J.-J. (2023). The differential effect of age on upper limb sensory processing, proprioception, and motor function. *Journal of Neurophysiology*, 130(5), 1183-1193. <https://doi.org/10.1152/jn.00364.2022>
- 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>
- Salat, D. H. (2004). Thinning of the Cerebral Cortex in Aging. *Cerebral Cortex*, 14(7), 721-730. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhh032>
- Seidler, R., Bernard, J. A., Burutolu, T. B., Fling, B. W., Gordon, M. T., Gwin, J. T., Kwak, Y., & Lipps, D. B. (2010). 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>
- Selinger, J. C., O'Connor, S. M., Wong, J. D., & Donelan, J. M. (2015). Humans Can Continuously Optimize Energetic Cost during Walking. *Current Biology*, 25(18), 2452-2456. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.08.016>
- Shadmehr, R., Huang, H. J., & Ahmed, A. A. (2016). A Representation of Effort in Decision-Making and Motor Control. *Current Biology*, 26(14), 1929-1934. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.05.065>
- Spedden, M. E., Choi, J. T., Nielsen, J. B., & Geertsen, S. S. (2019). Corticospinal control of normal and visually guided gait in healthy older and younger adults. *Neurobiology of Aging*, 78, 29-41. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2019.02.005>
- Stapley, P., Pozzo, T., Cheron, G., & Grishin, A. (1999). Does the coordination between posture and movement during human whole-body reaching ensure center of mass stabilization? *Experimental Brain Research*, 129(1), 134-146. <https://doi.org/10.1007/s002210050944>
- Strotz, L. C., Saupe, E. E., Kimmig, J., & Lieberman, B. S. (2018). Metabolic rates, climate and macroevolution: A case study using Neogene molluscs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1885), 20181292. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1292>
- Summerside, E. M., Courter, R. J., Shadmehr, R., & Ahmed, A. A. (2024). Slowing of Movements in Healthy Aging as a Rational Economic Response to an Elevated Effort Landscape. *The Journal of Neuroscience*, 44(15), e1596232024. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1596-23.2024>
- Tanis, D., Calalo, J. A., Cashaback, J. G. A., & Kurtzer, I. L. (2023). Accuracy and effort costs together lead to temporal asynchrony of multiple motor commands. *Journal of Neurophysiology*, 129(1), 1-6. <https://doi.org/10.1152/jn.00435.2022>
- The Lancet. (2009). What is health? The ability to adapt. *The Lancet*, 373(9666), 781. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(09\)60456-6](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(09)60456-6)
- Thomas, E., Ali, F. B., Tolambiya, A., Chambellant, F., & Gaveau, J. (2023). Too much information is no information: How machine learning and feature selection could help in understanding the motor control of pointing. *Frontiers in Big Data*, 6, 921355. <https://doi.org/10.3389/fdata.2023.921355>
- Tolambiya, A., Thomas, E., Chiovetto, E., Berret, B., & Pozzo, T. (2011). An Ensemble Analysis of Electromyographic Activity during Whole Body Pointing with the Use of Support Vector Machines. *PLoS ONE*, 6(7), e20732. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0020732>
- Tresch, M. C., Saltiel, P., & Bizzi, E. (1999). The construction of movement by the spinal cord. *Nature Neuroscience*, 2(2), 162-167. <https://doi.org/10.1038/5721>
- Urai, A. E., Doiron, B., Leifer, A. M., & Churchland, A. K. (2022). Large-scale neural recordings call for new insights to link brain and behavior. *Nature Neuroscience*, 25(1), 11-19. <https://doi.org/10.1038/s41593-021-00980-9>
- Van Voorhies, W. A., & Ward, S. (1999). Genetic and environmental conditions that increase longevity in *Caenorhabditis elegans* decrease metabolic rate. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(20), 11399-11403. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.20.11399>
- Vernazza-Martin, S., Tricon, V., Martin, N., Mesure, S., Azulay, J. P., & Le Pellec-Muller, A. (2008). Effect of aging on the coordination between equilibrium and movement: What changes? *Experimental Brain Research*, 187(2), 255-265. <https://doi.org/10.1007/s00221-008-1301-4>
- Vu, V. H., Isableu, B., & Berret, B. (2016). On the nature of motor planning variables during arm pointing movement: Compositeness and speed dependence. *Neuroscience*, 328, 127-146. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2016.04.027>
- Ward, N. S. (2006). Compensatory mechanisms in the aging motor system. *Ageing Research Reviews*, 5(3), 239-254. <https://doi.org/10.1016/j.arr.2006.04.003>
- Ward, N. S., Swayne, O. B. C., & Newton, J. M. (2008). Age-dependent changes in the neural correlates of force modulation: An fMRI study. *Neurobiology of Aging*, 29(9), 1434-1446. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2007.04.017>
- White, O., Gaveau, J., Bringoux, L., & Crevecoeur, F. (2020). The gravitational imprint on sensorimotor planning and control. *Journal of Neurophysiology*, 124(1), 4-19. <https://doi.org/10.1152/jn.00381.2019>
- Wickramarachchi, B., Torabi, M. R., & Perera, B. (2023). Effects of Physical Activity on Physical Fitness and Functional Ability in Older Adults. *Gerontology & Geriatric Medicine*, 9, 23337214231158476. <https://doi.org/10.1177/23337214231158476>

- Winter, D. (2009). *Biomechanics and Motor Control of Human Movement*. John Wiley & Sons, Inc. <https://doi.org/10.1002/9780470549148>
- Wolpe, N., Ingram, J. N., Tsvetanov, K. A., Kievit, R. A., Henson, R. N., Wolpert, D. M., Cam-CAN, 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., Davis, S., ... Rowe, J. B. (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>
- Yamamoto, S., & Koshiro, K. (2014a). Direction-dependent differences in temporal kinematics for vertical prehension movements. *Experimental Brain Research*, 232(2), 703-711. <https://doi.org/10.1007/s00221-013-3783-y>
- Yamamoto, S., & Koshiro, K. (2014b). Direction-dependent differences in temporal kinematics for vertical prehension movements. *Experimental Brain Research*, 232(2), 703-711. <https://doi.org/10.1007/s00221-013-3783-y>
- Zalewski, C. (2015). Aging of the Human Vestibular System. *Seminars in Hearing*, 36(03), 175-196. <https://doi.org/10.1055/s-0035-1555120>
- Zhang, W., & Radhakrishnan, K. (2018). Evidence on selection, optimization, and compensation strategies to optimize aging with multiple chronic conditions: A literature review. *Geriatric Nursing*, 39(5), 534-542. <https://doi.org/10.1016/j.gerinurse.2018.02.013>
- Zhao, E., Tranovich, M. J., & Wright, V. J. (2014). The role of mobility as a protective factor of cognitive functioning in aging adults: A review. *Sports Health*, 6(1), 63-69. <https://doi.org/10.1177/1941738113477832>

ANNEXE 2 : Aging decreases the lateralization of gravity-related effort minimization during vertical arm movements

Version préprint à soumettre.

Aging decreases the lateralization of gravity-related effort minimization during vertical arm movements

Gabriel Poirier^{1*}, Charalambos Papaxanthis¹, Mélanie Lebigre¹, Adrien Juranville¹,
Robin Mathieu¹, Timothée Savoye-Laurens¹, Patrick Manckoundia¹, France Mourey¹,
Jeremie Gaveau¹

1. INSERM U1093-CAPS, Université Bourgogne Franche-Comté, UFR des Sciences du Sport, F-21000 Dijon, France

Corresponding author: Gabriel Poirier: gabriel.poirier@u-bourgogne.fr

Abstract:

Motor lateralization refers to differences in the neural organization of cerebral hemispheres, resulting in different control specializations between the dominant and the non-dominant motor systems. Multiple studies proposed that the dominant hemisphere is specialized for open-loop optimization-like processes. Recently, comparing arm kinematics between upward and downward movements, we found that the dominant arm outperformed the non-dominant one regarding gravity-related motor optimization in healthy young participants. The literature about aging effects on motor control presents several neurophysiological and behavioral evidences for an age-related reduction of motor lateralization. Here, we compare the lateralization of a well-known gravity-related optimal motor control process between young and older adults. Forty-one healthy young (mean age = 24.3 ± 3 years) and forty-two healthy older adults (mean age = 72.0 ± 6 years) performed single degree-of-freedom vertical arm movements between two targets (upward and downward). Participants alternatively reached with their dominant and non-dominant arms. We recorded arm kinematics and electromyographic activities of the prime movers (Anterior and Posterior Deltoids) and we analyzed parameters thought to represent the hallmark of the gravity-related optimization process (i.e directional asymmetries and negative epochs on the phasic EMG activity). We found strong age x arm interaction effects on all parameters; i.e., relative durations to peak acceleration and peak velocity and the negativity of antigravity muscles' phasic signals. Although all three parameters showed a lateralization effect where the dominant arm was superior

to the non-dominant arm in young adults (as in Poirier et al. 2022), we found no such effect in older adults. With both arms, the results of older adults lied between those of the dominant and non-dominant arm of young adults. These results add to those of recent literature showing that feedforward motor control remains functional in older adults. More, the results obtained with the non-dominant arm may support a previously hypothesized increased reliance on predictive mechanisms in older adults.

