



THÈSE DE DOCTORAT

En vue de l'obtention du grade de Docteur d'Université

Spécialité Neurosciences

Présentée par

Célia RUFFINO

Le 12 décembre 2017

Etude des mécanismes comportementaux et neurophysiologiques consécutifs à un entraînement par imagerie motrice

Sous la direction de C. Papaxanthis et de F. Lebon

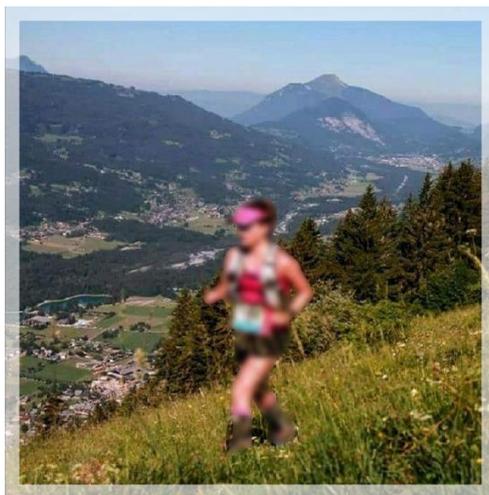
Devant le jury composé de :

Pr. Lucette TOUSSAINT	(rapporteur)	Université de Poitiers
Pr. Aymeric GUILLOT	(rapporteur)	Université Claude Bernard, Lyon
Pr. Marco BOVE	(examinateur)	Université de Genova
Pr Thierry POZZO	(examinateur)	Université de Bourgogne Franche-Comté
Pr. Charalambos PAPAXANTHIS	(directeur)	Université de Bourgogne Franche-Comté
Dr. Florent LEBON	(co-directeur)	Université de Bourgogne Franche-Comté



A mes parents,

Pour leur confiance inconditionnelle !



« Si vous ne pouvez pas voler, alors courez ; Si vous ne pouvez pas courir, alors marchez ; Si vous ne pouvez pas marcher, alors rampez ; Mais quoique vous fassiez, vous devez continuer à avancer. »

- Martin Luther King.-

● Remerciements ●

Mes premiers remerciements vont à mes deux directeurs de thèse, *Florent Lebon* et *Charalambos Papaxanthis*, qui ont permis la réalisation de ce travail.

Florent, merci pour cette confiance que tu m'as accordé il y a maintenant 5 ans. La décision de se lancer dans cette aventure qu'est la thèse n'a pas été chose facile. Mais la perspective d'apprendre et de travailler à tes côtés a largement favorisé mon choix. Merci pour tout ce que tu m'as transmis, pour ta présence et pour ton aide. Merci !

Harris, merci, merci de m'avoir donné envie de me lancer dans la recherche. Ce sont vos cours et vos discours qui m'ont amené, depuis la licence, à vouloir pousser la porte du laboratoire. Merci pour vos précieux conseils, dont la pertinence a valu de nombreuses tournées de cookies !

Un grand merci à *Lucette Toussaint*, *Aymeric Guillot*, *Marco Bove*, *Thierry Pozzo*, dont les travaux m'ont énormément inspiré, d'avoir accepté de faire partie de mon jury de thèse.

Une pensée toute particulière à *France Mourey*. France, je ne pourrai jamais assez vous remercier pour votre présence. Vous m'avez permis de ne pas lâcher prise. La perspective de travailler à vos côtés est une grande source de motivation, et un immense honneur !

Je tiens également à remercier *Jérémie Gaveau* pour son aide dans la réalisation de nombreux de ces travaux de thèse. Ce fut un réel plaisir de travailler avec toi. Merci pour le savoir que tu m'as transmis !

Comment ne pas remercier mes collègues doctorants ? Votre présence quotidienne (enfin presque) et votre bonne humeur (et la mauvaise aussi) ont largement contribué à rendre cette aventure encore plus incroyable ! Merci pour ces fous rires, merci pour votre soutien, merci pour les blagues (presque toujours drôles), merci pour ces repas partagés, ces pauses cafés (une à deux fois par mois, pas plus, bien entendu !), ... Merci d'être devenus bien plus que des collègues ! A ceux qui me supportent actuellement, *Elodie*, *Yoann*, *Florian*, *Julie*... et à ceux déjà partis dont le départ n'a pas toujours été facile à 'accepter', *Pauline-Cutie*, *Julien*, *Vianney*, *Sidney*... Merci, merci pour tout !!

Un grand merci aux membres du laboratoire, qui après avoir été mes ‘profs’, ont contribué de près ou de loin à la réalisation de ces travaux. Merci à *Romu, Alain, Maria, Olivier, Gaëlle, Christos, Lilian, Nico, Benjamin* ... et bien d’autres encore !

Et puis un immense merci à *Yves* et *Cyril*, nos deux ‘hommes à tout faire’ du laboratoire. Merci de toujours avoir répondu présents rapidement. Merci de ne vous être (presque) jamais moqué de moi lorsque je demandais votre aide pour des pannes qui s’avéraient (souvent) n’être qu’une prise mal branchée ou un bouton pas allumé...

Merci aux secrétaires du labo, qui ont toujours répondu présents. Aux actuels, *Elisabeth* et *Silvain*, ainsi qu’aux précédentes, *Patricia* et *Béatrice*.

Merci aux membres du STAPS, dans lequel je rôde depuis plus de 8 ans maintenant. Merci à *Christiane* et tous les enseignants qui m’ont énormément apporté depuis mon arrivée. Une pensée toute particulière à *Cédric Descaillot*, sans qui j’aurais certainement abdiqué dès la deuxième année.

Et puis un grand merci à tous les sujets qui ont participé aux expériences !

A ma famille...

Mes premières pensées vont forcément à mes parents... *Papa, maman*, merci pour tout ! Merci de toujours avoir cru en moi, même lorsque que certains me voyaient comme une ‘andouille’. Je n’aurais jamais pu aller si loin sans votre présence, sans votre confiance, sans votre amour. J’ai une chance immense de vous avoir, et c’est ce qui fait ma force aujourd’hui. Ce travail, c’est la vôtre, depuis 26 ans maintenant...

Un immense merci à mon frère, *Mika*, sans qui je ne me serais peut-être jamais lancée dans cette thèse. Je n’oublierai jamais le jour où tu m’as conseillé de foncer alors que j’hésitais encore... merci, vraiment ! C’est un bonheur de t’avoir toujours auprès de moi...

A la plus merveilleuse des cousines, *Pauline*, merci... Merci pour ta présence, qui même souvent virtuelle, est quotidienne. Merci, car grâce à toi, à ta ‘folie’, et à tes bourdes permanentes, je me sens presque toujours normale !

A mes grands-parents, ceux encore présents et ceux qui me manquent énormément... merci !
A mes tantes, à mes oncles, cousins, cousines... *A mes amis* ...

Merci à tous ceux qui font partie intégrante de ma vie, depuis le collège, depuis le lycée, depuis la fac... Merci de toujours avoir été là, merci de m'avoir permis de m'évader tant de fois à travers des journées, des soirées, des week-ends, des vacances.

Une pensée toute particulière à mes Lorrains, *Fanny* et *Antoine*, dont l'omniprésence dans la dernière ligne droite m'a été indispensable !

Et puis, le plus grand des mercis à *Doudou*, 'le banquier'...

Le courage qui t'as permis de supporter mon horrible caractère pendant les 42.125km d'un interminable marathon m'a conforté dans l'idée que tu serais encore à mes côtés aujourd'hui. Si je suis sûre d'une chose, c'est que ce travail n'aurait jamais pu voir le jour sans toi. Je me demande souvent comment tu fais pour me supporter, pour toujours réussir à me rassurer, à m'épauler. Ta 'zen-attitude', mon stress permanent... on en a certainement fait notre équilibre. Tu fais et tu es mon équilibre ! Un merci, même mille, ne suffiraient pas... Je ne trouverai pas les mots justes, mais tu sais... Wakatapé Baboun !

A mamie Dia

A papy Michel

—● Ce travail a fait l'objet des publications suivantes ●—

Grosprêtre, S., **Ruffino, C.**, Lebon, F. (2015). Motor imagery and cortico-spinal excitability: a review. *European Journal of Sport Science*: 317-324.

Ruffino, C., Papaxanthis, C., Lebon, F. (2016). Neural plasticity during motor learning with motor imagery practice: review and perspectives. *Neuroscience*, 341 : 61-78.

Ruffino, C., Papaxanthis, C., Lebon, F. (2017). The influence of imagery capacity in motor performance improvement. *Experimental Brain Research*, 235 : 3049-3057.

—● Ce travail a fait l'objet des communications orales suivantes ●—

Ruffino C., Papaxanthis C., Lebon F. (2014) « Corticospinal inhibition during preparation of motor imagery ». *The RIO group meeting, Brussel, Belgium*. 2014

Ruffino C., Papaxanthis C., Guillot A., Collet C., Lebon F. (2015) « Evolution de la capacité d'imagerie au cours d'un entraînement mental ». *Forum des Jeunes Chercheurs, Dijon, France*. 2015.

Ruffino C., Papaxanthis C., Greenhouse I., Labruna L., Ivry RB., Lebon F. (2015) « Neural processes during the preparation and the mental simulation of action ». *Society for Neuroscience, Chicago, United States*.

Ruffino C., Papaxanthis C., Guillot A., Collet C., Lebon F. (2015) « Evolution de la capacité d'imagerie au cours d'un entraînement mental ». *16^{ème} Congrès International de l'ACAPS, Nantes, France*.

Ruffino C., Bourrelief J., Mourey F, Papaxanthis C., Lebon F. (2016) « Impact d'un entraînement mental par imagerie motrice chez la personne âgée ». *Forum des Jeunes Chercheurs, Besançon, France*.

Ruffino C., Bourrelief J., Papaxanthis C., Mourey F, Lebon F. (2017) « Entraînement mental et mémoire motrice : sujets jeunes et âgés ». *17^{ème} Congrès International de l'ACAPS, Dijon, France*.

Vulgarisation scientifique

Ruffino C. Apprendre et réapprendre en imaginant des mouvements.

Ce travail a été présenté à plusieurs reprises dans le cadre de l'Expérimentarium, programme proposé par l'Université de Bourgogne. Ces manifestations étaient l'occasion pour les chercheurs de présenter leurs travaux au grand public, sous la forme d'ateliers et de conférences.

Apprendre et réapprendre en imaginant des mouvements

SCIENCES DU SPORT

Célia RUFFINO est jeune chercheuse en neurosciences au laboratoire « cognition, action et plasticité sensorimotrice » de l'INSERM* à Dijon. De nombreux chercheurs ont montré que, lorsqu'on s'entraîne à effectuer un mouvement, des modifications au niveau du cerveau apparaissent. Mais que se passe-t-il lorsqu'on se contente d'imaginer ce mouvement ? C'est l'objectif du travail de Célia qui espère ainsi trouver une solution pour que des personnes qui sont dans l'incapacité de bouger puissent continuer à s'entraîner.

* Institut National de la Santé et de la Recherche Médicale.



« J'ai longtemps cherché le métier dans lequel je pourrais m'épanouir. Aujourd'hui, je cherche encore, mais c'est devenu mon métier. »

Depuis l'enfance, lorsqu'on apprend un mouvement nouveau, tel que tenir notre fourchette pour manger, on voit notre geste évoluer. Au début le maniement est compliqué, et puis on se perfectionne, on devient « plus fort ». Ces améliorations sont principalement dues à quelque chose qui se passe là-haut, dans notre cerveau. Si quelqu'un apprend par exemple à jouer du piano, au fur et à mesure de son apprentissage, les mouvements de ses doigts deviendront de plus en plus naturels, faciles à effectuer. Certaines personnes sont dans l'incapacité d'effectuer des mouvements, suite à un accident ou une opération par exemple. Dans ce cas, nous observons l'effet inverse : ils deviennent moins performants. Célia cherche donc un moyen d'entretenir les capacités des personnes à effectuer certains

mouvements. Et si l'imagination pouvait les aider ?

Pour répondre à cette question, Célia fait venir des personnes dans son laboratoire. Elle leur propose un test dans lequel ils doivent pointer des cibles avec un stylet le plus rapidement possible. Elle leur demande ensuite de s'entraîner au pointage de ces cibles en imaginant les mouvements avant de repasser le test. Grâce à différentes mesures que Célia enregistre durant l'exercice, elle pourra savoir si les personnes ont imaginé correctement les mouvements, et si elles ont été plus performantes après s'être entraînées par imagination.

Célia espère ainsi savoir si ce type d'entraînement serait une bonne solution pour les personnes qui ne peuvent pas réellement bouger.

Les objectifs

- Comparer les résultats obtenus sur un test avant et après un entraînement par imagination du mouvement afin de savoir si cette technique d'entraînement serait une bonne alternative pour les personnes qui ne peuvent pas bouger.
- Évaluer la capacité des personnes à imaginer efficacement un mouvement afin qu'ils puissent au mieux améliorer leurs performances par cette technique.

● Résumé ●

Etude des mécanismes comportementaux et neurophysiologiques consécutifs à un entraînement par imagerie motrice

Dans la littérature, de nombreuses recherches dans le domaine du contrôle moteur, des sciences du sport ou encore de la rééducation se sont intéressées à l'apprentissage moteur consécutif à un entraînement mental. Cependant, plusieurs mécanismes, qu'ils soient comportementaux ou neurophysiologiques, demeurent encore aujourd'hui peu étudiés. Dans notre première étude, nous avons montré qu'il était impossible de prédire la future amélioration de la performance suite à un entraînement mental aigu, sur une tâche de vitesse-précision, par la simple évaluation subjective des capacités d'imagerie chez une population jeune. Il apparaît cependant essentiel de produire des images claires et précises tout au long de l'entraînement pour obtenir de meilleures performances *in fine*. De plus, par l'analyse fine de la performance, nos résultats ont montré, dans notre seconde étude, les véritables effets des répétitions imaginées sur la mémorisation des habiletés motrices. L'entraînement mental est également apparu efficace pour compenser le déficit de mémoire motrice rapidement observable dans la population âgée. Enfin, une troisième étude a révélé que les répétitions d'un mouvement imaginé pouvaient modifier, de façon transitoire, le codage des réseaux neuronaux impliqués dans le processus de mémoire motrice.

Mots clefs : Imagerie motrice, entraînement mental, apprentissage moteur, capacité d'imagerie, mémoire motrice, plasticité cérébrale

● **Abstract** ●

Study of behavioral and neurophysiological mechanisms following motor imagery training

For many years, research in motor control, sport science and rehabilitation focused on the performance improvement following mental practice. However, some mechanisms, behavioral and neurophysiological, remain insufficiently understood. In our first study, we demonstrated the impossibility to predict the future performance improvement following imagined repetitions of a speed accuracy trade-off task, with a subjective evaluation of imagery ability of young healthy individuals. However, it is essential to produce clear and vivid mental simulations throughout the training to obtain a better performance improvement. Besides, by a further analysis of performance, the results of our second study have shown the real impact of mental training on the memorization of motor skills. Motor imagery training also appeared to be effective to compensate the motor memory deficit observed in the elderly. Finally, a third study revealed that the repetitions of imagined movements could modify, temporarily, the coding of neural networks involved in the motor memory process.