Introduction:

Aging causes several behavioral modifications. Notably, age-related brain alterations are known to affect motor control processes (Seidler et al., 2010; Papegaaij et al., 2014; Poirier et al., 2021). Studying behavioral modifications is important to improve the understanding of aging effects on the neural implementation of behavior and, thus, the prevention and rehabilitation of age-related loss of mobility (Krakauer et al., 2017; Poirier et al., 2021).

An important notion in motor control is the concept of motor lateralization. This concept refers to the differences in the neural organization of the cerebral hemispheres, resulting in different specializations between dominant and non-dominant motor systems regarding motor control (Flowers, 1975; Roy and Elliott, 1986; Carson et al., 1992; Roy et al., 1994; Bagesteiro and Sainburg, 2002; Sainburg, 2002, 2014; Woytowicz et al., 2018; Jayasinghe et al., 2021). Multiple studies proposed that the non-dominant hemisphere is specialized for closed-loop impedance control that stabilized arm postures against unexpected environmental conditions, whereas the dominant hemisphere would be specialized for open-loop optimization-like processes (Bagesteiro and Sainburg, 2002; Sainburg, 2002; Yadav and Sainburg, 2011, 2014; Schaffer and Sainburg, 2017). For example, the results of Schaffer and Sainburg, (2017) suggest that the dominant arm better takes advantage of gravity during unsupported reaching movements, compared to the non-dominant arm. It must be noted, however, that some recent results may limit this theory (Takagi et al., 2020; Maurus et al., 2021).

We recently investigated inter-limb differences regarding gravity-related optimization processes during vertical arm movements (Poirier et al., 2022). A large body of literature combining mathematical simulations and behavioral experiments previously demonstrated that the brain optimally takes advantage of gravity torque to minimize muscle effort during vertical arm movements (Berret et al., 2008; Crevecoeur et al., 2009; Gaveau et al., 2011, 2014, 2016, 2021). More precisely, investigating vertical arm movements, multiple studies have reported direction-dependent kinematics where upward movements exhibit sharper acceleration profiles than downward ones (Papaxanthis et al., 2005; Gentili et al., 2007; Le Seac'h and McIntyre, 2007; Gaveau and Papaxanthis, 2011b; Gaveau et al., 2011, 2014, 2016, 2021; Yamamoto and Koshiro, 2014; Yamamoto et al., 2016, 2019; Hondzinski et al., 2016; Poirier et al., 2022, 2020). More, recent works confirm kinematics results by revealing systematic negative epochs in the phasic activity of antigravity muscles (Gaveau et al., 2021; Poirier et al., 2022). Such negativity of the phasic signal demonstrate that gravity effects are not compensated for but, instead, harvested to discount muscle effort (Gaveau et al. 2021). These kinematics and electromyographic results are thought to represent the hallmarks of a gravity-related optimization processes that occurs during motor

planning to minimize muscle effort (for reviews see (Berret et al., 2019; White et al., 2020). In our recent study (Poirier et al., 2022), we found that direction-dependent kinematics and negative epochs were still present during movements performed with the non-dominant arm, but significantly reduced compared to movements performed with the dominant arm. These results support the hypothesized superiority of the dominant motor system for open-loop optimization processes.

A prominent theory regarding the aging brain is the reduction of hemispheric asymmetries in older adults (HAROLD model; Cabeza, 2002). Neurophysiological studies have reported greater bilateral pattern of activation in older adults during cognitive (Cabeza et al., 2002) and motor tasks (Seidler et al., 2010). Moreover, an age-related reduction of motor lateralization has been shown for actual (Przybyla et al., 2011) and mentally simulated (Paizis et al., 2014) arm reaching movements and path tracing (Raw et al., 2011). Here, we compare the lateralization effect on the well-known gravity-related optimal motor control process between young and older adults. Following results suggesting an age-related reduction of motor lateralization and contrary to young adults (Poirier et al., 2022), we hypothesized that gravity-related optimality would be similar between dominant and non-dominant arms in older adults.

Materials and Methods

Participants

Forty-one healthy young [27 males and 14 women; mean age = 24 ± 4 (SD) years] and forty-two healthy older volunteers [16 males and 26 women; mean age = 72 ± 6 (SD) years] were included in this study after giving their written informed consent. All participants had normal or corrected-to-normal vision. None present with any neurological or muscular disorders. All participants were right-handed, as attested by a laterality index superior to 60 (Edinburgh Handedness Inventory, Oldfield 1971). A French National ethics committee (2019-A01558-49) approved all procedures. The research was conducted following legal requirements and international norms (Declaration of Helsinki, 1964).

Experimental protocol

The experimental protocol was similar to previous studies investigating gravity-related arm movement control (Gentili et al., 2007; Le Seac'h and McIntyre, 2007; Gaveau and Papaxanthis, 2011a; Gaveau et al., 2014, 2016; Poirier et al., 2020). We asked participants to perform unilateral single degree-of-freedom vertical arm movements (rotation around the shoulder joint) in a parasagittal plane (Fig.1A). In a randomized block order, movements were executed with the

dominant (D) and non-dominant (ND) arms (Poirier et al., 2022). We investigated single degree-of-freedom movements to isolate and emphasize the mechanical effects of gravity on arm motion. During these movements, the work of gravity torque varies with movement direction, whereas inertia remains constant. To maximally vary the effect of gravity torque on the movement, participants moved in two opposed directions: upward and downward. Directions were randomly interleaved within each block. Each participant carried out 64 trials (16 trials x 2 directions x 2 arms).

Participants sat on a chair with their trunk parallel to the gravity vector. Two targets (diameter = 3 cm) were positioned in the parasagittal plane crossing the participant's right or left shoulder. Targets were placed at a distance corresponding to the length of the participant's fully extended arm plus two centimeters. Vertical positions of targets were tuned for each participant to require a 40° shoulder flexion or extension. Targets were centered around the antero-posterior horizontal line crossing the shoulder joint, thereby corresponding to a 110° (upward target) and 70° (downward target) shoulder elevation.

A trial was carried out as follows: the participant positioned her/his fully extended arm in front of the initial target (verbally indicated by the experimenter using a color code). After a brief delay (~2 seconds), the experimenter informed the participant that she/he was free to reach to the other target, as fast and accurately as possible, whenever she/he wanted. The participant had been informed that the reaction time was not constrained. At the end of a movement, participants were requested to maintain their final position (about 2 seconds) until the experimenter instructed them that they were free to relax their arm. To prevent muscle fatigue, participants were invited to have a rest between trials (~10 s) and blocks (5mn). Before each block, participants were invited to perform few practice trials (~5 trials) to familiarize with the task.

We placed five reflective markers on the participant's shoulder (acromion), arm (middle of the humeral bone), elbow (lateral epicondyle), wrist (cubitus styloid process), and finger (nail of the index). We also placed markers on both targets. Three-dimensional position was recorded using an optoelectronic motion capture system (Vicon system, Oxford, UK; six cameras; 100Hz). After calibration, spatial variable error of the system was less than 0.5mm. Additionally, we recorded muscle activation patterns by means of bipolar surface electrodes positioned over the anterior (DA) and posterior (DP) heads of deltoid muscles (Aurion, Zerowire EMG, sampling frequency: 1000Hz). The Gigaset unit (Vicon, Oxford, UK) allowed synchronized recording of kinematic and EMG signals.

Data analysis

We processed Kinematic and EMG data using custom programs written in Matlab (Mathworks, Natick, NA). Data processing was similar to previous studies (Poirier et al., 2020, 2022; Gaveau et al., 2021).

Kinematics

We filtered position (third-order low-pass Butterworth filter; 5Hz cut-off, zero-phase distortion, “butter” and “filtfilt” functions) before computing velocity and acceleration profiles by numerical differentiation (3 points derivative). We computed angular joint displacements to ensure that elbow and wrist rotations were negligible ($<1^\circ$ for each trial). Movement onset and offset were respectively defined as the times when finger velocity rose above and fall below a 10% of peak velocity threshold. Movements presenting more than one local maxima, i.e. more than one velocity peak, were automatically rejected from further analysis. The following parameters were computed to quantify kinematic patterns (Fig.1B): 1) Movement duration (MD = offset - onset). 2) Movement amplitude (Amp = offset angle – onset angle). 3) Relative duration to peak acceleration (rD-PA = duration to peak acceleration divided by MD). 4) Relative duration to peak velocity (rD-PV = duration to peak velocity divided by MD).

Electromyography

We filtered (bandpass third-order Butterworth filter; 20-300Hz, zero-phase distortion, “butter” and “filtfilt” functions) and then rectified EMG signals before integrating them using a 50ms sliding window from 250ms before movement onset to 250ms after movement offset. EMG signal were then normalized by the EMG recorded during a maximal voluntary isometric contraction (MIVC, same EMG processing as movement patterns). At the beginning of each block, participants performed three MIVC in both flexions and extensions directions, at a 90° shoulder angle. Lastly, we ordered EMG traces according to movement mean velocity and averaged them across two trials (from the two slowest to the two fastest movements), resulting in 8 EMG traces to be analyzed for each block and direction. Before averaging two trials together, we normalized the duration of each trial to the mean duration value of these two trials.

To emphasize the role of gravity in the arm motion, we separated the phasic and tonic components of each EMG signal using a well-known subtraction procedure (Flanders and Herrmann, 1992; Buneo et al., 1994; Flanders et al., 1994; D’Avella et al., 2006, 2008; Gaveau et al., 2021; Poirier et al., 2022). We computed averaged values of the integrated phasic EMG signals from 500ms to 250ms before movement onset and from 250 to 500ms after movement offset (Fig.2A). Then, we extracted the theoretical tonic component using a linear interpolation between

these two averaged values (Fig.2B). Finally, we computed the phasic component by subtracting the tonic component from the full EMG signal (Fig.2C).

It was recently shown that phasic EMG activity of antigravity muscles consistently exhibits negative epochs during vertical arm movements (Gaveau et al., 2021) when the arm's acceleration sign is coherent to gravity's – i.e. in the acceleration phase of downward movements and in the deceleration phase of upward movements). Model simulations demonstrated that the negativity of antigravity muscles reflects an optimal motor strategy where gravity force is harvested to save muscle force. Recently, we found that the amount of negativity was superior when healthy young participants reach with their dominant than with their non-dominant arm (Poirier et al., 2022). We defined negative epochs as a time interval when phasic EMG was inferior to zero minus a 95% confidence interval (computed on the integrated EMG signals from 500ms to 250ms before movement onset) for at least 50ms. We used this value as a threshold to define negativity onset (when phasic EMG dropped below) and offset (when phasic EMG rose above). Then we computed relative negativity duration (negativity duration divided by movement duration), negativity amplitude (negativity occurrence – i.e. the number of trials including a negative period divided by the total number of trials in the condition – and a negativity index to compare the amount of negativity between conditions:

$$\text{Negativity Index} = \frac{NA}{TA} \times T;$$

where NA stands for Negative Area and is the integrated phasic signal between negativity onset and offset; TA stands for Tonic Area and is the integrated tonic signal between negativity onset and offset (if NA and TA are equal, it means that the muscle is completely silent during the interval); and T is the duration of the negative epoch normalized by movement duration. We also computed the negativity amplitude, defined as the minimal $\frac{\text{Phasic Value}}{\text{Tonic Value}} \times 100$ value during the negative phase.

Statistics

Statistical analyses were performed using SPSS (IBM Corp., Armonk, NY, USA). Distribution normality (Kolmogorov-Smirnov test) and sphericity (Mauchly's test) was checked for all variables. To analyze movement duration and amplitude, we used repeated measure ANOVA with one between participant factor: *age* (young vs. older) and one within participant factor: *arm* (D vs. ND). As it was demonstrated the movement velocity can influence the gravity-related optimization process signatures (Gaveau and Papaxanthis, 2011), all other parameters were analyzed with a repeated measures ANCOVA in which we set the mean velocity of the movement as a covariate.

We used *HSD-Tukey tests* for post-hoc comparisons. The level of significance for all analyses was fixed at $p = 0.05$.

Results

Kinematics

All participants performed planar vertical arm movements (shoulder azimuth angle $<1^\circ$ for all trials; $n = 5312$) with single peaked and bell-shaped velocity profiles. A qualitative illustration of the velocity profiles for two typical participants (young and older) is displayed in Fig.3. Building on previous results (Poirier et al., 2022), we aimed to compare directional asymmetries (differences between upward and downward) between arms and groups. Thus, for each kinematic parameter, we computed the directional difference (Down-Up). All kinematic analyses are performed on these directional differences. Nonetheless, values for all kinematic parameters and conditions, including directions, are displayed in Table.1.

Movement Duration and Amplitude

We did not observe any significant effect of *age* ($F_{(1, 81)} = 3.50$; $p = 0.07$; $\eta_p^2 = 0.04$) or *arm* ($F_{(1, 81)} = 0.60$; $p = 0.44$; $\eta_p^2 = 7e-3$) on movement duration. Additionally, *arm x age* interaction effect was not found to be significant ($F_{(1, 81)} = 3e-3$; $p = 0.96$; $\eta_p^2 = 3e-5$). Concerning movement amplitude neither *age* effect ($F_{(1, 81)} = 1.11$; $p = 0.29$; $\eta_p^2 = 0.01$), *arm* ($F_{(1, 81)} = 0.50$; $p = 0.48$; $\eta_p^2 = 6e-3$) nor *arm x age* interaction effect ($F_{(1, 81)} = 0.46$; $p = 0.50$; $\eta_p^2 = 6e-3$) were found to be significant.

Relative Duration to Peak Acceleration (rD-PA)

In accordance with multiple previous results, rD-PA was smaller for upward than for downward movements with both arms and for both groups, as attested by positive directional differences (see Fig.4A). Neither *age* ($F_{(1, 80)} = 0.57$; $p = 0.45$; $\eta_p^2 = 7e-3$) nor *arm* ($F_{(1, 80)} = 2.89$; $p = 0.09$; $\eta_p^2 = 0.04$) effect significantly influenced directional differences. However, we observed a significant *arm x age* interaction effect ($F_{(1, 80)} = 7.81$; $p = 6e-3$; $\eta_p^2 = 0.09$) on rD-PA directional differences. As recently reported (Poirier et al., 2022), the directional difference was smaller with the NONDOM than with the DOM arm in young participants (post-hoc comparison: $p = 2e-3$; Cohen's $d = 0.72$). However, no such difference existed between the DOM and NONDOM arms in older participants ($p = 0.98$; Cohen's $d = 0.08$). Additionally, the directional difference on rD-PA neither significantly differed between young and older participants for the DOM ($p = 0.10$; Cohen's $d = 0.54$) nor for the NONDOM ($p = 0.69$; Cohen's $d = 0.26$) arm.

Relative Duration to Peak Velocity (rD-PV)

Here again, rD-PV was smaller for upward than for downward movements with both arms and for both groups, as attested by positive directional differences (see Fig.4B). We did not observe significant main effects of *age* ($F_{(1, 80)} = 0.04$; $p = 0.84$; $\eta_p^2 = 5e-4$) or *arm* ($F_{(1, 80)} = 0.13$; $p = 0.72$; $\eta_p^2 = 2e-3$). We found a significant *arm x age* interaction effect on rD-PV directional differences ($F_{(1, 80)} = 9.51$; $p = 3e-3$; $\eta_p^2 = 0.11$). Similarly to rD-PA, the directional difference on rD-PV was smaller with the NONDOM than with the DOM arm in young ($p = 0.04$; Cohen's $d = 0.40$) but not in older participants ($p = 0.29$; Cohen's $d = 0.26$). However, there was no significant difference between young and older participants in the DOM ($p = 0.39$; Cohen's $d = 0.37$) nor in the NONDOM ($p = 0.61$; Cohen's $d = 0.29$) conditions.

EMG

We previously reported systematic negative phases in phasic EMG signal during vertical arm movements (Gaveau et al., 2021; Poirier et al., 2022). These negative phases were shown to occur during the deceleration phase of an upward movement and during the acceleration phase of a downward movement; i.e., when gravity torque helps to produce the arm's motion. This negativity means that antigravity muscles were less activated than it should have been to compensate for gravity torque. In the present study, negative phases during downward movements were detected in 95% and 93% of movements performed by young and older participants respectively. During upward movements, they were detected in 53% and 37% of movements performed by young and older participants respectively. A qualitative illustration of phasic EMG signal for all muscles and conditions in a typical young and a typical older participant is displayed in Figure.5.

In a recent study (Poirier et al., 2022), we also found that the amount of negativity was less important with the NONDOM than with the DOM arm, during downward movements. Similarly to kinematic results in young participants, this result suggests that effort-related motor-optimization is reduced in the NONDOM motor system. Here we aimed to probe optimal motor control lateralization across age. Following previous results, we report statistical analyses on negativity occurrence and index for downward movements. However, we also report the values obtained for negativity amplitude and duration, and for all parameters during upward movements in Table.1. Results for statistical analyses performed on all these parameters are also reported in Table.2.

Negativity Occurrence

Negativity occurrence during downward movements was similar between groups and conditions (See Table.1 and Fig.6A). We did not observe significant main effects of *age* ($F_{(1, 78)} = 0.01$; $p = 0.92$;

$\eta_p^2 = 1e-4$) nor *arm* ($F_{(1, 78)} = 3.54$; $p = 0.07$; $\eta_p^2 = 0.04$). *Arm x age* interaction effect ($F_{(1, 78)} = 0.08$; $p = 0.77$; $\eta_p^2 = 1e-3$) did not influence negativity occurrence either.