Keywords: Motor imagery, mental training, motor learning, imagery capacity, motor memory, cerebral plasticity

● Sommaire ●

TABLE DES ILLUSTRATIONS	13
LISTE DES ABREVIATIONS	20
INTRODUCTION GENERALE.....	22
CADRE THEORIQUE	25
I. L'apprentissage moteur	26
1. Contexte et généralités	26
2. Méthodes d'apprentissages	28
o <i>L'apprentissage basé sur l'erreur</i>	28
o <i>L'apprentissage par renforcement</i>	37
o <i>L'apprentissage par répétitions</i>	39
3. Consolidation des apprentissages	44
II. L'imagerie motrice	47
1. Informations générales	47
2. Corrélats entre mouvement réel et mouvement imaginé	49
3. Capacité d'imagerie	56
4. L'imagerie motrice chez la personne âgée	60
a. Vieillesse et apprentissage moteur	60
b. Vieillesse et capacités d'imagerie	62
5. Imagerie motrice et amélioration de la performance	63
a. Apprentissage moteur et entraînement mental	64
b. Capacité d'imagerie et amélioration de la performance	66
c. Entraînement mental et plasticité cérébrale	67
PROBLEMATIQUE GENERALE	72
CONTRIBUTION EXPERIMENTALE.....	75
Etude 1 : Influence de la capacité d'imagerie sur l'amélioration de la performance motrice	76
Etude 2 : Entraînement mental et mémoire motrice : sujet jeune et sujet âgé	89

Etude 3 : Mécanismes neurophysiologiques de l'amélioration de la performance motrice par entraînement mental..... 102

DISCUSSION GENERALE 117

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES 125

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES 129

ANNEXES 143

 Annexe 1 : Neural plasticity during motor learning with motor imagery practice: review and perspectives..... 144

 Annexe 2 : The influence of imagery capacity in motor performance improvement..... 163

TABLE DES ILLUSTRATIONS

● CADRE THEORIQUE

Figure 1. Tâche de temps de réaction en série. Exemple de stimulus visuel indiquant le doigt à bouger, i.e., le majeur. *D'après Robertson et al. 2007.*

Figure 2. Modèle interne inverse (**A.**), modèle interne prédictif sensorielle (**B.**) et modèle interne prédictif dynamique (**C.**) *d'après Wolpert and Ghahramani, 2000.*

Figure 3. Schéma du modèle interne inverse. Une commande motrice adaptée (« ce que je dois faire ») est créée en fonction du mouvement désiré (« ce que je veux faire ») et de « mon état » (ma position, ma vitesse, ...).

Figure 4. Trajectoires typiques des mouvements du bras avant l'application du champ de force par le robot (**A.**). Moyennes (\pm écarts-types) des trajectoires suite à l'application du champ de force (**B.**), au fur et à mesure des répétitions physiques (de gauche; premières répétitions, à droite; dernières répétitions). *D'après Shadmehr and Mussa-Ivaldi, 1994.*

Figure 5. Schéma du modèle interne prédictif qui compare la commande motrice envoyée et l'état du système. Il pourra alors simuler les conséquences du mouvement et prédire l'état futur du système.

Figure 6. Schéma du modèle interne prédictif. Ce dernier détecte une différence entre la commande motrice envoyée et l'état présent du système. Il envoie alors une nouvelle commande motrice adaptée à l'état nouveau du système.

Figure 7. Paradigme expérimental étudiant le couplage force de charge (*grip force*)/force de préhension (*load force*). Le sujet, en position couchée, effectue des mouvements ascendants et descendants au-dessus de l'abdomen, tout en maintenant une balle de tennis de table entre le pouce et l'index (**A.**). Le graphique représente temporellement la force de préhension (*grip force*), la force de charge (*load force*) et la position verticale (*position*) de l'objet saisi (**B.**). Le couplage force de charge et force de préhension a été observé lors du transport de la balle de tennis de table. *D'après Kawato et al. 2003.*

Figure 8. Apprentissage de type 'Use-dependent', *par Diedrichsen et al. (2010).* Les 15 premiers essais correspondent à des mouvements actifs. Les mouvements sont ensuite passifs et guidés par le robot, à $\pm 8^\circ$ du mouvement initial (selon les essais). Au bout de 15 mouvements passifs, il est demandé aux sujets d'effectuer de nouveau des mouvements actifs.

Les résultats montrent une déviation des mouvements volontaires dans les directions des mouvements précédemment induits par le robot.

Figure 9. Stimulation Magnétique Transcrânienne. Une stimulation est envoyée au niveau du cortex moteur (ici, représentation corticale du 1er interosseux dorsal). Le potentiel de stimulation traverse l'ensemble de la voie corticospinale et une réponse (le potentiel moteur évoqué) est enregistrée au niveau du muscle (grâce à un enregistrement électromyographique). Son amplitude donne des indications de l'excitabilité de la voie corticospinale.

Figure 10. Exemple de la représentation corticale des muscles des doigts évoluant au cours de 5 jours de pratique physique pour la main entraînée (Trained Hand), pour la main non entraînée (Untrained Hand) ainsi que pour un sujet du groupe contrôle (Control Subject) qui ne s'est pas entraîné. *D'après Pascual-Leone et al. 1995.*

Figure 11. (A.) Paradigme expérimental avec le principe d'enregistrement des mouvements du pouce induits par SMT. (B.) Exemple type de résultats avec les mouvements évoqués par SMT avant l'entraînement ('*Pretraining*'), direction des mouvements à effectuer pendant l'entraînement ('*Training*') et changements directionnels des mouvements évoqués par SMT après 30 minutes d'entraînement ('*Posttraining*'). Les résultats montrent qu'après l'entraînement ('*Posttraining*'), les mouvements induits par la SMT se sont décalés en direction du mouvement utilisé lors de l'entraînement. Au fur et à mesure des stimulations, la direction redevient similaire à la direction initiale ('*Pretraining*'). *D'après Classen et al. 1998.*

Figure 12. Méta-analyse des activations corticales observées au cours de l'imagerie motrice, *d'après Hétu et al., 2013.* Des activations corticales sont observées au niveau du cervelet (CB), du lobe pariétal inférieur (IPL) et supérieur (SPL), du gyrus précentral (PcG), du gyrus frontal inférieur (IFG) et médial (MfG) et de l'aire motrice supplémentaire (SMA).

Figure 13. Schéma de l'augmentation de l'excitabilité corticospinale observée au cours de l'imagerie motrice, comparativement au repos. *D'après Grosprêtre et al. 2015.*

Figure 14. Variation du niveau de résistance cutanée avant (phase de relaxation) et après (phase d'activation) l'apparition d'un stimulus marquant le début d'une action. *D'après Collet et al. 1994.*

Figure 15. Variation du niveau de conductance cutanée au cours de la simulation mentale de l'action. *D'après Collet et al. 2011.*

Figure 16. Echelle visuelle analogique utilisée dans la version révisée du questionnaire d'imagerie du mouvement (Movement Imagery Questionnaire revised) *d'après Hall et Martin., 1997.* Mesure de l'imagerie visuelle (**A.**) et de l'imagerie kinesthésique (**B.**).

Figure 17. Corrélation entre le score obtenu à l'Index d'Imagerie Motrice (MII score) et l'amplitude des Potentiels Moteurs Evoqués (MEPs) enregistrés pendant l'imagerie motrice. *D'après Lebon et al., 2012.*

Figure 18. Le mouvement induit par la SMT lors du pré-test est le mouvement en flexion/adduction. L'entraînement a donc été effectué en extension/abduction et une 'training target zone' (TTZ) qui représente une zone de 40° autour de la zone d'entraînement a été calculée. (B.) Corrélation entre la proportion de mouvements induits par SMT, en post-test, dans la TTZ, et l'âge. *D'après Sawaki et al. 2003.*

Figure 19. Etendue de la surface des aires motrices contrôlant les muscles tibiales antérieurs de patients avec une immobilisation unilatérale de l'articulation de la cheville, pour la jambe immobilisée et pour la jambe saine. *D'après Liepert et al. 1995.*

Figure 20. Paradigme expérimental d'une étude visant à étudier l'amélioration de la performance motrice sur une tâche de vitesse/précision (**A.**). Résultats relatant l'amélioration de la performance motrice essai par essai pour le groupe bénéficiant d'une pratique physique (**B.**) et pour le groupe bénéficiant d'une pratique mentale (**C.**). *D'après Gentili et al. 2010.*

Figure 21. Réorganisations corticales mesurées après un entraînement physique (physical practice) et un entraînement mental (mental practice). Dans les deux cas, les résultats montrent un élargissement de la carte corticale dédiée aux muscles des doigts de la main entraînée. *D'après Pascual-Leone et al. 1995.*

Figure 22. Modèle d'adaptation neuronale faisant suite à un entraînement mental. *D'après Ruffino et al. 2016.*

● **CONTRIBUTION EXPERIMENTALE**

ETUDE 1

Figure 23. Dispositif expérimental. Pour la tâche principale, les participants déplaçaient les bâtonnets des chiffres vers les lettres dans un ordre défini, puis des lettres vers la boîte 1. Pour la tâche de transfert, les participants déplaçaient les bâtonnets des lettres vers les chiffres dans un ordre défini, puis des chiffres vers la boîte 2.

Figure 24. Procédure expérimentale. Les deux groupes effectuaient une tâche principale et de transfert, en pré- et post-test. Le groupe Entraînement mental a répété mentalement la tâche principale. La capacité à imaginer a été évalué avant l'entraînement avec le MIQ-R, et pendant l'entraînement par l'estimation de la qualité d'imagerie du mouvement principal. Le groupe Contrôle a visionné un film non demandant cognitivement.

Figure 25. Durées moyennes (+erreur standard) des mouvements enregistrées lors des pré- et post-test de la tâche principale (**A.**) et de la tâche de transfert (**B.**), pour chaque groupe. La durée d'exécution a diminué pour les deux tâches uniquement pour le groupe Entraînement Mental. ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, NS: non significatif.

Figure 26. Evolution de la durée moyenne des mouvements imaginés pour chaque bloc (+erreur standard). La durée des mouvements imaginés est plus courte pour les blocs 3 et 5 par rapport au bloc 1. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$.

Figure 27. Corrélation entre le pourcentage d'amélioration de la performance et le score obtenu au MIQ-R (**A.**) et le score obtenu à l'auto-estimation du bloc 1 (**B.**). Evolution de la corrélation entre le score obtenu à l'auto-estimation au cours de l'entraînement et le pourcentage d'amélioration de la performance. * $P < 0.05$.

ETUDE 2

Figure 28. Procédure expérimentale. Les quatre groupes réalisaient trois essais, en pré- et post-test, sur le NHPTm. Les deux groupes Entraînement mental ont répété mentalement la tâche. Les deux groupes Contrôle ont visionné un film non demandant cognitivement.

Figure 29. Score MIQ-R (revised version of Movement Imagery Questionnaire) pour les Groupes Entraînement Mental Jeunes et Agés (**A.**) et la moyenne des scores obtenus (moyenne des 5 blocs d'entraînement mental) à l'auto-estimation (**B.**).

Figure 30. Evolution de la durée d'exécution des mouvements au cours de Pré- et des Post-tests. Seuls les groupes ayant suivi un entraînement mental montrent une amélioration de la performance. ** : $p < 0.01$ et *** : $p < 0.001$.

Figure 31. Evolution de la durée d'exécution des mouvements au cours de Pré- et des Post-tests. * : $p < 0.05$; ** : $p < 0.01$ et *** : $p < 0.001$.

ETUDE 3

Figure 32. Dispositif expérimental (**A.**) et positionnement des marqueurs réfléchissants (**B.**) Les participants étaient assis, avec le bras droit reposant dans un dispositif permettant seulement des mouvements du pouce. L'analyse du mouvement a été réalisée grâce à sept caméras de capture du mouvement, enregistrant les déplacements de six marqueurs réfléchissants.

Figure 33. A. Procédure expérimentale. Après avoir déterminé l'intensité et le site de stimulation (paramètres SMT) nous avons réalisés, avant (Pré-test) et après (Post-test0) l'entraînement mental, 60 stimulations SMT induisant des mouvements du pouce, enregistrés grâce au système de capture du mouvement. Nous avons également effectués ces 60 stimulations 30 minutes (Post-test30) et 60 minutes (Post-test 60) après la fin de l'entraînement, uniquement pour le groupe entraîné à 110° . **B.** Représentation schématique des mouvements moyens induits par la SMT (en noir) et de la direction des mouvements à imaginer (en rouge) pendant l'entraînement pour chaque groupe. .).

Figure 34. Procédure expérimentale. Après avoir déterminé l'intensité et le site de stimulation (paramètres SMT) nous avons réalisés 60 stimulations SMT (Pré-test1) afin de déterminer le mouvement moyen du pouce induit par les stimulations. Le test d'attention spatial a ensuite été effectué (Pré-attention) ainsi qu'à la fin de la session expérimentale (Post-attention). Un second test SMT (Pré-test 2) a été réalisé avant l'entraînement (Préparation motrice), et un dernier juste après (Post-test.).

Figure 35. A. Déroulement des essais lors de l'entraînement en préparation motrice (direction définie en fonction du Pré-test1). Pour tous les essais, le participant se préparait à faire le mouvement le plus rapidement possible dans la direction indiquée par la flèche noire. Lorsque la flèche devenait rouge (dans 17% des essais), il devait bouger aussi vite que possible. **B.** Test d'attention spatiale, réalisé en pré- et en post-test. La position des points rouges a été définie en fonction du Pré-test1.

Figure 36. A. Angles moyens normalisés après l'entraînement mental pour le groupe 110°. L'histogramme (**A.**) et la cible (**B.**) représentent les angles moyens (\pm erreur standard) observés juste après (Post-test0), 30 minutes après (Post-test30) et 60 minutes après l'entraînement (Post-test60) pour le groupe imaginant une déviation d'angle de 110°. ** $P < 0.01$ et $P < 0.001$ par rapport aux Post-test30 et Post-test 60; ## : $P < 0.01$ par rapport au Pré-test.).

Figure 37. Angles moyens normalisés après l'entraînement mental pour les groupes 110°, 60° et 0°. L'histogramme (**A.**) et la cible (**B.**) représentent les angles moyens (\pm erreur standard) observés juste après l'entraînement mental (Post-test0). Une déviation par rapport au Pré-test est observée pour les groupes 100° et 60°. La déviation du groupe 110° est plus marquée que celle des groupes 60° et 0°. ** : $P < 0.01$ et *** : $P < 0.001$; # : $P < 0.05$ et ## : $P < 0.01$ par rapport au Pré-test.

Figure 38. A. Déviation moyenne (\pm erreur-standard) de l'angle observée après l'entraînement en préparation motrice. **B.** Temps de réaction (\pm erreur-standard) mesurés pour la tâche d'attention spatiale avant et après l'entraînement, pour les essais à +90° et à -90°. **C.** Evolution du temps de réaction (\pm erreur-standard) mesuré à chaque bloc pendant l'entraînement, pour les essais Go à +90° -90°. * : $P < 0.05$.

LISTE DES ABREVIATIONS

BB	Biceps Brachial
CC	Conductance Cutanée
EMG	Electromyographie
IIM	Index d'Imagerie Motrice
IRMf	Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle
MIQ-R	Revised version of Motor Imagery Questionnaire
NHPTm	Nine Hole Peg Test modifié
PAS	Paired-Associative Stimulation
PEM	Potentiel Evoqué Moteur
SMT	Stimulation par Magnétique Transcrânienne
SNA	Système Nerveux Autonome
SNC	Système Nerveux Central
TEP	Tomographie par Emission de Positron
TB	Triceps Brachial

●

INTRODUCTION GENERALE

●

A l'ère où notre société est exaltée par la performance, trouver de nouvelles manières de s'améliorer est devenu une priorité. La parfaite illustration de ce phénomène se retrouve dans le domaine sportif, dans lequel nous visons l'exploit, l'exceptionnel, le spectacle. Sans aborder tout ce qui peut se rapporter au dopage, beaucoup de méthodes ont vu le jour pour que ne cessent de s'accroître la performance humaine. Être bon est bien, être le meilleur est excellent, le but ultime. Et c'est parce que les méthodes conventionnelles ne suffisent plus à dépasser et surpasser notre adversaire que nous avons ce besoin d'innover constamment. L'innovation n'est pas seulement matérielle, par l'utilisation de nouveaux outils pensés et conçus pour accomplir des prouesses, mais elle peut également résider dans de nouvelles méthodes de stimulations.