Negativity Index

We also found a significant *arm x age* interaction effect ($F_{(1, 78)} = 4.28$; $p = 0.04$; $\eta_p^2 = 0.05$), revealing once again that the difference between arms was greater in young compared to older participants. Post-hoc tests highlighted that negativity index was significantly smaller in NONDOM compared to DOM movements in young ($p = 9e-3$; Cohen's $d = 0.46$; see Fig.6B) but not in older participants ($p = 0.99$; Cohen's $d = 0.04$; see Fig.6B). Here again, negativity index did not differ between young and older participants for the DOM ($p = 0.95$; Cohen's $d = 0.13$) and the NONDOM ($p = 0.10$; Cohen's $d = 0.55$) arms. Main effects of *age* ($F_{(1, 78)} = 2.49$; $p = 0.12$; $\eta_p^2 = 0.03$) and *arm* ($F_{(1, 78)} = 0.34$; $p = 0.56$; $\eta_p^2 = 4e-3$) were not significant.

Altogether, these results demonstrate that the lateralization effect on gravity-related muscle effort minimization decreases with aging.

Discussion:

In this study, we investigated gravity-related optimal motor control in vertical arm movements performed with the dominant and the non-dominant arms in young and older adults. We found that direction-dependent kinematics and negative epochs in phasic muscular activity were reduced for movements performed with the non-dominant arm in young participants. These findings replicate the results of Poirier et al. (2022), confirming the superiority of the dominant motor system in taking advantage of gravity effects to minimize muscle effort in young adults. We found no arm difference in older participants, such that parameters with both arms lied between those of young participants with their dominant and non-dominant arm.

Overall, the present kinematics and EMG results consistently support previous results showing a reduced motor lateralization in older adults. Investigating arm-reaching movements in young and older adults, Przybyla et al. (2011) found interlimb asymmetries concerning movement error and curvature for young but not older participants during reaching movements. In the study of (Raw et al., 2011), young and older participants performed tracing movements with their dominant and their non-dominant hands. They found that young participants were faster with their dominant hand, whereas older participants performed dominant and non-dominant movements with similar speeds. In the study of Paizis et al. (2014), participants mentally simulated and actually executed pointing movements with either their dominant or non-dominant arm in the horizontal plane.

There were inter-limbs asymmetries regarding movement speed (faster movements for the dominant arm) for young participants in both overt and covert movements. In older participants, however, inter-limbs asymmetries were present for overt but not for covert movements. These results are in accordance with the hemispheric asymmetry reduction in older adults (Harold model, Cabeza, 2002) and numerous neurophysiological studies showing more bilateral neural recruitment during motor tasks (Mattay et al., 2002; Heuninckx et al., 2008; Boudrias et al., 2012). From these results, one could hypothesize that, whatever the arm used to perform the movement, older adults recruit motor areas of both hemispheres and therefore produce a less-lateralized motor control.

Additionally, we observed that direction-dependent kinematics are present in older adults and similar to young participants. This result supports the conclusion of a previous study on the fact that optimal motor planning in vertical arm movements is preserved during aging (Poirier et al., 2020). Here we extended these kinematic results to muscle activation patterns by reporting negative epochs on phasic muscular activity (considered as the hallmark of the gravity-related motor optimization process; Gaveau et al., 2021) in older participants. With the dominant arm, the amount of negativity was similar in young and older participants. Thus, the present study provides further evidence for the preservation of motor planning abilities in healthy aging. These abilities are known to depend on predictive processes. Recently, multiple studies suggested that predictive mechanisms remain functional and are increasingly relied upon to compensate for deteriorated sensory cues in aging (Boisgontier and Nougier, 2013; Helsen et al., 2016; Wolpe et al., 2016; Hoellinger et al., 2017; Vandevorde and Orban de Xivry, 2019). Here we observed an *arm x age* effect on negative epochs of the phasic EMGs during downward movements only. Because negativity appears earlier in downward than in upward movements, this result may support the hypothesized increased reliance on predictive mechanisms in older adults.

Overall, the present results reveal that the diminished motor control lateralization in older adults – that has been largely reported and observed at various levels of investigation, from behavior to brain activations – extends to motor optimization processes. Whether this represents a compensation or a deterioration process remains an open question. Employing behavioral paradigms that target specific motor control processes may help disentangling deterioration from compensation processes in the aging brain (Krakauer et al., 2017; Poirier et al., 2021).

Bibliography

Bagesteiro, L. B., and Sainburg, R. L. (2002). Handedness: Dominant arm advantages in control of limb dynamics. *J. Neurophysiol.* 88, 2408–2421. doi:10.1152/jn.00901.2001.

- Berret, B., Darlot, C., Jean, F., Pozzo, T., Papaxanthis, C., and Gauthier, J. P. (2008). The inactivation principle: Mathematical solutions minimizing the absolute work and biological implications for the planning of arm movements. *PLoS Comput. Biol.* 4, e1000194. doi:10.1371/journal.pcbi.1000194.
- Berret, B., Delis, I., Gaveau, J., and Jean, F. (2019). “Optimality and modularity in human movement: From optimal control to muscle synergies,” in *Springer Tracts in Advanced Robotics*, 105–133. doi:10.1007/978-3-319-93870-7_6.
- Boisgontier, M. P., and Nougier, V. (2013). Ageing of internal models: From a continuous to an intermittent proprioceptive control of movement. *Age (Omaha)*. 35, 1339–1355. doi:10.1007/s11357-012-9436-4.
- Boudrias, M. H., Gonçalves, C. S., Penny, W. D., Park, C. hyun, Rossiter, H. E., Talelli, P., et al. (2012). Age-related changes in causal interactions between cortical motor regions during hand grip. *Neuroimage* 59, 3398–3405. doi:10.1016/j.neuroimage.2011.11.025.
- Buneo, C. A., Soechting, J. F., and Flanders, M. (1994). Muscle activation patterns for reaching: The representation of distance and time. *J. Neurophysiol.* 71, 1546–1558. doi:10.1152/jn.1994.71.4.1546.
- Cabeza, R. (2002). Hemispheric asymmetry reduction in older adults: the HAROLD model. *Psychol. Aging* 17, 85–100. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11931290> [Accessed August 16, 2019].
- Cabeza, R., Anderson, N. D., Locantore, J. K., and McIntosh, A. R. (2002). Aging gracefully: compensatory brain activity in high-performing older adults. *Neuroimage* 17, 1394–402. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12414279> [Accessed August 16, 2019].
- Carson, R. G., Goodman, D., and Elliott, D. (1992). Asymmetries in the discrete and pseudocontinuous regulation of visually guided reaching. *Brain Cogn.* 18, 169–191. doi:10.1016/0278-2626(92)90077-Y.
- Crevecoeur, F., Thonnard, J.-L., and Lefèvre, P. (2009). Optimal integration of gravity in trajectory planning of vertical pointing movements. *J. Neurophysiol.* 102, 786–96. doi:10.1152/jn.00113.2009.
- D’Avella, A., Fernandez, L., Portone, A., and Lacquaniti, F. (2008). Modulation of phasic and tonic muscle synergies with reaching direction and speed. *J. Neurophysiol.* 100, 1433–1454. doi:10.1152/jn.01377.2007.
- D’Avella, A., Portone, A., Fernandez, L., and Lacquaniti, F. (2006). Control of fast-reaching movements by muscle synergy combinations. *J. Neurosci.* 26, 7791–7810. doi:10.1523/JNEUROSCI.0830-06.2006.