Si nous prenions ce terme de 'stimulations' au sens large, nous pourrions développer un nombre incalculable de méthodes étudiées et utilisées. Dans le cas de nos travaux de recherche, nous nous sommes contentés de porter notre attention sur des méthodes de stimulation dites 'cognitivo-motrices'. Bien que longtemps dissociés, il apparaît aujourd'hui un indéniable lien entre les aspects cognitifs et les aspects moteurs. Dans ce concept de cognition motrice, l'élément central est l'action, laquelle est étudiée tant au niveau de sa préparation que de son exécution, du côté visible et du côté invisible. De ce fait, il apparaît essentiel, lorsque nous cherchons à améliorer nos performances, de ne pas se focaliser sur l'exécution *in fine*, mais d'attacher une importance toute particulière à la planification et à la programmation de l'action. De nombreux travaux de recherche, notamment en neurosciences cognitives, ont étudié les aspects centraux du mouvement, à travers diverses méthodes de 'mentalisation de l'action', dans le but commun de mieux les réaliser. L'observation de l'action, par exemple, du fait des corrélats neurophysiologiques évidents qu'elle présente avec le mouvement réel, a largement été étudiée pour l'amélioration des performances motrices. D'une manière similaire, et étant le thème central de ce travail de thèse, la simulation mentale d'une action, communément appelée imagerie motrice, a également largement été investiguée dans un même but. Les sportifs, par exemple, ont régulièrement recours à cette technique d'entraînement mental. Le skieur visualise la descente qu'il devra effectuer pour mémoriser tous les virages ; le basketteur simule mentalement son lancer franc avant de le tenter afin de définir la trajectoire à adopter ; le judoka imagine sa future attaque pour définir le meilleur moment pour la réaliser. Depuis plus d'une trentaine d'années, des chercheurs en psychologie du sport ont fait preuve de l'efficacité de la simulation mentale de mouvements pour augmenter les performances sportives (Feltz and Landers 1983; Driskell et al. 1994),

induisant par conséquent une augmentation considérable de son utilisation. Aujourd'hui, cette méthode a largement dépassé les frontières du domaine sportif, puisque d'autres études ont exposé les caractéristiques à respecter pour utiliser l'imagerie motrice avec succès, dans cinq disciplines : le sport, la médecine, la psychologie, l'éducation et la musique (Schuster et al. 2011). Utilisée seule, combinée à la pratique physique ou à d'autres méthodes de stimulation, l'imagerie motrice apparaît donc comme une méthode alternative et pertinente pour augmenter la performance motrice.

Bien que nos connaissances dans ce domaine soient riches, de nombreux aspects restent à explorer. Dans le cas des apprentissages par pratique physique, beaucoup de travaux se sont intéressés aux mécanismes comportementaux et neurophysiologiques permettant d'expliquer les processus d'apprentissage. Ce travail de thèse s'inscrit dans cette dynamique, avec pour objectif général de développer les connaissances concernant ces aspects comportementaux et neurophysiologiques liés à l'entraînement par imagerie motrice.

Dans la première partie de ce manuscrit, le *cadre théorique*, nous avons développé une revue de littérature décrivant les différentes théories et méthodes d'apprentissage. Nous avons abordé les processus comportementaux, notamment par l'analyse de la performance, mais également les processus neurophysiologiques, par les activations et modifications observées au niveau cérébral. Nous nous sommes ensuite consacrés à l'imagerie motrice, d'un point de vue d'abord général, pour ensuite traiter de son utilisation dans le cadre de l'apprentissage moteur. Dans la seconde partie de ce manuscrit, la *contribution expérimentale*, nous avons détaillé les trois expérimentations principales conduites au cours de cette thèse. La première étude a permis d'élargir nos connaissances sur le lien qui peut exister entre la capacité à imaginer un mouvement et l'amélioration des performances par entraînement mental. Dans la deuxième et la troisième étude, nous nous sommes intéressés à l'impact que peut avoir un entraînement mental sur la mémoire motrice. Plus précisément, la deuxième étude interroge les processus comportementaux d'amélioration de performance chez des personnes saines jeunes et âgées, tandis que la troisième évalue davantage les mécanismes de la plasticité cérébrale qui découlent d'un apprentissage par imagerie motrice. Enfin, dans une troisième partie, la *discussion générale*, nous nous sommes consacrés à approfondir l'analyse de nos résultats, en nous appuyant sur les théories de l'apprentissage moteur pour expliquer les bénéfices associés au travail mental.

●

CADRE THEORIQUE

●

I. L'apprentissage moteur

1. Contexte et généralités

Ecrire, jouer du piano ou s'entraîner au basketball sont des activités qui nécessitent un certain nombre de compétences motrices, également appelées habiletés motrices, et qui sont le fruit de nombreuses heures, voire de nombreuses années de pratique. Nos activités quotidiennes et notre interaction permanente avec l'environnement, nous permettent de développer, de manière implicite ou explicite, notre répertoire moteur. Nous pouvons ainsi améliorer nos aptitudes à interagir avec le monde qui nous entoure, afin de produire des mouvements appropriés et/ou optimaux.

« *L'apprentissage de compétences motrices se réfère à l'augmentation de la précision spatiale et temporelle des mouvements avec la pratique* ». (Willingham 1998)

Depuis les années 1970, plusieurs travaux sur l'apprentissage moteur ont vu le jour, conduisant à la proposition de nombreuses théories explicatives. Parmi les plus populaires et les plus anciennes, nous retrouvons la théorie de *l'apprentissage en boucle fermée* de Adams (1971) et la *théorie des schémas* de Schmidt (1975). Dans le cas de sa *théorie en boucle fermée*, Adams sous-tend que l'apprentissage se fait essentiellement par le biais des retours sensoriels. Ces retours sensoriels, s'avérant être une trace 'perceptive' du mouvement, seraient comparés à une trace dite 'de mémoire' qui aurait pour but la sélection et la production de mouvements. Des ajustements appropriés aux erreurs détectées par les retours sensoriels pourraient alors être mis en place afin de guider le mouvement vers son but. Cette théorie fait essentiellement référence à des mouvements lents. Au contraire, la *théorie des schémas* de Schmidt met l'accent sur le processus en boucle-ouverte des apprentissages moteurs. Ces derniers ne seraient pas élaborés par les retours sensoriels, mais davantage par l'existence de programmes moteurs généralisés, contenant des règles générales pour chaque classe spécifique de mouvements. La théorie de Schmidt s'applique davantage, contrairement à la théorie d'Adams, à des mouvements rapides. Une théorie dite 'écologique',

principalement opposée à la théorie de Schmidt, a été également proposée (Newell 1991). Elle fait référence à l'idée que chaque action motrice serait temporaire et émergente, et qu'elle serait la simple réponse d'un système à une demande environnementale.

Que ce soit par le biais de théories dites 'cognitives' ou 'écologiques', nombreuses ont été les propositions de modèles permettant d'expliquer les mécanismes de l'apprentissage. Par le développement et la connaissance de ces différentes théories, d'autres travaux se sont intéressés aux différentes stratégies d'apprentissage, qu'elles soient implicites ou explicites.

L'apprentissage moteur implicite est une méthode dans laquelle l'apprenant exécute un mouvement, souvent de façon répétée, sans avoir conscience de la technique ou de la méthode particulière associée à l'entraînement. Les apprentissages sont observables et mesurables, mais sans que l'amélioration de la performance motrice n'ait été explicitement provoquée. Expérimentalement, le paradigme de tâche de temps de réaction en série créé par Nissen et Bullemer en 1987 a permis d'expliquer précisément ce phénomène. Ce paradigme consiste en une tâche simple de temps de réaction avec différents choix possibles. Ces choix correspondent à des mouvements des doigts (index, majeur, annulaire ou auriculaire), lesquels doivent être effectués le plus rapidement possible sur un clavier en réponse à un stimulus visuel indiquant le doigt à bouger (Figure 1). La performance est donc mesurée par le temps de réaction enregistré entre l'apparition du stimulus visuel et la pression du doigt sur le clavier. Lors de cette tâche, des séquences répétitives spécifiques sont proposées aux sujets, à leur insu, leur permettant ainsi d'apprendre implicitement l'ordre des séquences, diminuant par conséquent leur temps de réaction (Robertson 2007; Hardwick et al. 2013). Cette tâche de temps de réaction en série met donc parfaitement en avant la capacité de notre système à s'améliorer sur une tâche donnée sans nécessairement faire appel à une stratégie explicite ou explicitée.



Figure 1. Tâche de temps de réaction en série. Exemple de stimulus visuel indiquant le doigt à bouger, i.e., le majeur. *D'après Robertson et al. 2007.*

Au contraire des apprentissages moteurs implicites, les apprentissages moteurs explicites font référence à la manière consciente d'apprendre les compétences nécessaires à la réalisation d'une action. De nombreuses études font généralement état de trois méthodes d'apprentissages, qui peuvent parfois s'avérer être complémentaires : l'apprentissage basé sur l'erreur, faisant souvent référence aux théories des modèles internes; l'apprentissage par renforcement; et l'apprentissage par répétitions. Nous allons donc aborder ces trois méthodes d'apprentissages sous l'angle comportemental et neurophysiologique.

2. Méthodes d'apprentissages

○ L'apprentissage basé sur l'erreur

L'apprentissage par le biais des erreurs est un principe fondamental de l'apprentissage de compétences motrices. Il repose sur l'ajustement de la commande motrice, faisant suite à la détection d'une erreur par un ou plusieurs systèmes sensoriels (Seidler et al. 2013). Afin de permettre la correction des erreurs détectées et la mise à jour de la commande motrice, nombreux sont ceux qui tendent à penser que l'apprentissage basé sur l'erreur s'appuierait sur des modèles internes prédictifs (Miall and Wolpert 1996; Diedrichsen et al. 2010).

L'apprentissage résulterait de la différence entre l'état futur (vitesse, position...) prédit par le modèle interne prédictif et l'état réel, donc de l'erreur. Ce qui conduit l'apprentissage est la réduction de l'erreur d'essai en essai.

L'origine de ce concept de modèles internes tient à la base des théories du contrôle moteur et de la robotique. Ce n'est que plus tard, à la fin des années 1980, que des chercheurs, notamment dans le domaine de la neurophysiologie, se sont intéressés à ces modèles. L'existence de ces derniers a été confirmée par des études comportementales ou par l'utilisation de technique de neuro-imagerie.

«Modèle interne : système qui imite le comportement d'un processus naturel».

(Wolpert et al. 1995)

De manière plus générale, la notion de ‘*modèle*’ fait référence au fait que notre cerveau est capable de modéliser l’interaction du monde physique avec nos systèmes sensoriels et moteurs. Cette modélisation est dite ‘*interne*’ car elle est intériorisée par le cerveau et implantée par des circuits neuronaux spécifiques. De manière générale, la littérature fait état de deux types de modèles internes (Figure 2, Wolpert and Ghahramani 2000) : le modèle interne inverse (*inverse model* ; Figure 2A) et le modèle interne prédictif (*forward model* ; qui comprend le modèle interne prédictif sensoriel, figure 2B ; et le modèle interne prédictif dynamique, figure 2C). Bien que, dans les trois cas, des paramètres communs comme l’état initial ou le contexte soient pris en compte, les processus divergent, et ce à différents niveaux.

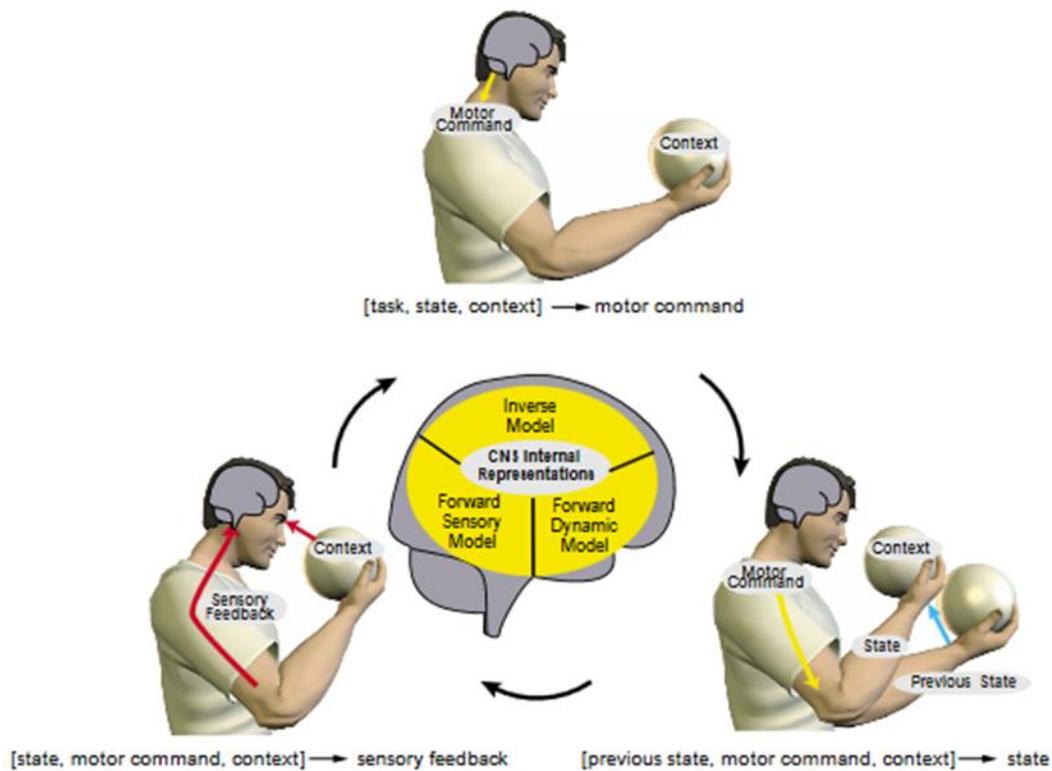


Figure 2. Modèle interne inverse (A.), modèle interne prédictif sensoriel (B.) et modèle interne prédictif dynamique (C.) d’après Wolpert and Ghahramani, 2000.

Le *modèle interne inverse* a pour rôle de fournir une commande motrice adaptée en fonction du mouvement désiré et de l'état courant du système (Wolpert et al. 1995). Notons que la relation causale entre la commande motrice et le mouvement est inversée. Si nous prenons l'exemple simple d'aller attraper une pomme placée devant nous (Figure 3), deux paramètres sont pris en compte par le modèle interne inverse pour atteindre l'objectif : tout d'abord la finalité de l'action, « *ce que je veux faire* » ; mais également l'état dans lequel je me trouve au moment où je veux réaliser cette action. Grâce à ces deux informations, le cerveau programme et envoie une commande motrice, adaptée à la fois à mon objectif mais également à l'état dans lequel je me situe.

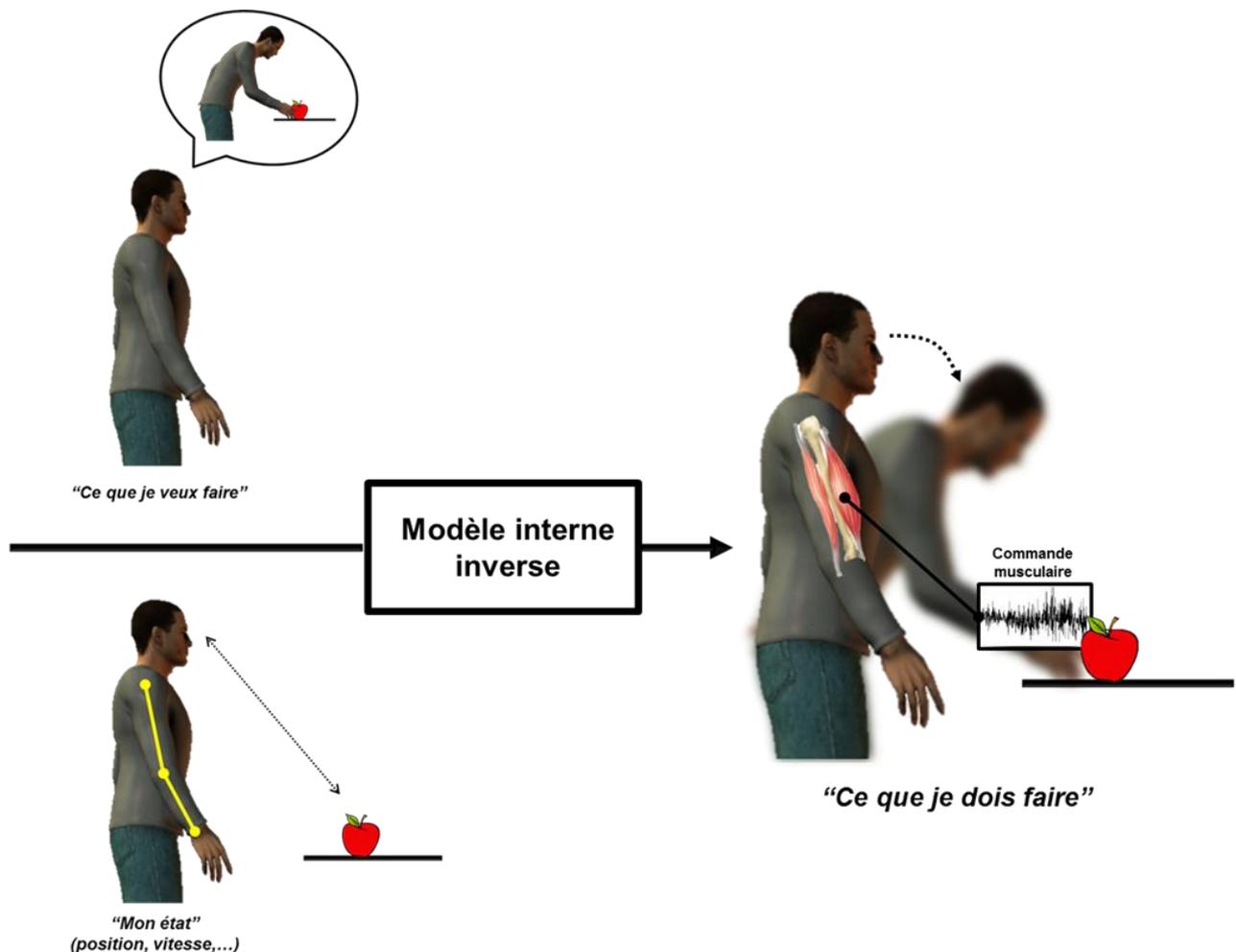


Figure 3. Schéma du modèle interne inverse. Une commande motrice adaptée (« *ce que je dois faire* ») est créée en fonction du mouvement désiré (« *ce que je veux faire* ») et de « *mon état* » (ma position, ma vitesse, ...).

De nombreuses études utilisant des paradigmes expérimentaux de mouvements de pointage du bras dans un environnement mécanique altéré ont pu mettre en évidence l'existence des processus inverses pour l'apprentissage moteur chez l'homme. Ceci a été montré initialement dans une étude de Shadmehr and Mussa-Ivaldi (1994) dans laquelle un robot a été utilisé pour appliquer un champ de force extérieur lors de mouvement de pointage du bras. Avant l'application d'un champ de force extérieur, les mouvements du bras en direction des cibles sont rectilignes (Figure 4.A). Lorsqu'une force latérale est appliquée par l'intermédiaire du robot, les mouvements sont déviés et distordus (Figure 4.B). Au fur et à mesure des répétitions, nous observons que les mouvements de pointage en direction des cibles deviennent de plus en plus rectilignes pour être, après quelques répétitions, de plus en plus semblables aux trajectoires des mouvements effectués.

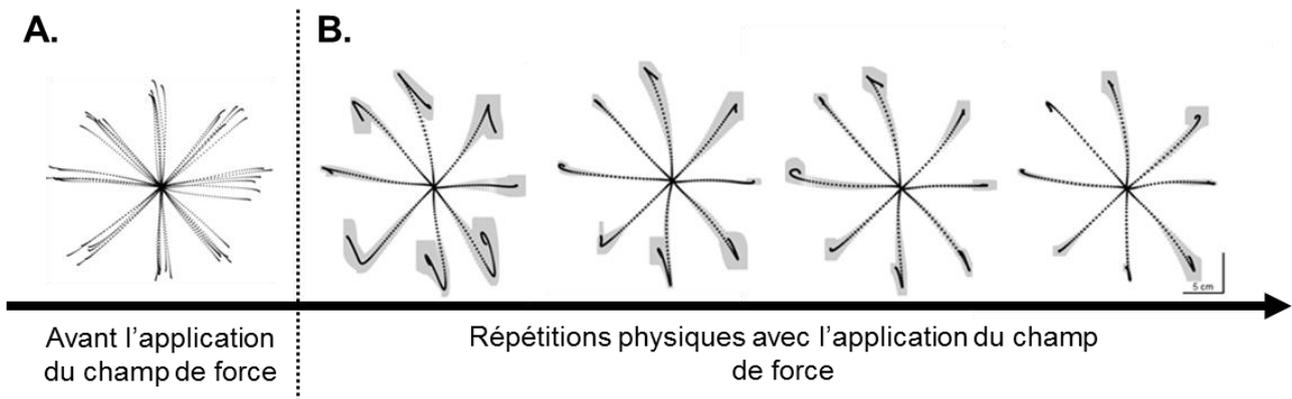


Figure 4. Trajectoires typiques des mouvements du bras avant l'application du champ de force par le robot (A.). Moyennes (\pm écarts-types) des trajectoires suite à l'application du champ de force (B.), au fur et à mesure des répétitions physiques (de gauche; premières répétitions, à droite; dernières répétitions). *D'après Shadmehr and Mussa-Ivaldi, 1994.*

Des résultats similaires, observés également dans des études utilisant la microgravité (Papaxanthis et al. 1998; Papaxanthis et al. 2005) ou la force de Coriolis (Lackner and Dizio 1994; Lackner and Dizio 1998) pour altérer la dynamique des mouvements de pointage du bras, mettent en évidence la présence d'un modèle interne inverse permettant d'adapter les mouvements aux nouvelles contraintes dynamiques de l'environnement. La commande sera

donc calculée en fonction de l'état courant du système (avec l'application du champ de force par le robot dans le cas de l'étude de Shadmehr et Mussa-Ivalidi 1994 par exemple) et du mouvement désiré. L'amélioration de la qualité des mouvements de pointage observée au fur et à mesure des répétitions sera alors le reflet d'une augmentation des performances motrices, basée sur l'amélioration du modèle inverse, suite à la détection d'une erreur, 'le signal professeur'.

Le *modèle interne prédictif* a pour rôle la prédiction de l'état futur en prenant en compte l'état actuel et la copie de la commande motrice. Il va pouvoir prédire l'état dynamique du système (modèle interne dynamique) ainsi que les conséquences sensorielles (modèle interne sensoriel). En d'autres termes, les informations acquises sur l'état du système et sur la commande motrice envoyée aux effecteurs vont permettre de simuler les conséquences dynamiques et sensorielles de l'action. De nombreuses informations sensorielles vont parvenir au cerveau, par le biais des divers récepteurs sensoriels et permettront ainsi une connaissance précise de la situation dans laquelle nous nous trouvons. En parallèle, des structures similaires dont nous évoquerons la localisation ultérieurement vont recevoir une copie de la commande motrice envoyée aux effecteurs musculaires, communément nommée 'copie d'efférence'. Notre système interne va alors comparer l'état du système et la commande motrice pour ainsi prédire les conséquences de cette commande en fonction de l'état courant du système (Figure 5).

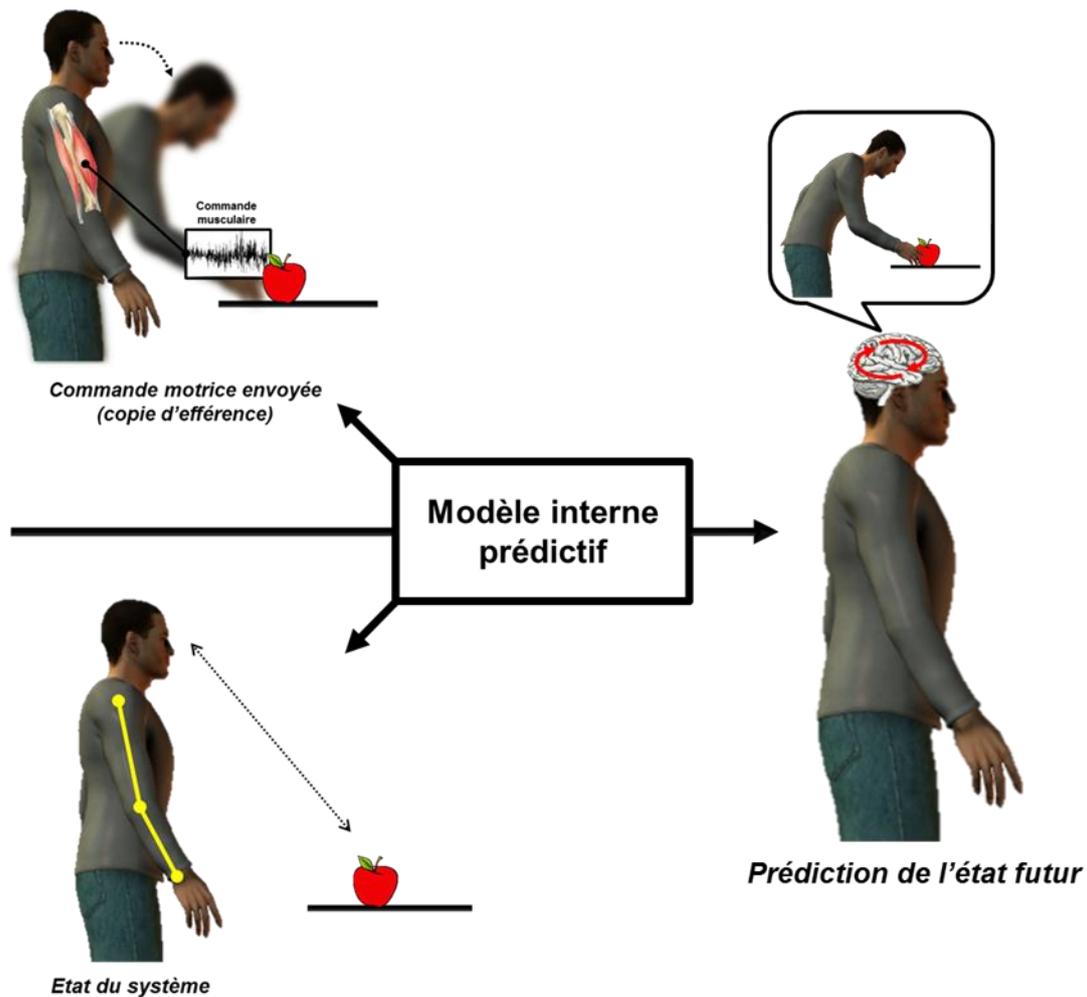


Figure 5. Schéma du modèle interne prédictif qui compare la commande motrice envoyée et l'état du système. Il pourra alors simuler les conséquences du mouvement et prédire l'état futur du système.

Dans le cas présenté dans la figure 5, aucune erreur n'est détectée par les systèmes sensorielles ; la commande motrice est en parfaite adéquation avec l'état du système, dans le but de répondre à l'objectif visé, i.e., attraper la pomme. Cependant, cette simulation par le biais du modèle interne prédictif peut permettre, en cas de détection d'erreur quelconque, d'ajuster la commande motrice pour adapter le mouvement en fonction de l'état du système. Si, par exemple, nous nous apercevons par le biais de retours visuels que la pomme a roulé, la commande motrice envoyée ne permettra plus de répondre efficacement à l'objectif fixé. Le modèle interne prédictif, après avoir simulé et prédit les conséquences de l'action en fonction

de l'état du système, va détecter l'erreur et ainsi pouvoir modifier la commande motrice en fonction de ce nouvel état du système courant (Figure 6).

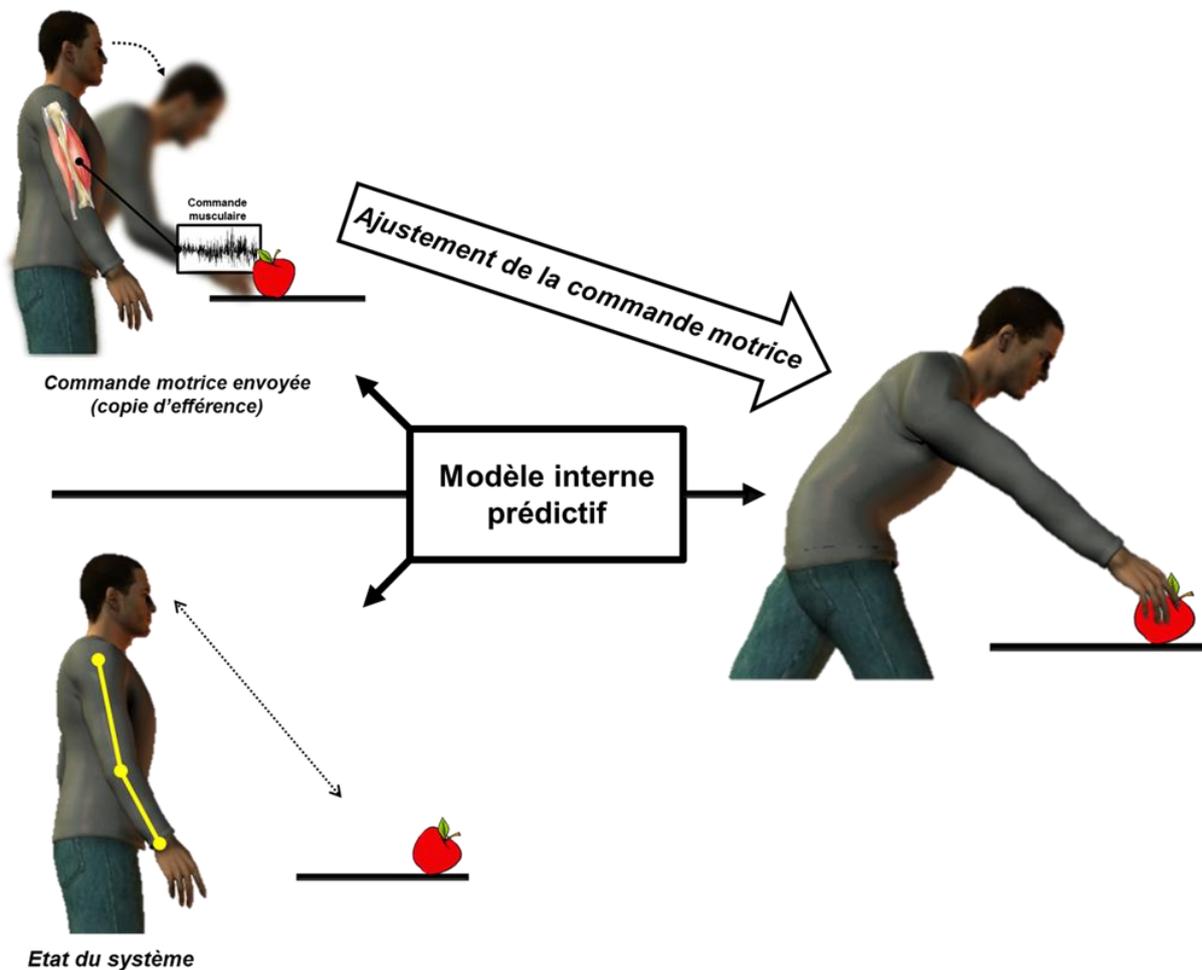


Figure 6. Schéma du modèle interne prédictif. Ce dernier détecte une différence entre la commande motrice envoyée et l'état présent du système. Il envoie alors une nouvelle commande motrice adaptée à l'état nouveau du système.

Dans la littérature, des paradigmes expérimentaux analysant la force de préhension lors de manipulation manuelle d'objets pour faire preuve de l'existence des modèles internes prédictifs ont été utilisés (Figure 7, Flanagan et al. 1995b; Flanagan et al. 1995a; Flanagan and Wing 1997; Augurelle et al. 2003; Kawato et al. 2003). Les résultats ont mis en évidence une anticipation des modifications de la charge de l'objet lors de son déplacement. La force

de préhension se révèle alors être prédictive des futures modifications de cette charge. Notre cerveau ferait donc appel à un modèle interne prédictif permettant d'anticiper les modifications de charge des objets liés au mouvement.