- Flanders, M., and Herrmann, U. (1992). Two components of muscle activation: Scaling with the speed of arm movement. *J. Neurophysiol.* 67, 931–943. doi:10.1152/jn.1992.67.4.931.
- Flanders, M., Pellegrini, J. J., and Soechting, J. F. (1994). Spatial/temporal characteristics of a motor pattern for reaching. *J. Neurophysiol.* 71, 811–813. doi:10.1152/jn.1994.71.2.811.
- Flowers, K. (1975). Handedness and controlled movement. *Br. J. Psychol.* 66, 39–52. doi:10.1111/j.2044-8295.1975.tb01438.x.
- Gaveau, J., Berret, B., Angelaki, D. E., and Papaxanthis, C. (2016). Direction-dependent arm kinematics reveal optimal integration of gravity cues. *Elife* 5. doi:10.7554/eLife.16394.
- Gaveau, J., Berret, B., Demougeot, L., Fadiga, L., Pozzo, T., and Papaxanthis, C. (2014). Energy-related optimal control accounts for gravitational load: comparing shoulder, elbow, and wrist rotations. *J. Neurophysiol.* 111, 4–16. doi:10.1152/jn.01029.2012.
- Gaveau, J., Grospretre, S., Berret, B., Angelaki, D. E., and Papaxanthis, C. (2021). A cross-species neural integration of gravity for motor optimization. *Sci. Adv.* 7, eabf7800. doi:10.1126/sciadv.abf7800.
- Gaveau, J., Paizis, C., Berret, B., Pozzo, T., and Papaxanthis, C. (2011). Sensorimotor adaptation of point-to-point arm movements after spaceflight: the role of internal representation of gravity force in trajectory planning. *J. Neurophysiol.* 106, 620–9. doi:10.1152/jn.00081.2011.
- Gaveau, J., and Papaxanthis, C. (2011a). The temporal structure of vertical arm movements. *PLoS One* 6, e22045. doi:10.1371/journal.pone.0022045.
- Gaveau, J., and Papaxanthis, C. (2011b). The Temporal Structure of Vertical Arm Movements. *PLoS One* 6, e22045. doi:10.1371/journal.pone.0022045.
- Gentili, R., Cahouet, V., and Papaxanthis, C. (2007). Motor planning of arm movements is direction-dependent in the gravity field. *Neuroscience* 145, 20–32. doi:10.1016/j.neuroscience.2006.11.035.
- Helsen, W. F., Van Halewyck, F., Levin, O., Boisgontier, M. P., Lavrysen, A., and Elliott, D. (2016). Manual aiming in healthy aging: does proprioceptive acuity make the difference? *Age (Omaha)*. 38, 45. doi:10.1007/s11357-016-9908-z.
- Heuninckx, S., Wenderoth, N., and Swinnen, S. P. (2008). Systems neuroplasticity in the aging brain: Recruiting additional neural resources for successful motor performance in elderly persons. *J. Neurosci.* 28, 91–99. doi:10.1523/JNEUROSCI.3300-07.2008.
- Hoellinger, T., McIntyre, J., Jami, L., Hanneton, S., Cheron, G., and Roby-Brami, A. (2017). A strategy of faster movements used by elderly humans to lift objects of increasing weight in ecological context. *Neuroscience* 357, 384–399. doi:10.1016/j.neuroscience.2017.04.010.
- Hondzinski, J. M., Soebbing, C. M., French, A. E., and Winges, S. A. (2016). Different damping

- responses explain vertical endpoint error differences between visual conditions. *Exp. Brain Res.* 234, 1575–1587. doi:10.1007/s00221-015-4546-8.
- Jayasinghe, S. AL, Sarlegna, F. R., Scheidt, R. A., and Sainburg, R. L. (2021). Somatosensory deafferentation reveals lateralized roles of proprioception in feedback and adaptive feedforward control of movement and posture. *Curr. Opin. Physiol.* 19, 141–147. doi:10.1016/j.cophys.2020.10.005.
- Krakauer, J. W., Ghazanfar, A. A., Gomez-Marin, A., MacIver, M. A., and Poeppel, D. (2017). Neuroscience Needs Behavior: Correcting a Reductionist Bias. *Neuron* 93, 480–490. doi:10.1016/j.neuron.2016.12.041.
- Le Seac'h, A. B., and McIntyre, J. (2007). Multimodal reference frame for the planning of vertical arms movements. *Neurosci. Lett.* 423, 211–215. doi:10.1016/j.neulet.2007.07.034.
- Mattay, V. S., Fera, F., Tessitore, A., Hariri, A. R., Das, S., Callicott, J. H., et al. (2002). Neurophysiological correlates of age-related changes in human motor function. *Neurology* 58, 630–635. doi:10.1212/WNL.58.4.630.
- Maurus, P., Kurtzer, I., Antonawich, R., and Cluff, T. (2021). Similar stretch reflexes and behavioral patterns are expressed by the dominant and nondominant arms during postural control. <https://doi.org/10.1152/jn.00152.2021> 126, 743–762. doi:10.1152/JN.00152.2021.
- 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.
- Paizis, C., Skoura, X., Personnier, P., and Papaxanthis, C. (2014). Motor asymmetry attenuation in older adults during imagined arm movements. *Front. Aging Neurosci.* 6, 49. doi:10.3389/fnagi.2014.00049.
- Papaxanthis, C., Pozzo, T., and McIntyre, J. (2005). Kinematic and dynamic processes for the control of pointing movements in humans revealed by short-term exposure to microgravity. *Neuroscience* 135, 371–383. doi:10.1016/j.neuroscience.2005.06.063.
- Papegaaij, S., Taube, W., Baudry, S., Otten, E., and Hortobágyi, T. (2014). Aging causes a reorganization of cortical and spinal control of posture. *Front. Aging Neurosci.* 6, 28. doi:10.3389/fnagi.2014.00028.
- Poirier, G., Ohayon, A., Juranville, A., Mourey, F., and Gaveau, J. (2021). Deterioration, Compensation and Motor Control Processes in Healthy Aging, Mild Cognitive Impairment and Alzheimer's Disease. *Geriatrics* 6, 33. doi:10.3390/geriatrics6010033.
- Poirier, G., Papaxanthis, C., Mourey, F., and Gaveau, J. (2020). Motor Planning of Vertical Arm Movements in Healthy Older Adults: Does Effort Minimization Persist With Aging? *Front. Aging Neurosci.* 12. doi:10.3389/fnagi.2020.00037.

- Poirier, G., Papaxanthis, C., Mourey, F., Lebigre, M., and Gaveau, J. (2022). Muscle effort is best minimized by the right-dominant arm in the gravity field. *J. Neurophysiol.* 127, 1117–1126. doi:10.1152/jn.00324.2021.
- Przybyla, A., Haaland, K. Y., Bagesteiro, L. B., and Sainburg, R. L. (2011). Motor asymmetry reduction in older adults. *Neurosci. Lett.* 489, 99–104. doi:10.1016/j.neulet.2010.11.074.
- Raw, R. K., Wilkie, R. M., Culmer, P. R., and Mon-Williams, M. (2011). Reduced motor asymmetry in older adults when manually tracing paths. *Exp. Brain Res.* 2011 2171 217, 35–41. doi:10.1007/S00221-011-2971-X.
- Roy, E. A., and Elliott, D. (1986). Manual asymmetries in visually directed aiming. *Can. J. Psychol.* 40, 109–121. doi:10.1037/h0080087.
- Roy, E. A., Kalbfleisch, L., and Elliott, D. (1994). Kinematic analyses of manual asymmetries in visual aiming movements. *Brain Cogn.* 24, 289–295. doi:10.1006/brcg.1994.1017.
- Sainburg, R. L. (2002). Evidence for a dynamic-dominance hypothesis of handedness. *Exp. Brain Res.* 142, 241–258. doi:10.1007/s00221-001-0913-8.
- Sainburg, R. L. (2014). Convergent models of handedness and brain lateralization. *Front. Psychol.* 5, 1092. doi:10.3389/fpsyg.2014.01092.
- Schaffer, J. E., and Sainburg, R. L. (2017). Interlimb differences in coordination of unsupported reaching movements. *Neuroscience* 350, 54–64. doi:10.1016/J.NEUROSCIENCE.2017.03.025.
- 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.
- Takagi, A., Maxwell, S., Melendez-Calderon, A., and Burdet, E. (2020). The dominant limb preferentially stabilizes posture in a bimanual task with physical coupling. <https://doi.org/10.1152/jn.00047.2020> 123, 2154–2160. doi:10.1152/JN.00047.2020.
- Vandevorde, K., and Orban de Xivry, J. J. (2019). Internal model recalibration does not deteriorate with age while motor adaptation does. *Neurobiol. Aging* 80, 138–153. doi:10.1016/j.neurobiolaging.2019.03.020.
- White, O., Gaveau, J., Bringoux, L., and Crevecoeur, F. (2020). The gravitational imprint on sensorimotor planning and control. *J. Neurophysiol.* doi:10.1152/jn.00381.2019.
- Wolpe, N., Ingram, J. N., Tsvetanov, K. A., Geerligs, L., Kievit, R. A., Henson, R. N., et al. (2016). Ageing increases reliance on sensorimotor prediction through structural and functional differences in frontostriatal circuits. *Nat. Commun.* 7. doi:10.1038/ncomms13034.
- Woytowicz, E. J., Westlake, K. P., Whittall, J., and Sainburg, R. L. (2018). Handedness results from complementary hemispheric dominance, not global hemispheric dominance: evidence from

mechanically coupled bilateral movements. *J. Neurophysiol.* 120, 729–740.

doi:10.1152/jn.00878.2017.

Yadav, V., and Sainburg, R. L. (2011). Motor lateralization is characterized by a serial hybrid control scheme. *Neuroscience* 196, 153–167. doi:10.1016/j.neuroscience.2011.08.039.

Yadav, V., and Sainburg, R. L. (2014). Limb dominance results from asymmetries in predictive and impedance control mechanisms. *PLoS One* 9, e93892. doi:10.1371/journal.pone.0093892.

Yamamoto, S., Fujii, K., Zippo, K., Kushiro, K., and Araki, M. (2019). The kinetic mechanisms of vertical pointing movements. *Heliyon* 5, e02012. doi:10.1016/J.HELIYON.2019.E02012.

Yamamoto, S., and Kushiro, K. (2014). Direction-dependent differences in temporal kinematics for vertical prehension movements. *Exp. Brain Res.* 232, 703–711. doi:10.1007/s00221-013-3783-y.