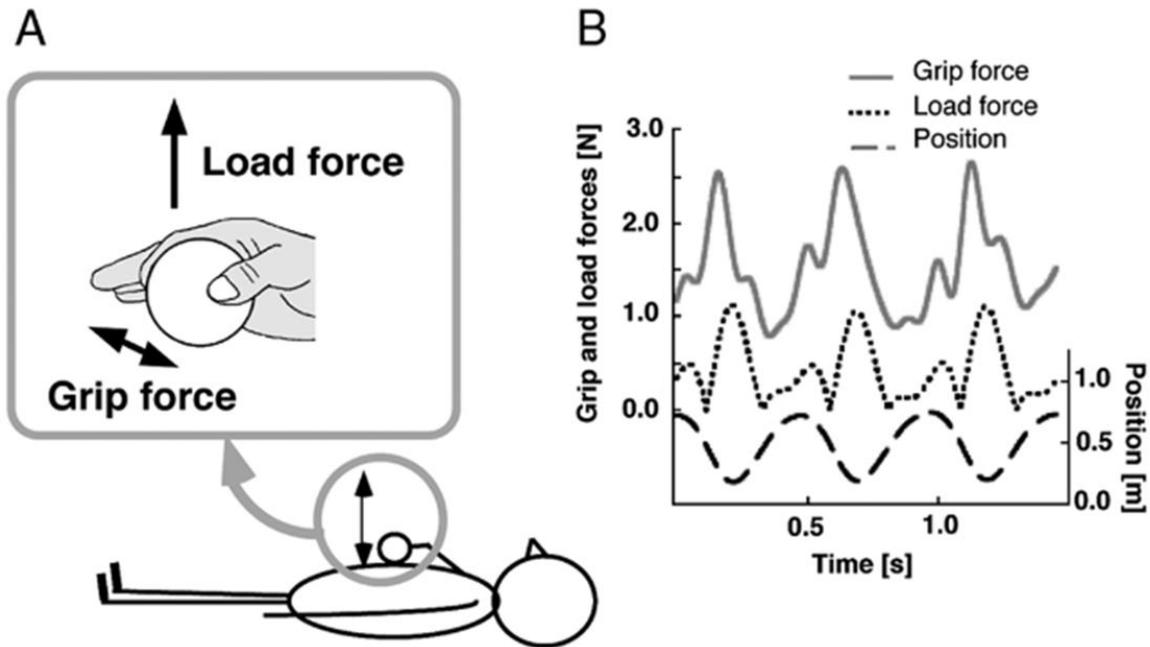


Figure 7. Paradigme expérimental étudiant le couplage force de charge (*grip force*)/force de préhension (*load force*). Le sujet, en position couchée, effectue des mouvements ascendants et descendants au-dessus de l'abdomen, tout en maintenant une balle de tennis de table entre le pouce et l'index (A.). Le graphique représente temporellement la force de préhension (*grip force*), la force de charge (*load force*) et la position verticale (*position*) de l'objet saisi (B.). Le couplage force de charge et force de préhension a été observé lors du transport de la balle de tennis de table. D'après Kawato et al. 2003.

De nombreuses études ont mis en avant l'existence de ces deux modes d'apprentissages basés sur des modèles, et dans la majorité des cas, sur la détection d'une ou plusieurs erreurs, tant pour le modèle interne inverse que le modèle interne prédictif.

Cependant, la correction de la commande motrice par le biais des modèles internes et faisant suite à la détection d'une erreur ne serait permise que pour des mouvements connus,

pour lesquels nous avons une certaine expérience. Lorsque nous apprenons quelque chose de totalement nouveau, comme par exemple lorsqu'un enfant fait son premier lancer au basketball, la nouveauté du geste ne permet pas d'avoir, au préalable, construit un modèle (Donchin et al. 2003; Shadmehr et al. 2010a). Dans ce cas, la commande motrice sera adaptée en réduisant progressivement les erreurs, au fur et à mesure des essais. Le modèle va ainsi pouvoir se construire en présence du résultat. De nombreuses études sur l'adaptation visuo-motrice ainsi que sur l'adaptation à des champs de force ont étudié les mécanismes de l'apprentissage basé sur les erreurs (Shadmehr and Mussa-Ivaldi 1994).

En marge de ces évidences comportementales, des études se sont attachées à identifier les sites d'activations corticales et sous-corticales permettant l'apprentissage par le biais d'erreurs. Dans la littérature, de nombreux résultats s'entendent à démontrer l'importance du rôle du cervelet dans ce type d'apprentissage (Martin et al. 1996; Maschke et al. 2004; Chen et al. 2005; Diedrichsen et al. 2005). En effet, une altération importante des capacités d'adaptation et d'apprentissage 'rapide' chez les patients souffrant de lésions cérébelleuses est souvent observée (Diedrichsen et al. 2005; Smith and Shadmehr 2005; Morton and Bastian 2006; Tseng et al. 2007; Golla et al. 2008). Par exemple, pour des tâches de tirs et de pointages dans lesquelles étaient intégrées des perturbations visuo-motrices, Tseng et al. (2007) ont montré un déficit d'adaptation pour des patients souffrant de lésions cérébelleuses congénitales comparativement à des sujets sains, malgré la présence d'erreurs systématiques. Galea et al. (2010) ont montré qu'appliquer des stimulations de courant électrique direct au niveau du cervelet, chez des personnes saines, lors de tâches d'adaptations pouvait justement favoriser cette adaptation.

L'apprentissage induit suite à la détection d'erreurs a de nombreuses fois montré son efficacité, avec un rôle prépondérant du cervelet dans ce type d'adaptations. Seulement, lors de ces processus d'apprentissage et d'adaptation, une performance présentant une erreur nulle peut être atteinte, ne permettant alors plus l'utilisation de cette méthode d'apprentissage pour continuer d'accroître nos performances.

○ *L'apprentissage par renforcement*

Lors d'un entraînement, et à force d'essais et de corrections, l'erreur diminue jusqu'à devenir nulle. Pourtant, améliorer sa performance est encore possible. Nous pouvons augmenter la vitesse de nos mouvements, ou en modifier la trajectoire afin de les rendre plus efficaces. Nous avons donc toujours la possibilité de nous améliorer, sans que l'erreur ne puisse être vectrice de cet apprentissage.

L'apprentissage par renforcement, i.e., par le biais de processus motivationnels différents de ceux utilisés lors de l'apprentissage par l'erreur (Wolpert et al. 2001; Wolpert et al. 2011), est également moteur d'amélioration de la performance.

« Dans l'apprentissage par renforcement, pour chaque entrée et sortie du système d'apprentissage, l'environnement fournit des commentaires sous forme de récompense ou de punition. ». (Wolpert et al. 2011)

Pour qu'il y ait apprentissage, il n'est pas alors nécessaire d'avoir des indications précises sur la performance précédemment réalisée, mais d'avoir simplement des informations, qu'elles soient positives ou négatives, sur le comportement global. Contrairement à un signal d'erreur vectoriel, les signaux de renforcements tels que le succès ou l'échec dans une tâche sont intrinsèques, et ne donnent donc pas d'information précise sur le changement requis pour s'améliorer. Si l'on reprend l'exemple du pointage de cibles, nous pourrions avoir comme information la réussite ou l'échec de l'essai, en fonction par exemple de la vitesse d'exécution de la tâche, sans pour autant avoir d'information sur le changement de direction qui serait nécessaire pour observer une nette amélioration de la performance. Cependant, bien que l'apprentissage par renforcement soit efficace, il tend à être plus lent que l'apprentissage par erreur, puisque les signaux de récompense ou de punition fournissent moins d'informations qu'un signal d'erreur.

Bien que peu d'études se soient intéressées à l'apprentissage basé sur des signaux de renforcement tels que le succès ou l'échec, quelques résultats ont montré l'efficacité de cette méthode (Madelain et al. 2011; Izawa et al. 2011). Par exemple, Madelain et ses collaborateurs ont testé l'efficacité de ce type d'apprentissage sur le contrôle des saccades oculaires. La saccade oculaire est certainement le mouvement le plus rapide dont nous sommes capables. Elle nous permet de ramener de façon rapide et précise l'image des objets d'intérêt sur la fovéa, zone centrale de notre rétine. Dans cette étude, une amélioration concernant le contrôle de ces saccades oculaires était visée. Pour atteindre cet objectif, les auteurs n'ont pas souhaité solliciter l'erreur rétinienne, classiquement utilisée comme retour d'information (qui correspondrait à un apprentissage par erreur), mais ils ont utilisé des signaux arbitraires, pour indiquer uniquement le succès ou l'échec des essais, en fonction de l'amplitude des saccades. Les résultats montrent que même en l'absence d'information sur l'erreur rétinienne, une simple connaissance du résultat de la tâche peut induire un changement dans l'amplitude et le contrôle des saccades oculaires. D'autres travaux ont également montré que l'utilisation de signaux de récompense arbitraires, tels qu'une récompense monétaire visuelle, favoriserait l'apprentissage de compétences motrices (Abe et al. 2011; Huang et al. 2011).

Comme pour les données comportementales, très peu de recherches se sont intéressées à la compréhension des mécanismes neurophysiologiques sous-jacents d'un apprentissage par renforcement. Luft and Schwarz (2009) ont cependant mis en évidence la possible connexion entre l'aire tegmentale ventrale, qui reçoit notamment les signaux de satisfaction, et le cortex moteur primaire, par une projection dopaminergique. En effet, la simulation d'une perturbation au niveau de ces projections entraînerait un déficit profond dans l'acquisition de compétences motrices.

○ *L'apprentissage par répétitions*

Contrairement aux méthodes d'apprentissages évoquées précédemment, l'apprentissage par répétitions, ou 'd'usage', montre que de simples mouvements répétés en direction d'une cible, qu'ils soient actifs ou passifs, peuvent conduire à de meilleurs mouvements dans cette même direction, et ce sans détection d'erreur, ni présence de récompense ou de punition.

«*L'apprentissage dépendant des répétitions se réfère aux modifications neuronales ou comportementales induites par la simple répétition de mouvements en l'absence d'erreur systématique.* ». (Diedrichsen et al. 2010)

Dans la plupart des études, la mise en avant de ce type d'apprentissage a été permise grâce à des paradigmes expérimentaux dont l'objectif était de modifier, par exemple, la trajectoire d'un mouvement par simple répétitions de ce dernier, sans qu'il n'y ait eu au préalable de détection d'erreur. Autrement dit, il est simplement demandé aux sujets de réaliser un mouvement de manière répétée, de façon active ou passive, afin d'en modifier les propriétés. Dans leur étude, Diedrichsen et al. (2010) ont eu recours à l'utilisation d'un robot pour mesurer l'efficacité d'un apprentissage par simple répétition de mouvements. Ils ont dans un premier temps demandé aux sujets d'effectuer quinze mouvements de pointage en direction d'une cible assez large (Figure 8A). A la suite de ces mouvements actifs, quinze nouveaux mouvements, cette fois-ci passifs, ont été contraints par un robot. Selon les blocs d'essais, les mouvements étaient déviés soit de 8° vers la droite, soit de 8° vers la gauche, comparativement aux mouvements actifs. Il a ensuite été demandé aux sujets d'effectuer de nouveau des mouvements actifs, sans aucune contrainte. Les résultats montrent (Figure 8B) un effet de la déviation provoquée par le robot. En effet, directement après les mouvements passifs, nous pouvons observer une déviation des mouvements actifs dans la direction des mouvements qui ont été imposés dans les essais précédents. De plus, les sujets n'ont pas, pour la majorité d'entre eux, perçus de déviation de direction de leurs mouvements lors des répétitions passives. La simple répétition de mouvements, même passifs, permettrait donc de modifier les propriétés cinématiques de mouvements de pointage, et cela après seulement quinze répétitions.

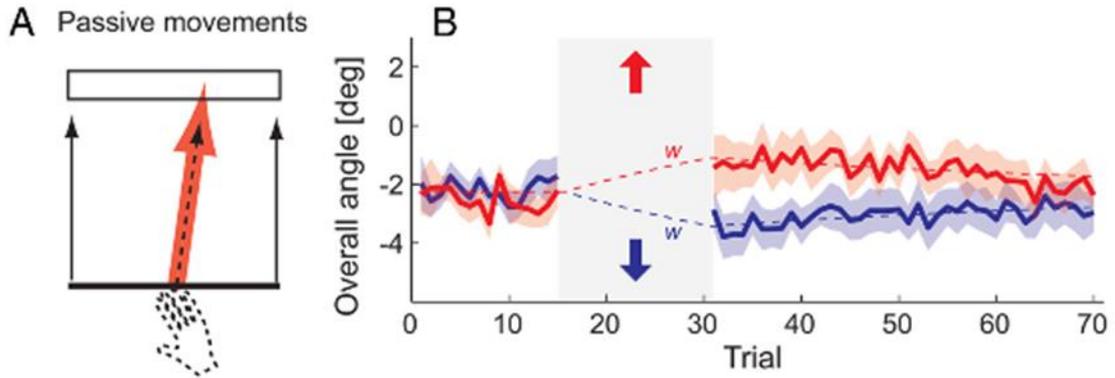


Figure 8. Apprentissage par répétitions, par Diedrichsen et al. (2010). Les 15 premiers essais correspondent à des mouvements actifs. Les mouvements sont ensuite passifs et guidés par le robot, à $\pm 8^\circ$ du mouvement initial (selon les essais). Au bout de 15 mouvements passifs, il est demandé aux sujets d'effectuer de nouveau des mouvements actifs. Les résultats montrent une déviation des mouvements volontaires dans les directions des mouvements précédemment induits par le robot.

Les études comportementales ne sont pas les seules à avoir montré des résultats probants concernant les apprentissages par répétitions. En effet, ce type d'apprentissage induit un phénomène de plasticité cérébrale observable notamment au niveau de l'aire motrice primaire, aire largement responsable du contrôle volontaire de nos mouvements (Sanes and Donoghue 2000; Hosp and Luft 2011).

«La plasticité cérébrale peut être définie comme la capacité de notre cerveau à modifier ses structures et/ou ses fonctions en réponse à des contraintes internes ou externes et à un objectif». (Kolb and Whishaw 1998)

Dans des apprentissages assez courts, par répétitions de mouvements, l'évaluation des réorganisations corticales au niveau de l'aire motrice primaire a souvent été mesurée par le biais de la Stimulation Magnétique Transcrânienne (SMT). Le principe de cette technique non douloureuse et non invasive est d'appliquer une stimulation magnétique sur une zone précise

de l'aire motrice primaire (en se référant généralement aux représentations somatotopiques du cortex moteur). Au contact des neurones pyramidaux, ce courant magnétique se transforme en courant électrique, permettant ainsi leur activation. Grâce à un enregistrement électromyographique réalisé en périphérie, directement sur le muscle controlatéral, il est possible d'évaluer l'excitabilité de la voie corticospinale (figure 9), cette voie allant des neurones pyramidaux de l'aire motrice primaire vers les motoneurones de la moelle épinière, et des motoneurones de la moelle épinière vers le muscle.

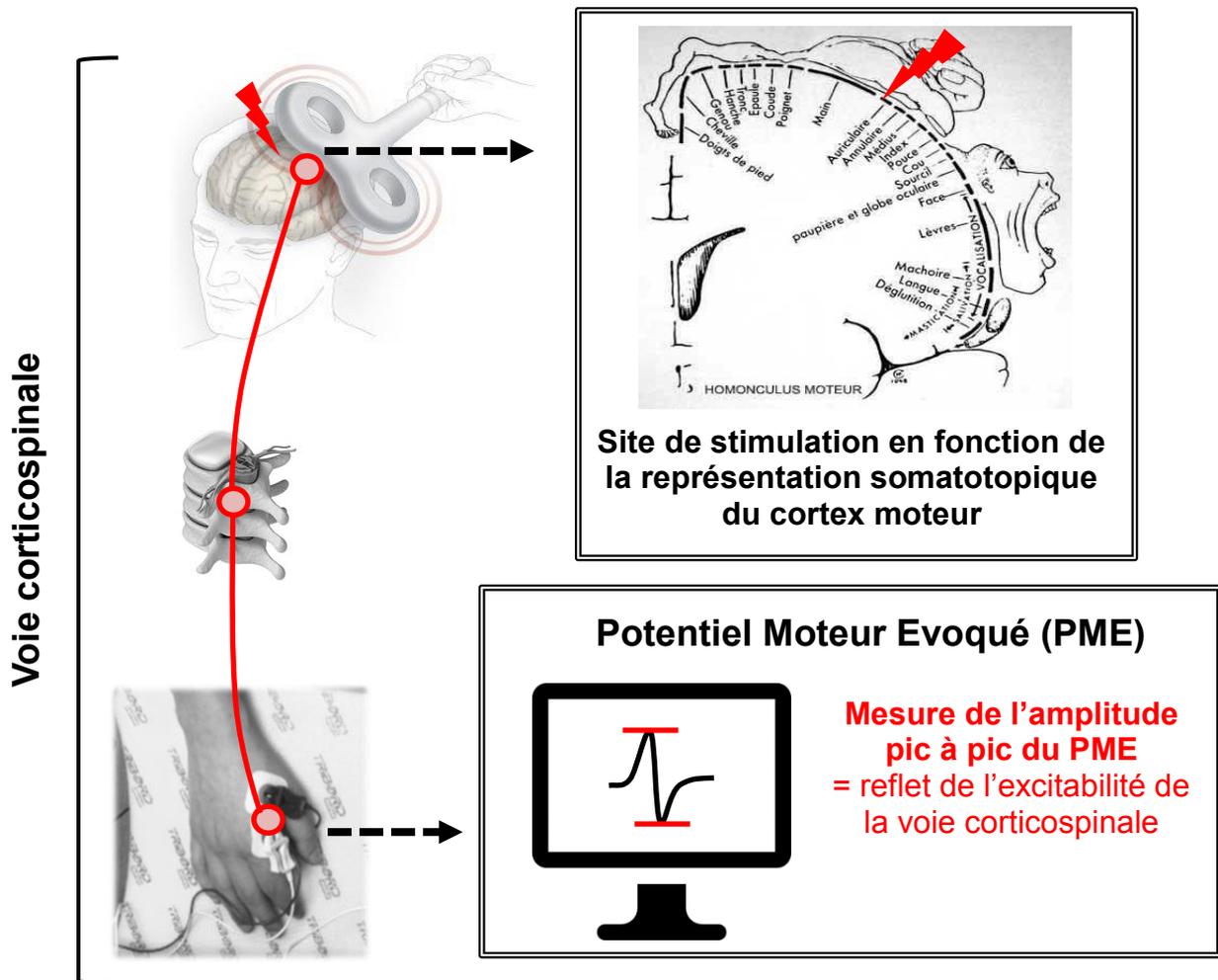


Figure 9. Stimulation Magnétique Transcrânienne. Une stimulation est envoyée au niveau du cortex moteur (ici, représentation corticale du 1^{er} interosseux dorsal). Le potentiel de stimulation traverse l'ensemble de la voie corticospinale et une réponse (le potentiel moteur évoqué) est enregistrée au niveau du muscle (grâce à un enregistrement électromyographique). Son amplitude donne des indications de l'excitabilité de la voie corticospinale.

Dans le cadre de l'évaluation de réorganisations corticales, cette technique est souvent utilisée en réalisant une carte corticale propre aux sujets. Par exemple, Pascual-Leone et al. (1995) ont évalué, grâce à la SMT, les réorganisations corticales faisant suite à un entraînement de mouvements des doigts au piano. Ils ont mesuré l'étendue de la carte corticale contrôlant les mouvements des doigts au niveau de l'aire motrice primaire, en balayant la zone ciblée, avant, pendant et après un entraînement. Les résultats montrent que, de jour en jour, la zone de l'aire motrice primaire permettant le contrôle des muscles des doigts s'est largement étendue (Figure 10), seulement pour le groupe et pour la main entraînée. Suite à de simples répétitions physiques de mouvements des doigts, nous pouvons observer un phénomène de plasticité cérébrale.

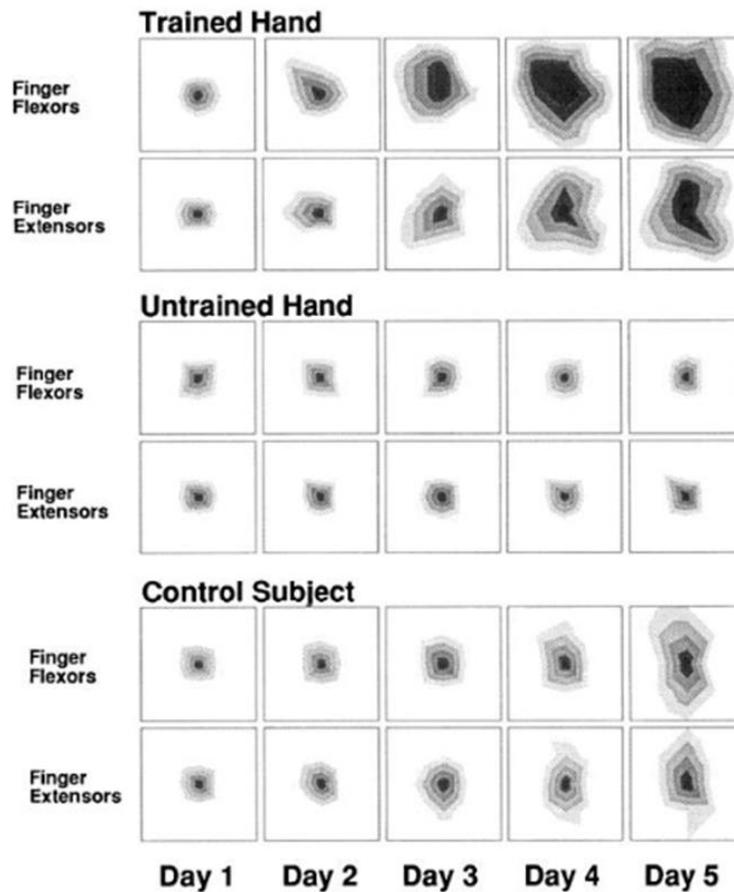


Figure 10. Exemple de la représentation corticale des muscles des doigts évoluant au cours de 5 jours de pratique physique pour la main entraînée (*Trained Hand*), pour la main non entraînée (*Untrained Hand*) ainsi que pour un sujet du groupe contrôle (*Control Subject*) qui ne s'est pas entraîné. Les résultats montrent un élargissement progressif de la carte corticale des muscles des doigts, uniquement pour le groupe entraîné et pour la main entraînée. D'après Pascual-Leone et al. 1995.

La SMT a été utilisée dans d'autres paradigmes expérimentaux dans lesquels les mouvements étaient contraints, visant également à évaluer les mécanismes de la plasticité cérébrale suite à un court entraînement (Classen et al. 1998; Bütefisch et al. 2000; Muellbacher and Ziemann 2001; Duque et al. 2007; Jones–Lush et al. 2010; Kantak et al. 2013). Dans l'étude de Classen (figure 11), la SMT a permis d'induire passivement, par la stimulation, des mouvements isolés du pouce de la main droite. Des stimulations étaient d'abord envoyées au niveau de la représentation corticale des muscles du pouce, sur l'aire motrice primaire controlatérale (*Pretraining*). Grâce à un accéléromètre, différents paramètres du mouvement, tels que la direction et l'amplitude, ont été enregistrés. Les auteurs ont ensuite demandé aux sujets de répéter des mouvements du pouce dans une direction différente de celle induite par la SMT. Par exemple, si un mouvement d'extension/abduction était induit lors du pré-test, le participant avait pour consigne d'effectuer des mouvements dans la direction opposée, en flexion/adduction (*Training*). A la suite de l'entraînement, des SMT étaient appliquées sur le même site de stimulation qu'en pré-test pour induire de nouveau des mouvements involontaires (*Posttraining*). Les résultats montrent que, juste après l'entraînement, les stimulations provoquant initialement des mouvements d'extension/abduction du pouce provoquaient alors des mouvements dans la direction de ceux répétés pendant l'entraînement (flexion/adduction). Bien que l'effet ne soit que transitoire (diminution de la déviation au fil du temps), ces résultats montrent que le simple fait de réaliser des mouvements dans une direction donnée peut modifier la commande des neurones pyramidaux stimulés.

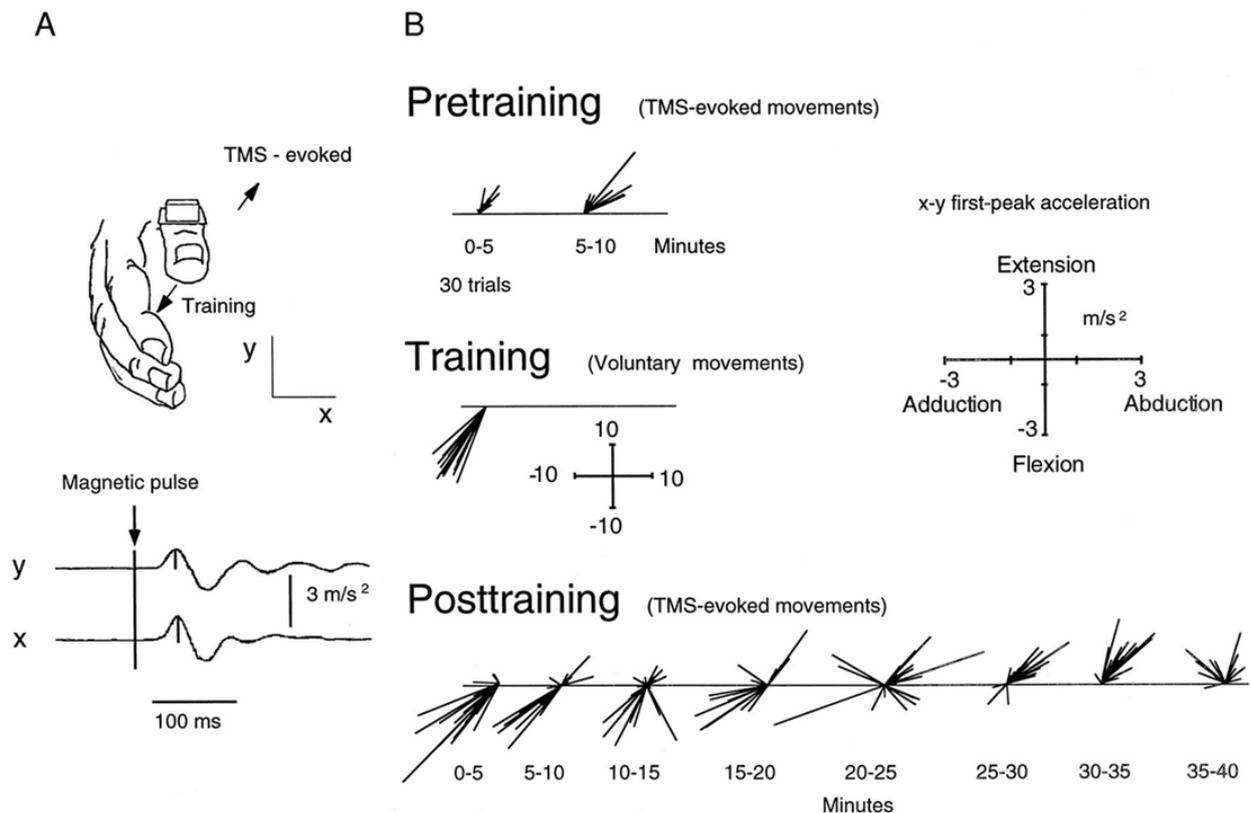


Figure 11. (A.) Paradigme expérimental avec le principe d'enregistrement des mouvements du pouce induits par SMT. (B.) Exemple type de résultats avec les mouvements évoqués par SMT avant l'entraînement ('Pretraining'), direction des mouvements à effectuer pendant l'entraînement ('Training') et changements directionnels des mouvements évoqués par SMT après 30 minutes d'entraînement ('Posttraining'). Les résultats montrent qu'après l'entraînement ('Posttraining'), les mouvements induits par la SMT se sont décalés en direction du mouvement utilisé lors de l'entraînement. Au fur et à mesure des stimulations, la direction redevient similaire à la direction initiale ('Pretraining'). D'après Classen et al. 1998.

3. Consolidation des apprentissages

Lors du précédent chapitre, nous avons vu que différentes méthodes s'offrent à nous pour apprendre de nouvelles habiletés motrices, et la présence d'erreurs et/ou de récompenses peut être vectrice de ces apprentissages. En plus de la construction de modèles internes propres à

des catégories de mouvements, la consolidation de nos acquis joue un rôle majeur dans nos apprentissages, nous permettant ainsi souvent de transformer ce que nous pourrions nommer comme étant une simple acquisition en un apprentissage robuste et durable.

Le terme ‘consolidation’, introduit il y a plus d’une centaine d’années, décrit la réduction de la fragilité d’une mémoire déclarative (mémoire pour un fait ou pour un évènement) après son encodage (Lechner et al. 1999; Robertson et al. 2004). Grâce à la consolidation, une nouvelle mémoire, initialement fragile, se transforme en une mémoire robuste et stable. Ce principe de consolidation peut bien évidemment s’appliquer à d’autres formes de mémoire, comme la mémoire procédurale ou mémoire motrice, qui correspond à la mémoire permettant l’acquisition de nouveaux comportements moteurs.

Le processus de consolidation des apprentissages moteurs se fait en plusieurs étapes. Avant de pouvoir observer une consolidation robuste, des mécanismes comportementaux et neurophysiologiques sont observables, à un stade que l’on pourrait qualifier de ‘stade précoce’ de la consolidation. Au cours de ce stade, la majorité des études ont montré l’implication de l’aire motrice primaire, ce qui en ferait une aire essentielle pour la consolidation motrice initiale (Kami et al. 1995). Nous avons d’ailleurs déjà abordé les modifications observables suite à un rapide apprentissage moteur au niveau de cette aire motrice, notamment grâce à la technique de la SMT (Pascual-Leone et al. 1995). en utilisant la SMT de manière répétitive pour induire une perturbation au niveau de l’aire motrice primaire, e.g. pour réduire son état d’excitabilité, Muellbacher et al. (2002) ont montré une réduction de l’amélioration de la performance et de la rétention. L’aire motrice primaire serait donc spécifiquement engagée dans les processus précoces de la consolidation des apprentissages moteurs.

Pour qu’une acquisition devienne robuste, et qu’elle soit considérée comme un apprentissage, les processus sont plus longs. Il apparait même que lors de ce processus de consolidation, notre cerveau engage de nouvelles régions cérébrales pour effectuer une même tâche (Shadmehr and Holcomb 1997). Cette consolidation, qui peut se produire en l’absence totale de pratique, par exemple entre deux sessions d’entraînement, est communément appelée dans la littérature *apprentissage sans pratique*. Il a longtemps été pensé que ce phénomène était dépendant du sommeil. Des études ont par exemple montré qu’après une nuit de sommeil faisant suite à un entraînement physique, nous pouvions observer une augmentation de 15 à

20% des performances dans une tâche de discrimination visuelle (Karni et al. 1994; Stickgold et al. 2001).

«Le terme ‘consolidation’ se réfère habituellement à la stabilisation et même à l’amélioration des traces mémorielles après leur acquisition initiale».
(Beat and Cock 2014)

Pourtant, il semblerait que ‘l’apprentissage sans pratique’ se produise également en l’absence de sommeil, et ce après un temps de repos d’au moins quatre heures (Muellbacher et al. 2002; Robertson et al. 2004).

Globalement, ‘l’apprentissage sans pratique’, faisant référence à ces processus de consolidation et de mémorisation des apprentissages, serait dépendant de nombreux facteurs, tels que l’intervalle entre les sessions, la nature de l’intervalle (période de sommeil ou d’éveil), ou encore le caractère implicite ou explicite des apprentissages. Dans leur revue de questions, Robertson et al. (2004) avaient d’ailleurs mis en avant deux points cruciaux à considérer lors d’un ‘apprentissage sans pratique’: l’importance d’avoir conscience de cet apprentissage ainsi que l’importance de l’intervalle de temps et/ou du sommeil.

L’analyse de ces différentes méthodes d’apprentissage nous a permis de mettre en évidence que pour apprendre, pour nous améliorer, pour nous adapter, le moyen le plus efficace réside dans le fait de répéter les gestes, que des erreurs soient détectées ou non. L’entraînement physique est donc primordial. Très souvent, les sportifs pour diversifier leur entraînement ou lorsqu’ils sont blessés et/ou immobilisés, font appel à d’autres méthodes, basées sur l’activité mentale, pour accroître leur performances, ou pour accélérer leur rééducation.

L’objet principal de cette thèse est alors d’étudier, du point de vue comportemental et neurophysiologique, l’apprentissage par pratique mentale.

II. L'imagerie motrice

1. Informations générales

a. Définition

Nous avons tous en tête l'image d'un sportif, qu'il soit skieur, kayakiste ou encore rugbyman, qui se prépare mentalement de longues secondes, de longues minutes, avant d'effectuer sa descente ou avant de tenter sa pénalité. Nous nous sommes tous retrouvés dans la situation où il nous a fallu nous remémorer le trajet parcouru entre notre voiture et notre appartement pour nous souvenir de l'endroit où nous étions garés. Et puis, que faisons-nous tous, même implicitement, avant un lancer de fléchettes ?

« *L'imagerie motrice peut se définir comme la représentation mentale d'un mouvement sans production concomitante de mouvement* ». Denis, 1989)

La simulation mentale d'un mouvement, qu'il soit passé ou futur, est le point commun entre ces différentes situations. Le skieur, avant d'effectuer réellement une descente, va simuler mentalement son action. Il va imaginer la position qu'il devra adopter pour chaque virage, en se concentrant de la position des bâtons jusqu'au degré de flexion de ses genoux. Lorsque nous devons trouver notre voiture, nous simulons mentalement le trajet et les actions effectuées au moment où nous nous sommes garés. Avant de lancer une fléchette, nous imaginons la trajectoire, et même parfois le geste parfait à effectuer pour atteindre notre objectif. Dans tous les cas présents, nous faisons appel à l'imagerie motrice afin d'atteindre notre objectif. Nous nous imaginons effectuer une action donnée (Decety 1996).