Yamamoto, S., Shiraki, Y., Uehara, S., and Kushiro, K. (2016). Motor control of downward object-transport movements with precision grip by object weight. *Somatosens. Mot. Res.* 33, 130–136. doi:10.1080/08990220.2016.1203304.

Tables.

Young	Dominant		Non Dominant	
	Up	Down	Up	Down
Movement				
Duration (ms)	355 ± 56	355 ± 57	359 ± 50	361 ± 60
Amplitude (°)	39.8. ± 4.3	39.5 ± 4.5	39.4 ± 4.3	39.5 ± 4.3
rD-PA	0.212 ± 0.02	0.249 ± 0.03	0.215 ± 0.03	0.235 ± 0.03
rD-PV	0.464 ± 0.02	0.495 ± 0.03	0.463 ± 0.03	0.480 ± 0.03
Negativity Occurrence (%)	55.1 ± 37.2	97.5 ± 10.6	52.0 ± 36.8	94.1 ± 14.0
Negativity Amplitude	-66.1 ± 29.7	-91.7 ± 6.8	-65.9 ± 32.2	-90.4 ± 5.3
Negativity Duration	0.23 ± 0.12	0.50 ± 0.11	0.21 ± 0.12	0.43 ± 0.11
Negativity Index	14.0 ± 8.2	37.1 ± 9.3	13.5 ± 8.1	32.5 ± 9.6

Older	Dominant		Non Dominant	
	Up	Down	Up	Down
Movement				
Duration (ms)	403 ± 91	410 ± 103	405 ± 85	415 ± 99
Amplitude (°)	39.4 ± 4.3	39.6 ± 4.3	40.0 ± 5.1	40.2 ± 4.2
rD-PA	0.200 ± 0.03	0.226 ± 0.04	0.204 ± 0.03	0.230 ± 0.04
rD-PV	0.456 ± 0.03	0.477 ± 0.04	0.455 ± 0.03	0.485 ± 0.04
Negativity Occurrence	37.2 ± 33.6	96.1 ± 10.2	35.7 ± 32.9	89.7 ± 21.2
Negativity Amplitude	-60.4 ± 38.8	-93.6 ± 3.0	-63.9 ± 38.3	-93.2 ± 4.7
Negativity Duration	0.18 ± 0.13	0.43 ± 0.14	0.19 ± 0.13	0.42 ± 0.14
Negativity Index	13.1 ± 10.6	35.4 ± 11.5	13.7 ± 10.1	35.0 ± 12.8

Table.1. Mean (±SD) values of all kinematic and EMG parameters.

	Age Effect		Arm Effect		Age x Arm Effect	
	F	P	F	P	F	P
MD	3.50	6.50E-2	0.60	4.42E-1	3.00E-3	9.60E-1
Amp	1.11	2.94E-1	0.50	4.83E-1	0.46	4.98E-1
rD-PA	0.57	4.50E-1	2.89	9.30E-2	7.81	6.00E-3
rD-PV	0.04	8.44E-1	0.13	7.16E-1	9.51	3.00E-3
Neg Occ Down	0.01	9.17E-1	3.54	6.40E-2	0.08	7.76E-1
Neg Dur Down	0.06	8.15E-1	0.58	4.49E-1	6.68	1.20E-2
Neg Amp Down	6.06	1.20E-2	0.88	3.52E-1	0.93	3.36E-1
Neg Index Down	2.49	1.19E-1	0.39	5.62E-1	4.28	4.20E-2
Neg Occ Up	1.40	2.40E-1	1.37	2.46E-1	0.29	5.95E-1
Neg Dur Up	0.35	5.54E-1	0.75	3.88E-1	1.06	3.06E-1
Neg Amp Up	0.07	7.91E-1	0.46	4.99E-1	0.40	5.29E-1
Neg Index Up	0.63	4.31E-1	0.54	4.65E-1	0.47	4.94E-1

Table.2. F and P values for all main effects of the ANOVA (MD and Amp) and ANCOVA (all other parameters) are presented for all parameters. Red fonts highlight significant effects. Those statistics are presented for descriptive purposes only.

MD: Movement Duration; Amp: Amplitude ; rD-PA; Relative Duration to Peak Acceleration; rD-PV ; Relative Duration to Peak Velocity ; Neg Occ: Negativity Occurrence; Neg Dur: Negativity Duration; Neg Amp; Negativity Amplitude; Neg Index: Negativity Index

Figures.

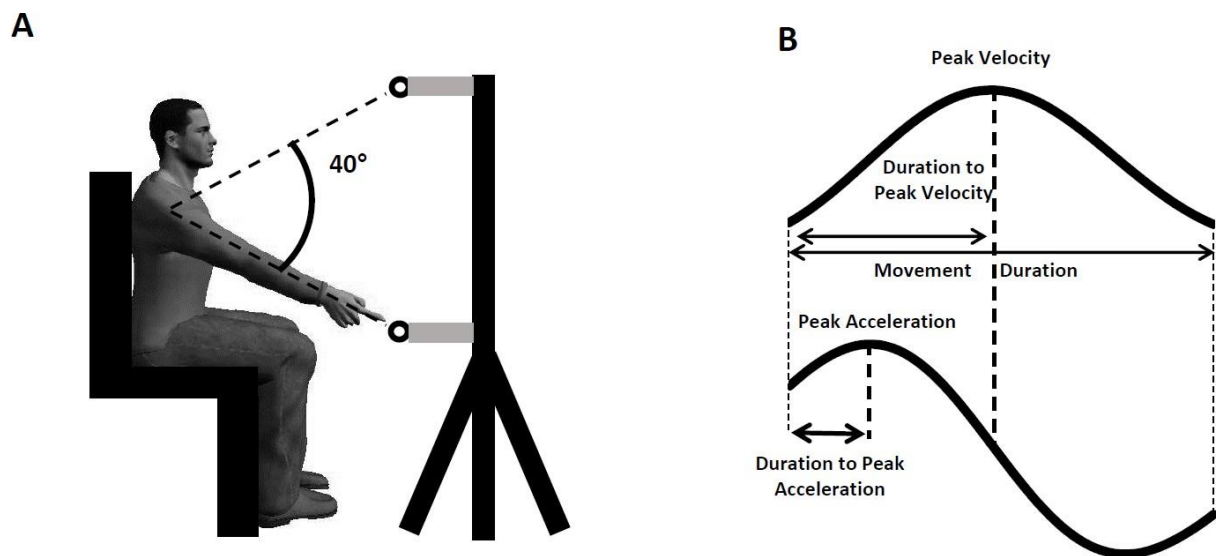


Figure 1. (A) Experimental setup. Participants performed arm pointing movements between two targets on separated trials. (B) Illustration of the parameters computed on the velocity and acceleration profiles.