Dans le cas de ce travail de thèse, nous avons choisi de considérer uniquement l'imagerie motrice explicite, c'est-à-dire la simulation mentale d'actions de façon volontaire. Dans certaines études, l'imagerie motrice implicite est utilisée. En effet, des paradigmes expérimentaux spécifiques permettent d'induire la simulation mentale d'une action chez une

personne, sans que cette personne n'ait conscience de le faire. Les exercices de rotation mentale, dans lesquelles les personnes doivent, par exemple, indiquer si la main présentée à l'écran est une main droite ou une main gauche, illustrent parfaitement l'imagerie motrice implicite. En effet, pour pouvoir répondre, nous simulons mentalement et de manière inconsciente nos mains dans les positions présentées à l'écran, afin de nous permettre de les repérer dans l'espace.

Depuis ces trente dernières années, nombreuses sont les études dans le domaine des neurosciences, des sciences du sport, ou de la rééducation, qui ont montré une amélioration des performances motrices suite à un apprentissage par imagerie motrice. Les idées premières concernant l'imagerie motrice étaient que cette dernière reflétait en grande partie l'intention et la préparation du mouvement (Jeannerod 1995). Cependant, l'intention et la préparation du mouvement seraient des processus de représentations motrices non-conscientes, contrairement à l'imagerie motrice dont les représentations du mouvement seraient conscientes.

b. Modalités

Les modalités de l'imagerie motrice sont nombreuses, et sont généralement basées sur nos sens, allant par exemple de la proprioception à l'audition. Le choix de l'utilisation d'une ou plusieurs modalités dépend souvent de l'objectif fixé.

Pour définir la modalité utilisée, il est important de répondre à une première question: nous imaginons-nous effectuer un mouvement de façon externe ou de façon interne ? Dans le cas où nous choisissons d'imaginer un mouvement de façon externe (à la troisième personne), nous pouvons soit nous voir faire un mouvement de façon externe, comme si une caméra nous filmait dans le coin d'une salle de sport, soit voir faire une tierce personne, dans la même perspective. Au contraire, par la perspective interne (première personne), nous nous voyons faire un mouvement comme si la caméra était placée au niveau de nos yeux. Nous pouvons également associer à cette perspective des modalités dites « kinesthésiques ». Dans ce cas, les personnes s'attacheront davantage à simuler mentalement l'action en essayant d'éprouver des sensations kinesthésiques (contractions musculaires, amplitudes articulaires, etc.) semblables à celles ressenties lors de l'exécution réelle du mouvement et construites à partir de la proprioception.

2. Corrélats entre mouvement réel et mouvement imaginé

La conception de l'imagerie motrice se rapproche donc en grande partie du mouvement en soi, en s'affranchissant, *in fine*, l'exécution de ce mouvement. De ce fait, de nombreuses études se sont intéressées aux similitudes entre l'exécution réelle d'un mouvement et sa simulation mentale, à la fois au niveau comportemental et neurophysiologique.

a. D'un point de vue comportemental

De par l'impossibilité d'analyser les paramètres cinématiques d'un mouvement mentalement simulé, nombreux sont les chercheurs qui se sont intéressés à une autre variable permettant d'étudier les similitudes comportementales entre mouvement réalisé et imaginé : leur durée. Le paradigme de la chronométrie mentale est alors utilisé, visant à mesurer le temps nécessaire pour imaginer et exécuter un mouvement. Si nous considérons qu'un mouvement imaginé doit se rapprocher au maximum des caractéristiques de ce même mouvement réalisé, l'isochronie devrait être préservée. Cette congruence temporelle a été étudiée et vérifiée pour de nombreux types de mouvements (pour revue, voir Guillot and Collet 2005).

Dans le cas de mouvements simples, comme lors de tâches graphiques telles que l'écriture ou le dessin, Decety et Michel (1989) ont rapporté des durées similaires pour des mouvements imaginés et exécutés. Dans une étude analysant des mouvements du bras, dans laquelle la direction des mouvements pouvait varier, Papaxanthis et al. (2002b) ont également montré une congruence temporelle entre les deux types de mouvements. Dans cette même étude, des similitudes temporelles ont également été observées lorsqu'un poids, modifiant la masse du bras, était appliqué lors de l'imagination et l'exécution du mouvement. Il semblerait alors que, même avec l'ajout de contraintes inertielles ou gravitationnelles, la durée des mouvements imaginés corresponde à la durée des mouvements réalisés physiquement, faisant preuve de notre capacité à intégrer ces différentes contraintes même lorsque nous nous contentons de simuler mentalement une action.

Concernant la marche, activité quotidienne par excellence, les résultats sont similaires. Plusieurs études (Papaxanthis et al. 2002a; Skoura et al. 2005; Schott and Munzert 2007) ont

montré que la durée nécessaire pour imaginer parcourir la distance était similaire à la durée nécessaire pour la parcourir réellement. Le principe de l'isochronie semble donc valable pour des mouvements appris, comme l'écriture, le dessin ou le pointage, mais également pour des mouvements automatisés comme la marche.

De plus, l'imagerie motrice étant particulièrement étudiée et utilisée dans le domaine sportif, de nombreux résultats montrent également cette congruence temporelle dans des activités sportives telles que le canoë-kayak (MacIntyre and Moran 1996) ou le patinage de vitesse (Oishi et al. 2000b). Ce résultat est d'autant plus marqué pour des sportifs experts que pour des novices (Reed 2002; Guillot and Collet 2005).

Cependant, le respect de cette congruence temporelle semble présenter ses limites. En effet, certaines études ont montré que l'isochronie pouvait être altérée, par des contraintes environnementales ou par la difficulté de la tâche, par exemple (Louis et al. 2008). Dans ce cas, nous observons soit une surestimation, soit une sous-estimation de la durée des mouvements imaginés comparativement à la durée des mouvements réels. Par exemple, lors de tâches simples à imaginer ou pour des sportifs utilisant régulièrement l'imagerie motrice, une sous-estimation de la durée d'imagerie a pu être observée (Calmels and Fournier 2001). En effet, imaginer les futurs mouvements à réaliser faisant partie d'une routine de pré-compétition, les athlètes avaient tendance à imaginer plus rapidement les mouvements qu'ils n'allaient pouvoir les exécuter.

L'étude de la chronométrie mentale est un paramètre facilement mesurable et donnant de bonnes indications sur le respect des contraintes temporelles liées au mouvement. Cependant, il est intéressant d'étudier d'autres paramètres, physiologiques ou neurophysiologiques, communs aux mouvements réalisés et imaginés.

b. D'un point de vue neurophysiologique

La précision des mouvements mentalement simulés résiderait donc en partie dans notre capacité à reproduire des temporalités similaires entre mouvement imaginé et réalisé. Outre ce paramètre comportemental, de nombreuses études se sont intéressées aux similitudes qui

pouvaient exister entre mouvement réalisé et imaginé, que ce soit au niveau du SNC, par les activations cérébrales et corticospinales, ou au niveau du système nerveux autonome, par les activités neurovégétatives.

a. Activations corticales

Afin d'étudier l'activation des aires corticales au cours de l'imagerie motrice, et d'en mesurer les similitudes et différences avec l'exécution motrice, de nombreuses techniques ont été utilisées, telles que l'Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf), la Tomographie par Emission de Positron (TEP), ou encore la Stimulation Magnétique Transcrânienne (SMT).

Premièrement, les deux méthodes de neuro-imagerie que sont l'IRMf ou la TEP ont mis en avant plusieurs activations corticales communes (pour revues, voir Grèzes and Decety 2001; Héту et al. 2013, figure 12). Au niveau du cortex préfrontal, nous observons au cours de l'imagerie motrice une activation de l'aire motrice supplémentaire et du gyrus frontal inférieur et médial, zones activées pendant l'exécution motrice (Roland et al. 1980; Fox et al. 1987; Stephan et al. 1995). Concernant le cortex pariétal, des activations similaires sont observées au niveau du lobe pariétal inférieur, supérieur et du gyrus supra-marginal. D'autres études ont également montré l'activation de régions directement impliquées dans la sélection du programme moteur, comme les ganglions de la base, le putamen et le pallidum.

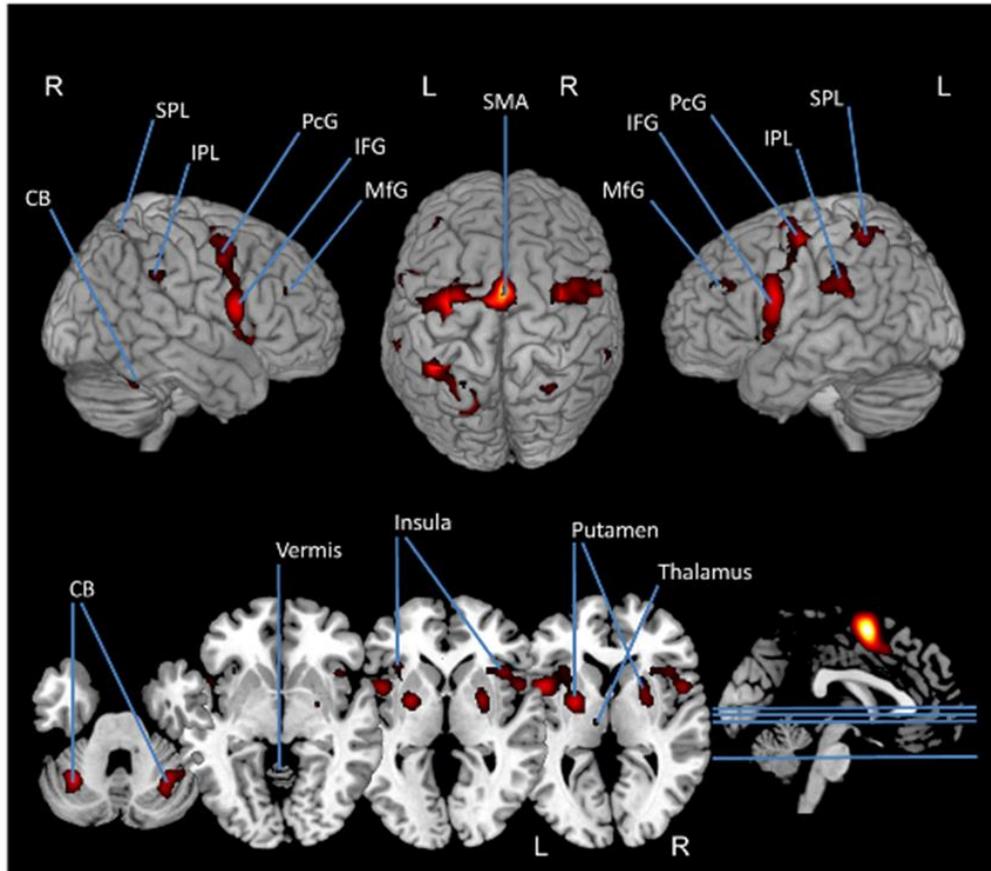


Figure 12. Méta-analyse des activations corticales observées au cours de l'imagerie motrice, d'après Héту et al. 2013. Des activations corticales sont observées au niveau du cervelet (CB), du lobe pariétal inférieur (IPL) et supérieur (SPL), du gyrus précentral (PcG), du gyrus frontal inférieur (IFG) et médial (MfG) et de l'aire motrice supplémentaire (SMA).

Au-delà des études utilisant les techniques d'imagerie cérébrale pour montrer les différentes activations au cours de la simulation mentale de l'action, la technique de la SMT a largement contribué aux connaissances sur la question (pour revue, voir Grosprêtre et al. 2015). Nombreux sont les avantages quant à l'utilisation de cette technique, comme une meilleure résolution temporelle ainsi qu'une stimulation focale. La SMT permet l'évaluation de l'excitabilité de la voie corticospinale par le recueil de l'amplitude des potentiels évoqués moteurs (PEM) au niveau périphérique. Pour rappel, plus l'amplitude des PEM est importante, plus la voie corticospinale est activée. De nombreuses études ont rapporté une augmentation de ces PEM au cours de l'imagerie motrice (figure 13), comparativement à

l'amplitude enregistrée au repos, reflétant une augmentation de l'excitabilité corticospinale (Fadiga et al. 1998; Facchini et al. 2002; Lebon et al. 2012a).

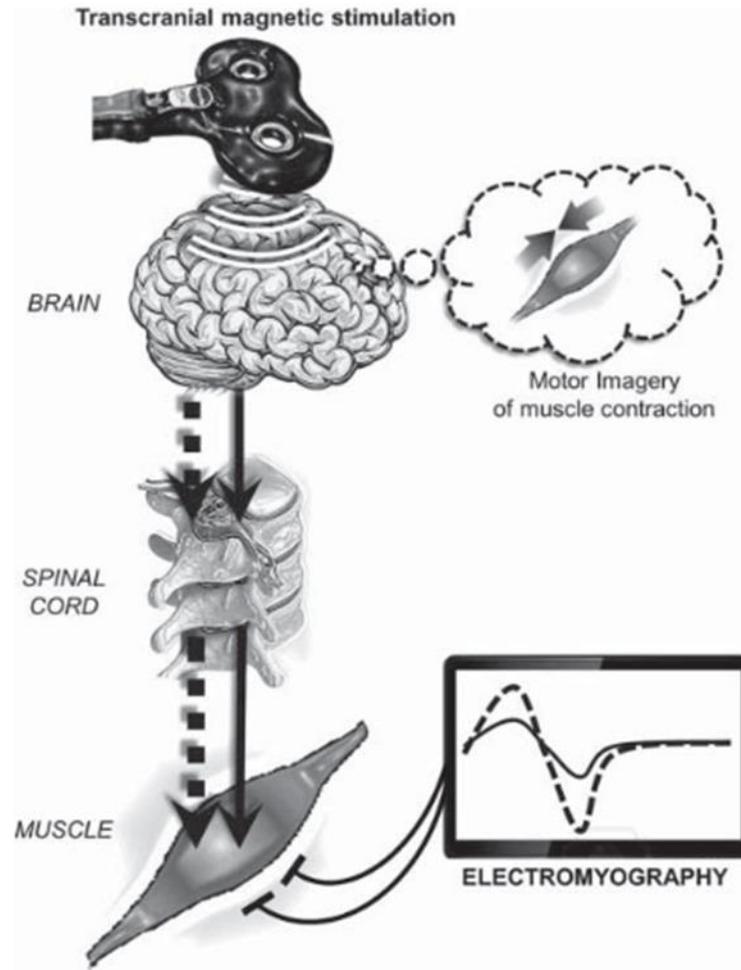


Figure 13. Schéma de l'augmentation de l'excitabilité corticospinale observée au cours de l'imagerie motrice, comparativement au repos. *D'après Grosprêtre et al. 2015.*

De plus, la SMT a permis de démontrer que l'augmentation de l'excitabilité corticospinale observée au cours de l'imagerie motrice était spécifique au muscle impliqué dans l'action (Rossini et al. 1999; Tremblay et al. 2001; Facchini et al. 2002; Marconi et al. 2007), qu'elle était dépendante de la temporalité et de l'intensité du mouvement (Fadiga et al. 1998; Hashimoto and Rothwell 1999; Stinear and Byblow 2003; Lebon et al. 2012a) et que cette activation était d'autant plus importante lorsque les sujets se trouvaient dans un contexte et un environnement congruents à l'action simulée (Williams et al. 2012).

Malgré l'activation du système moteur lors de l'imagerie, nous n'observons généralement pas d'activité musculaire (Jeannerod 2001). Il existe deux hypothèses pouvant expliquer cette absence de sortie motrice. La première réside dans le fait que l'activation des aires motrices observée serait subliminale, c'est-à-dire trop faible pour provoquer l'activation des motoneurones spinaux. La seconde émet l'hypothèse de la présence d'un mécanisme inhibiteur, généré en parallèle de l'activation motrice, qui bloquerait entièrement la sortie motrice. Dans une récente étude, Grosprêtre et al. (2016) ont montré l'activation d'interneurones spinaux lors de l'imagerie motrice. Ces résultats tendent donc à confirmer davantage la première hypothèse émise par Jeannerod (2001), défendant la présence d'une sortie corticale subliminale pendant l'imagerie motrice.

b. Système nerveux autonome

Outre l'activation de structures corticales similaires entre mouvement réel et mouvement imaginé, de nombreuses études ont porté sur les similitudes concernant les réponses neurovégétatives, reflétant l'activation du système nerveux autonome (SNA). Par exemple, lors d'une phase de relaxation, nous pouvons observer une augmentation de la résistance cutanée. A contrario, lors d'une phase d'activation (à l'apparition d'un stimulus marquant le début d'une action), nous observons une diminution de la résistance cutanée (Figure 14). Ces réactions électrodermales correspondent à l'activité des glandes sudorales. Ces glandes sécrètent une sueur hydrique en surface du corps et notamment sur les mains, sécrétion qui augmente abondamment lors de l'activation du SNA, créant ainsi des variations au niveau des potentiels enregistrés (Grapperon et al. 2012). Ces réponses comportementales au niveau du SNA sont considérées comme pouvant être le reflet de processus cognitifs (Deschaumes-Molinario et al. 1991; Collet et al. 1994).