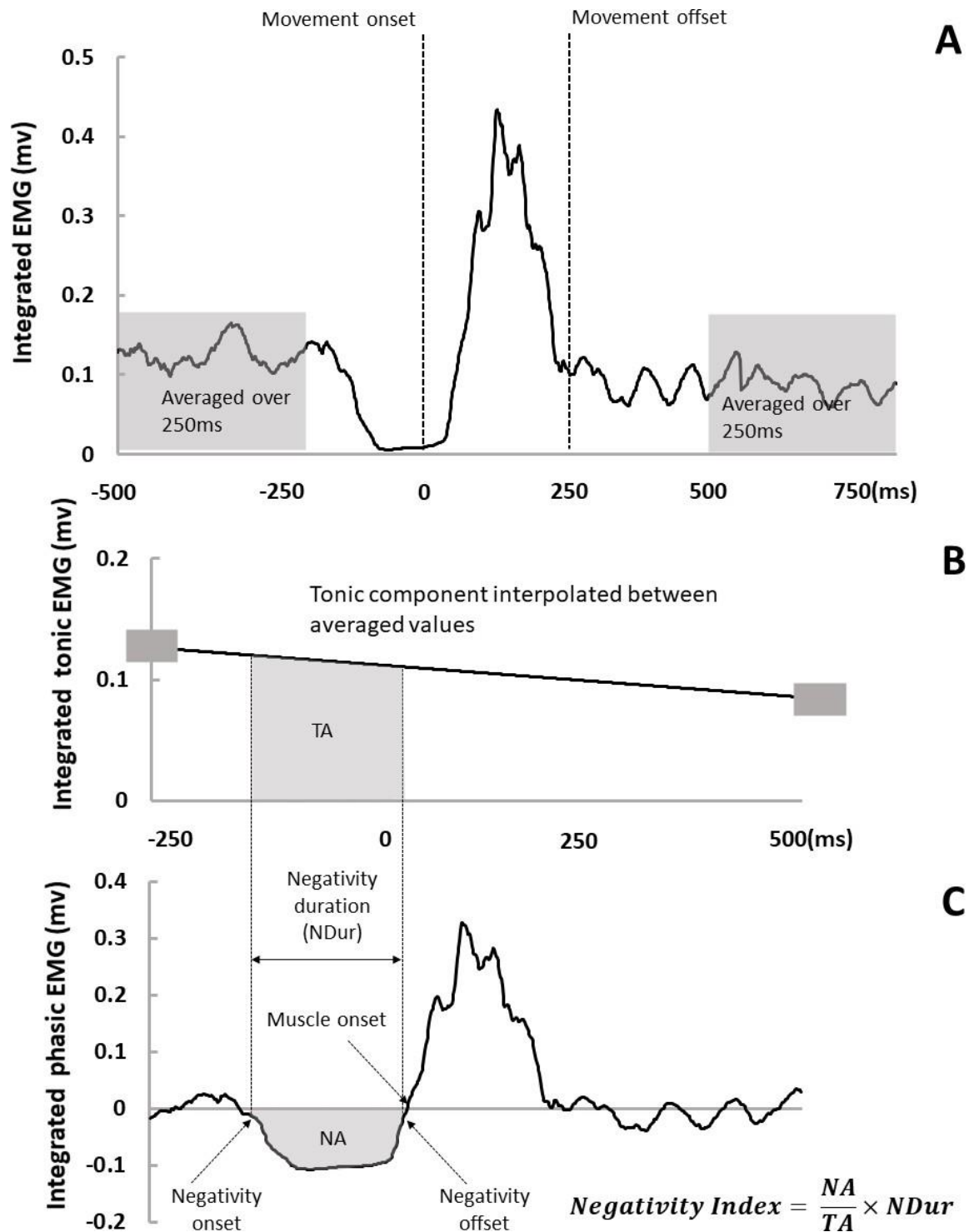


Figure 2. Analysis of the tonic and phasic components of the EMG. (A). Illustration of the integrated full EMG signal. Movement onset and offset were detected on the velocity profile. We averaged the signal from 500 to 250ms before movement onset and from 250 to

500ms after movement offset (grey windows). (B). Tonic EMG component was obtained by linear interpolation between the two previously averaged values (small grey rectangles). (C). Phasic EMG component was obtained by subtracting the tonic component (in panel B) from the full EMG (in panel A). We detected negativity onset and offset and then computed negativity duration (NDur) and integrated phasic signal between negativity onset and offset (NA). TA in panel B represents the integrated tonic signal in the same period.

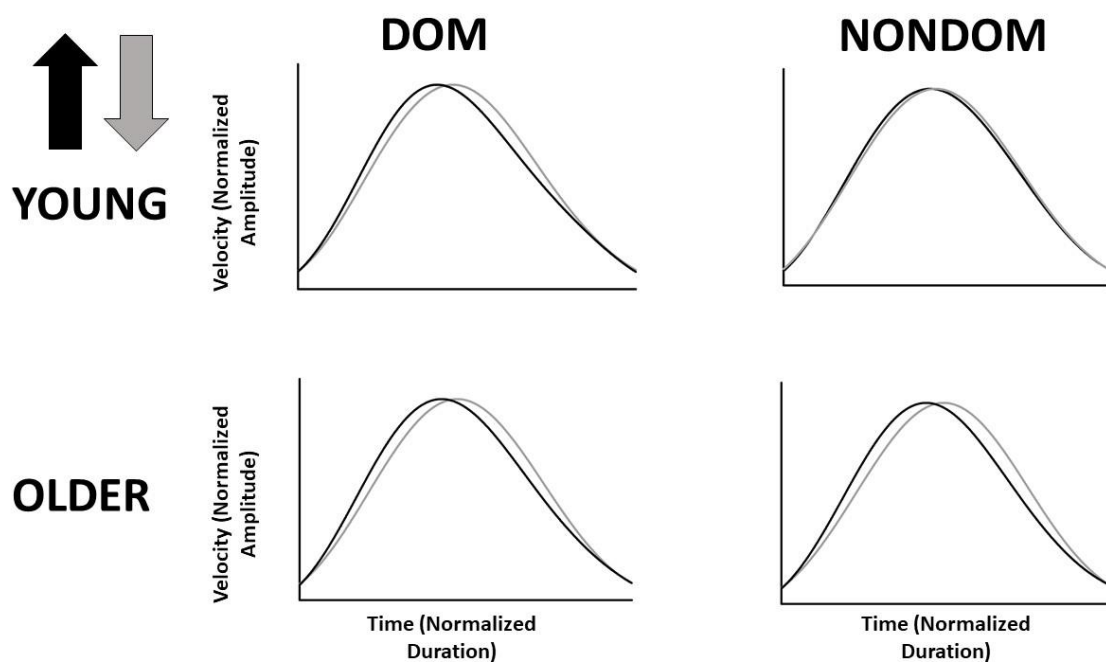


Figure.3. Mean velocity profiles of upward (black traces) and downward (grey traces) movements in a young (upper panels) and an older (lower panels) participants. Left panels represent DOM condition whereas right panels represent NONDOM condition.

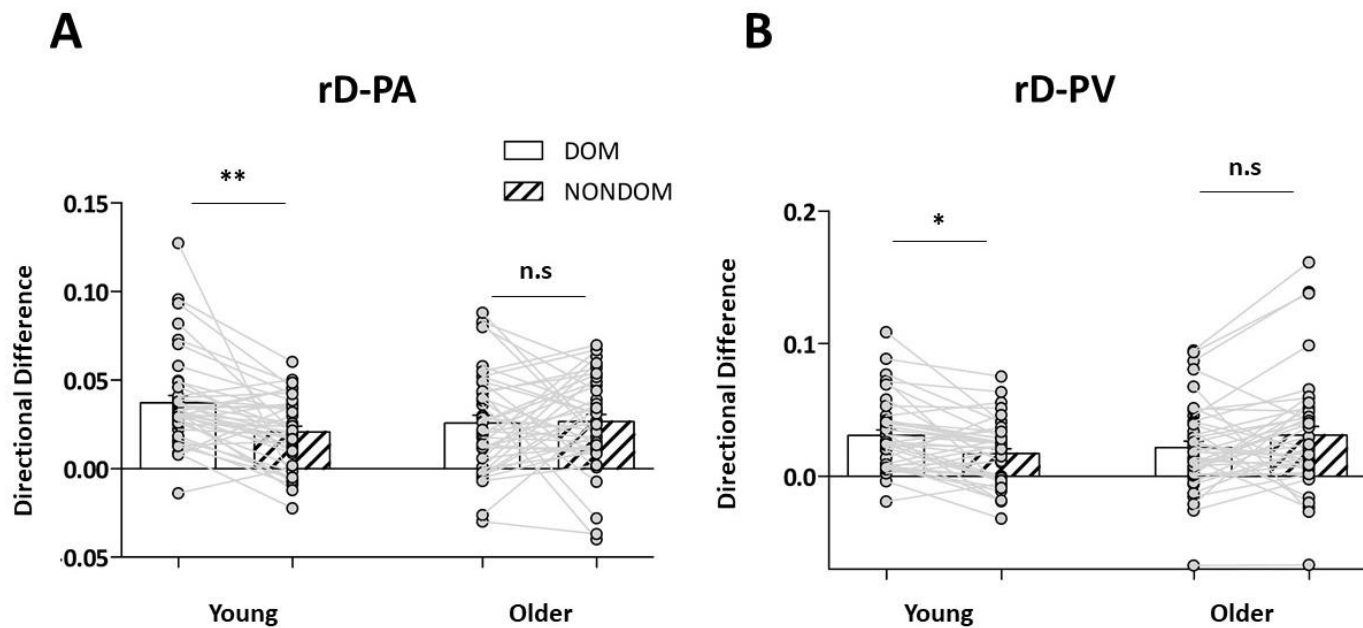


Figure.4 (A).. Mean (\pm SD) values of directional ratios on the relative Duration to Peak Acceleration (rD-PA; computed for each participant as: $rD-PA_{Down} - rD-PA_{Up}$). Dominant (DOM) and non-dominant (NONDOM) arm conditions are represented by solid and striped bars, respectively. (B). Mean (\pm SD) values of directional ratios on the relative Duration to Peak Velocity (rD-PV; computed for each participant as: $rD-PV_{Down} - rD-PV_{Up}$). Dominant (DOM) and non-dominant (NONDOM) arm conditions are represented by solid and striped bars, respectively. Grey dots represent individual values.

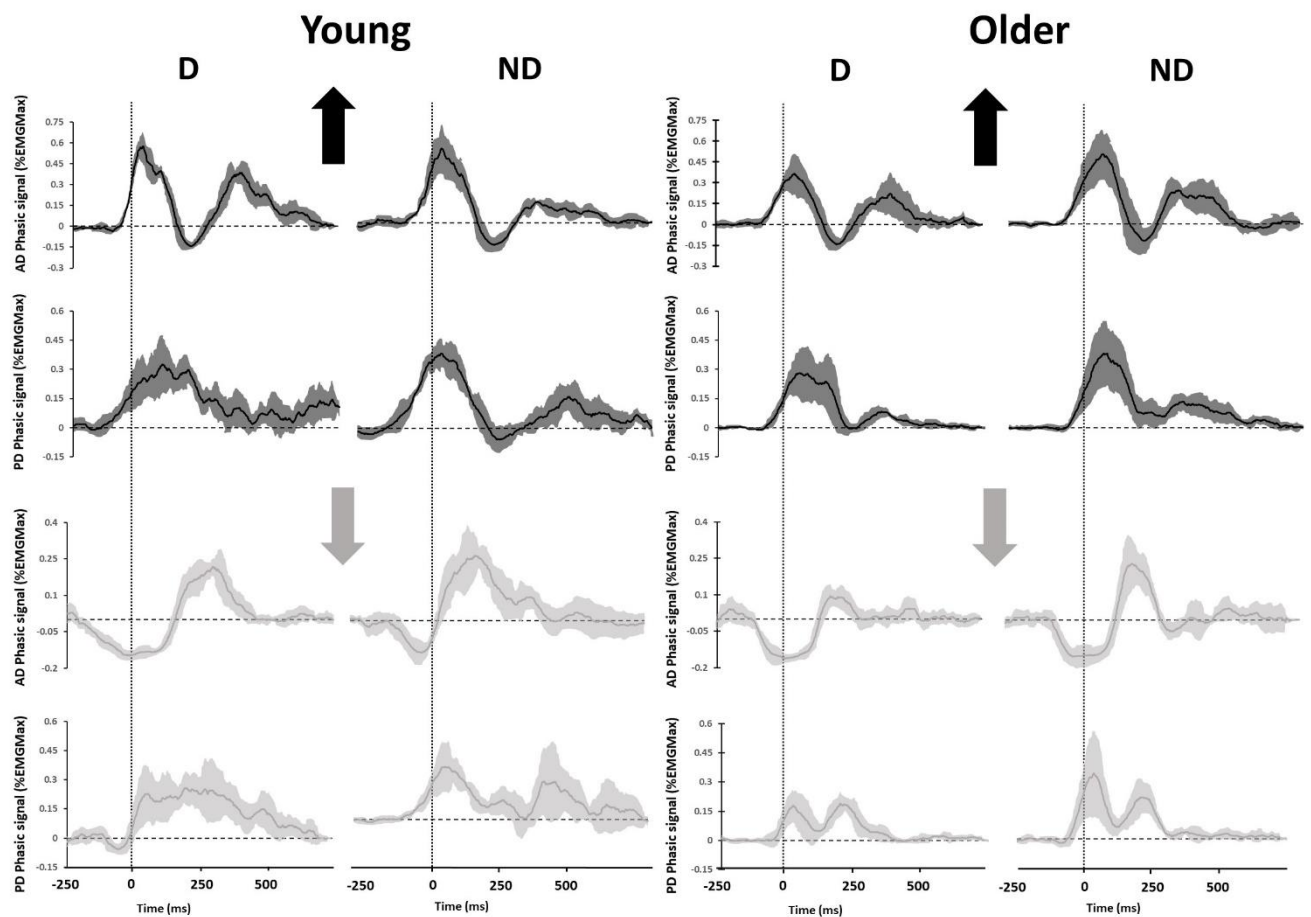


Figure 5. Figure 5. Illustration of the mean (\pm SD) phasic EMG patterns in a typical young (left panels) and a typical older (right panels) participant for each muscle and condition. Vertical arrows indicate movement directions. Dashed lines represent the kinematic onset of the movement.

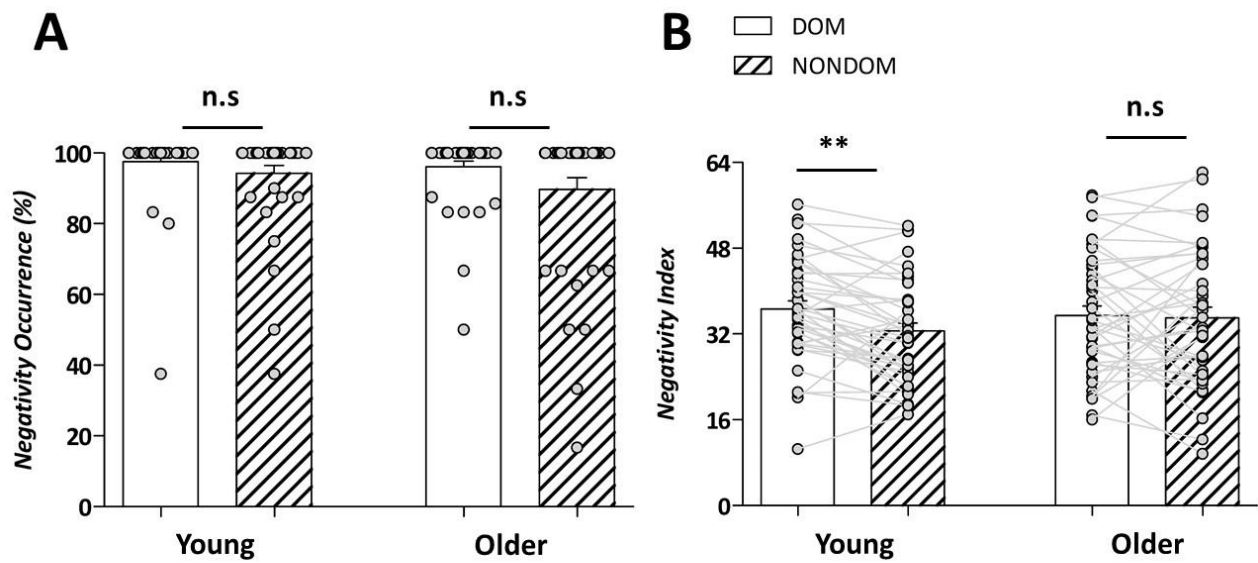


Figure.6 (A). Mean (+SD) negativity occurrence for downward movements. Dominant (DOM) and non-dominant (NONDOM) arm conditions are represented by solid and striped bars, respectively. Grey dots represent individual values. (B). Mean (+SE) negativity index for downward movements. Dominant (DOM) and non-dominant (NONDOM) arm conditions are represented by solid and striped bars, respectively. Grey dots represent individual values.

Titre : Adaptation sensorimotrice à l'environnement gravitaire et compensation liée au vieillissement : analyse du contrôle moteur dans la population âgée

Mots clés : Contrôle moteur, Vieillesse, Équilibre, Gravité, Compensation, Effort

Résumé : Le vieillissement affecte divers systèmes corporels (systèmes nerveux, musculo-squelettique et sensoriel). Pour maintenir une bonne santé, des processus compensatoires peuvent pallier ces déclin. La distinction entre les processus de détérioration et les processus compensatoires, en particulier dans le domaine sensorimoteur, où il n'existe pas de consensus, pourrait nous permettre de mieux comprendre le vieillissement réussi. En utilisant un paradigme basé sur la théorie selon laquelle les humains tireraient avantage des effets de la gravité pour minimiser l'effort, nous avons cherché à mieux comprendre ces stratégies compensatoires, mais aussi à avancer sur la compréhension du processus de manière fondamentale. Nous avons d'abord démontré que l'utilisation des effets de la gravité était bel et bien lié à une réduction de la consommation d'énergie, confirmant ainsi les interprétations de modèles issus de la théorie du contrôle optimal. Concernant le vieillissement, nous avons mis en évidence à deux reprises l'existence d'un processus compensatoire adaptant le mouvements à l'environnement et ses contraintes. La première étude a comparé l'optimisation de mouvements simples du bras à des mouvements de tout le corps impliquant l'équilibre. Dans une seconde étude, en mesurant l'effort investi lors de tâches avec des contraintes d'équilibre variées, nous avons observé une nouvelle fois une stratégie différente selon l'âge. Enfin, nous nous sommes penchés sur un paradoxe. Malgré les déclin liés à l'âge en matière de sensibilité perceptives, les personnes âgées parviennent à optimiser efficacement leurs mouvements, notamment en minimisant l'effort lors des mouvements de bras.

Title : Sensorimotor adaptation to the gravity environment and age-related compensation : an analysis of motor control in the older population

Key words : Motor Control, Aging, Balance, Gravity, Compensation, Effort

Abstract : Aging affects various bodily systems (nervous, musculoskeletal and sensory). To maintain good health, compensatory processes can offset these declines. Distinguishing between deteriorative and compensatory processes, particularly in the sensorimotor domain, where there is no consensus, could give us a better understanding of successful aging. Using a paradigm based on the theory that humans would take advantage of the effects of gravity to minimize effort, we sought to better understand these compensatory strategies, but also to advance on the understanding of the process in a fundamental way. We first demonstrated that the use of gravity effects was indeed linked to a reduction in energy consumption, thus confirming the interpretations of models derived from optimal control theory. With regard to aging, we have twice demonstrated the existence of a compensatory process adapting the movement to the environment and its constraints. The first study compared the optimization of simple arm movements with whole-body movements involving balance. In a second study, by measuring the effort invested during tasks with varying balance constraints, we again observed a different strategy according to age. Finally, we looked at a paradox. Despite age-related declines in perceptual sensitivity, elderly people manage to optimize their movements efficiently, in particular by minimizing the effort involved in arm movements.