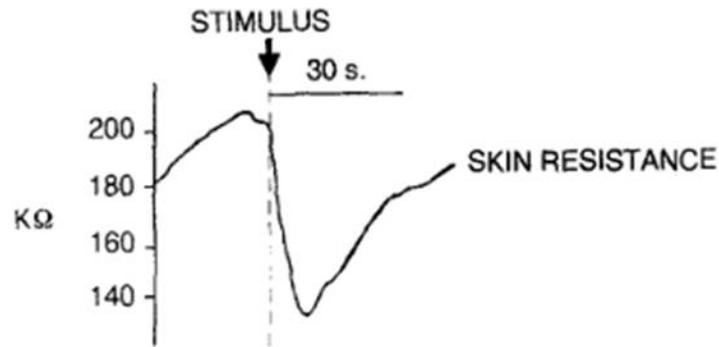


Figure 14. Variation du niveau de résistance cutanée avant (phase de relaxation) et après (phase d'activation) l'apparition d'un stimulus marquant le début d'une action. *D'après Collet et al. 1994.*

Au cours de la simulation mentale de l'action, des activations neuro-végétatives similaires ont été observées (Drummond et al. 1978; Decety et al. 1991; Collet et al. 2011). Si nous reprenons l'exemple de l'activité électrodermale, nous pouvons observer également, au cours de l'imagerie, une augmentation de la conductance cutanée (= diminution de la résistance cutanée ; figure 15).

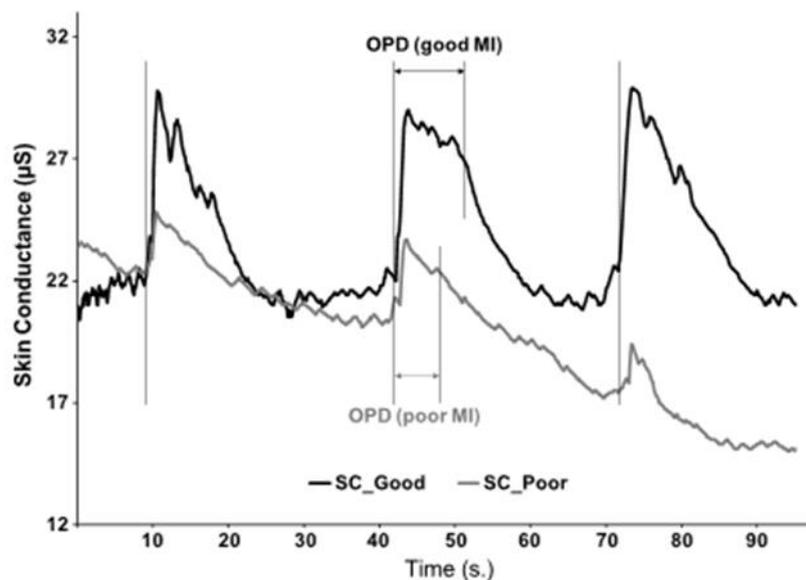


Figure 15. Variation du niveau de conductance cutanée au cours de la simulation mentale de l'action. *D'après Collet et al. 2011.*

Cette mesure s'avère être un bon complément aux autres paramètres précédemment évoqués faisant preuve de l'implication des sujets dans des tâches cognitives telles que l'imagerie motrice.

Par l'analyse du comportement, et de l'activité corticospinale et neurovégétative, plusieurs similitudes peuvent être mises en avant lorsque l'on compare un même mouvement, qu'il soit réalisé ou imaginé. Cependant, des différences interindividuelles peuvent aussi être observées. Par exemple, sur la figure 15, nous pouvons constater deux courbes présentant les variations de la conductance cutanée : une courbe pour les personnes considérées comme 'bons imageurs' (*good MI*), et une courbe pour les personnes considérées comme 'mauvais imageurs' (*poor MI*). La durée de la perturbation ohmique (OPD sur le graphique), qui est un indice temporel de la durée de la perturbation électrique, est plus courte pour les sujets considérés comme 'mauvais imageurs', comparativement aux 'bons imageurs', indiquant une première différence au niveau des réponses du SNA lors de l'imagerie motrice.

3. Capacité d'imagerie

Dans les recherches étudiant ou utilisant l'imagerie motrice, la question de la capacité d'imagerie demeure une grande préoccupation. Beaucoup s'attachent à trouver différentes méthodes permettant d'évaluer la capacité qu'a un individu à imaginer un mouvement, afin d'analyser au mieux les différences interindividuelles, et les conséquences que pourraient avoir ces dernières sur l'utilisation de l'imagerie motrice dans le cadre d'un apprentissage. Pour évaluer cette capacité d'imagerie, des données subjectives (comme les questionnaires d'auto-estimation) et des données objectives (comme les réponses induites par SMT, la congruence temporelle ou les réponses neuro-végétatives) sont régulièrement utilisées.

« La capacité d'imagerie peut être définie comme la capacité d'un individu à créer des images, et est généralement évaluée en termes de qualités générationnelles, sensorielles et émotionnelles ». (Watt et al. 2002).

a. Evaluations subjectives

Dans la littérature, de nombreux questionnaires existant permettent d'évaluer subjectivement la capacité d'imagerie. Le plus populaire d'entre eux est certainement le 'questionnaire d'imagerie du mouvement' (ou 'Movement Imagery Questionnaire' ; Hall and Pongrac 1983) ainsi que sa version révisée (Movement Imagery Questionnaire revised ; MIQ-R; Hall and Martin 1997). Dans ce dernier, plusieurs mouvements globaux, impliquant les membres inférieurs et supérieurs, sont à réaliser physiquement. Nous demandons ensuite aux sujets d'imaginer ces mêmes mouvements, soit dans une perspective d'imagerie visuelle (*se voir faire le mouvement*), soit dans une perspective kinesthésique (*ressentir les sensations du mouvement*). Ils peuvent alors noter la clarté des images perçues dans le premier cas, et les sensations éprouvées lors de l'imagination du mouvement dans le second cas. Deux échelles visuelles (figure 16) allant de 1 à 7 sont utilisées. Le score maximal pour chaque échelle est de 28 (quatre mouvements à imaginer dans chaque modalité) pour un score total maximal de 56.

Cette échelle permet donc également de dissocier les personnes étant plus à l'aise avec l'imagerie visuelle que kinesthésique, et vice versa. Bien évidemment, dans les deux cas, plus le score obtenu est important, meilleure est l'estimation à imaginer facilement et de façon vivace un mouvement.

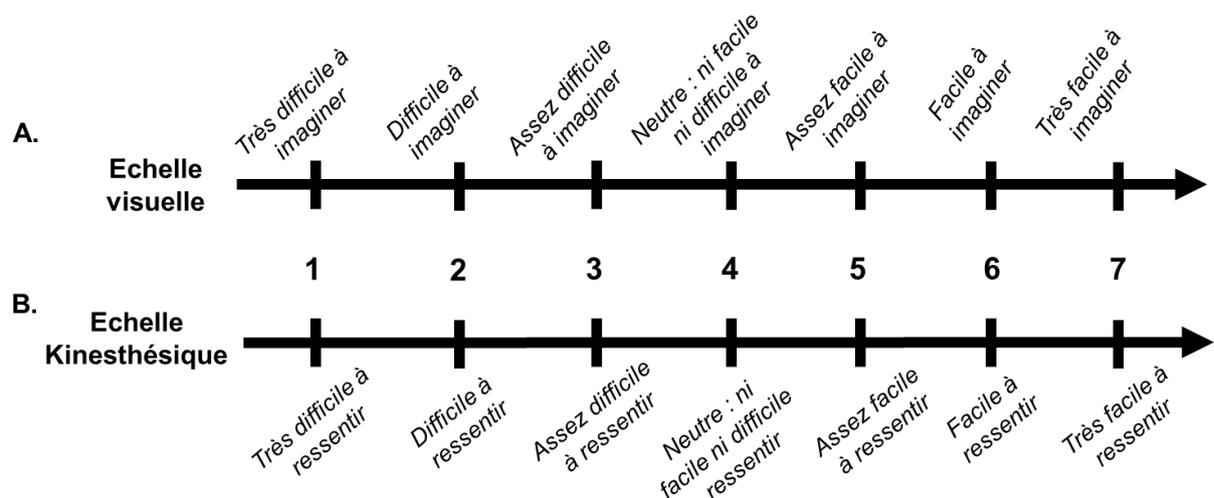


Figure 16. Echelle visuelle analogique utilisée dans la version révisée du questionnaire d'imagerie du mouvement (Movement Imagery Questionnaire revised) d'après Hall et Martin, 1997. Mesure de l'imagerie visuelle (A.) et de l'imagerie kinesthésique (B.).

L'inconvénient principal de ce questionnaire demeure dans la complexité et dans la fatigue générée (Vuckovic and Osuagwu 2013). C'est pourquoi d'autres auteurs ont proposé des questionnaires, dans un esprit similaire, mais adaptés à des populations plus fragiles, comme pour les patients en rééducation neurologique (KVIQ-20 et KVIQ-10, Malouin et al. 2007).

Dans tous les cas, l'utilisation de ces questionnaires permet d'évaluer de manière subjective la capacité d'imagerie des sujets puisque cette évaluation repose sur le ressenti propre de la personne. Pourtant, des études utilisant la SMT ont montré une corrélation entre l'augmentation de l'excitabilité corticospinale observée pendant l'imagerie et le score obtenu à des questionnaires subjectifs (Lebon et al. 2012a; Williams et al. 2012). Les personnes rapportant une meilleure auto-estimation de leur capacité d'imagerie s'avèreraient être les personnes activant le plus la voie corticospinale pendant l'imagerie.

Dans d'autres cas, de simples échelles, comme l'échelle à 7 points, sont utilisées afin d'évaluer la qualité d'imagerie des mouvements spécifiquement étudiés. Dans une expérience, il peut ainsi être demandé aux sujets d'estimer la qualité de leur imagerie sur cette échelle (1= vraiment difficile à imaginer ; 7 = très facile à imaginer). L'avantage de cette évaluation est qu'elle est spécifique au mouvement impliqué dans la tâche, contrairement à des questionnaires comme le MIQ-R dans lesquels les mouvements utilisés sont génériques.

Bien que l'utilisation d'évaluations subjectives soit très pertinente dans l'étude de la capacité d'imagerie, d'autres paramètres, davantage objectifs, permettent de juger de l'habileté d'un individu à imaginer un mouvement.

b. Evaluations objectives

Parmi ces paramètres objectifs permettant l'évaluation des capacités d'imagerie, nous retrouvons la chronométrie mentale. En effet, comme nous l'avions expliqué précédemment, une équivalence temporelle entre mouvement réel et mouvement imaginé est gage d'un bon respect des contraintes temporelles liées au mouvement lors de l'imagerie motrice (Guillot and Collet 2005). De bonnes capacités d'imagerie reviendraient donc à une bonne isochronie.

Nous avons vu précédemment que le système nerveux autonome était activé au cours de l'imagerie motrice (Lang 1979; Jones and Johnson 1980; Deschaumes-Molinario et al. 1992). Dans une étude, Roure et al. (1999) ont, en fonction du score obtenu au MIQ-R, attribué les sujets soit à un groupe 'bons imageurs', soit à un groupe 'mauvais imageurs'. Les résultats montrent que les réponses neurovégétatives (résistance cutanée et la fréquence cardiaque instantanée) lors de l'imagerie des mouvements étaient plus importantes pour les sujets appartenant au groupe 'bons imageurs' que pour les sujets dits 'mauvais imageurs'. Les réponses neurovégétatives pourraient alors être un autre facteur donnant des informations sur la capacité d'un sujet à bien imaginer un mouvement.

L'Index d'Imagerie Motrice' (- IIM (Collet et al. 2011) regroupant ces différentes mesures psychométriques, comportementales et subjectives a été proposé. Un meilleur score d'IIM serait le reflet d'une meilleure capacité d'imagerie. Une corrélation positive a été observée entre le score d'IIM et l'amplitude des PME mesurés pendant l'imagerie motrice (Lebon et al. 2012a, figure 17). Les sujets présentant le meilleur score à l'IIM étaient les sujets pour lesquels une plus grande augmentation de l'excitabilité corticospinale était enregistrée au cours de l'imagerie motrice.

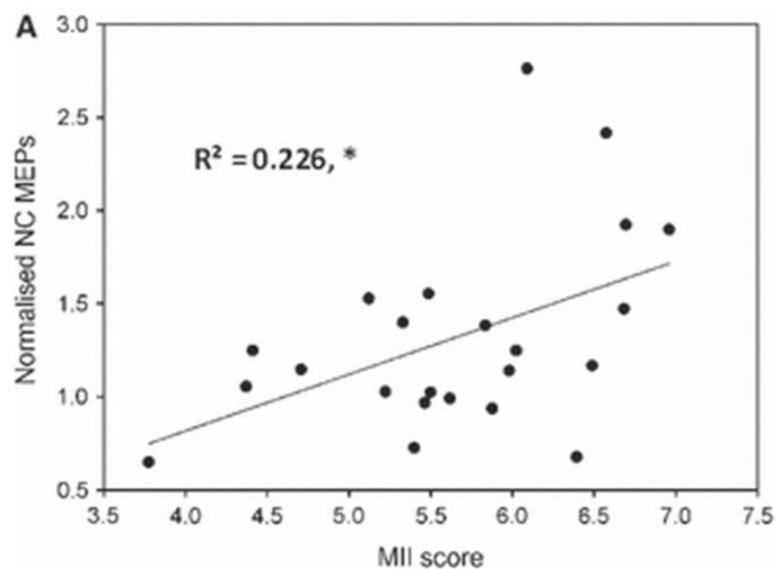


Figure 17. Corrélation entre le score obtenu à l'Index d'Imagerie Motrice (MII score) et l'amplitude des Potentiels Moteurs Evoqués (MEPs) enregistrés pendant l'imagerie motrice. D'après Lebon et al. 2012.

4. L'imagerie motrice chez la personne âgée

L'imagerie motrice a également été étudiée chez des populations fragiles. Certaines études se sont attachées à savoir si certains dommages, tels que ceux observés suite à un accident vasculaire cérébral, pouvaient conduire à un déficit dans la capacité des personnes à simuler mentalement une action (Jackson et al. 2001; Malouin et al. 2007; Mulder 2007; de Vries and Mulder 2007). Dans le cadre de ce travail de thèse, nous nous sommes intéressés à l'utilisation de l'imagerie motrice chez les personnes âgées. Au vu du peu d'études existantes sur la question, nous ne considérerons que les personnes âgées engagées dans un processus de vieillissement physiologique, sans pathologie, dit 'vieillessement normal'.

◆ ————— ◆

« Selon l'OMS, le vieillissement est un processus graduel et irréversible de modifications des structures et des fonctions de l'organisme résultant du passage du temps ».

————— ◆

a. Vieillessement et apprentissage moteur

D'après l'Organisation Mondiale de la Santé (OMS), le vieillissement physiologique débute à partir de l'âge de 65 ans. Il est associé à des changements structuraux et neurophysiologiques, notamment au niveau du système nerveux central (Bishop et al. 2010). Nous pouvons observer une limitation des capacités fonctionnelles (Lustig et al. 2009), un déficit concernant les performances motrices (Seidler et al. 2010) et une détérioration générale des fonctions cognitives (Andrews-Hanna et al. 2007; Bishop et al. 2010). De plus, l'un des processus majoritairement touché par le vieillissement, même en l'absence de pathologie, est la mémoire (Light 1991; Verhaeghen et al. 1993), induisant une diminution de l'autonomie et également une détérioration du contrôle moteur et des apprentissages (Evans 1984; Galganski et al. 1993). Concernant par ailleurs les apprentissages, notamment moteurs, la question de la préservation des capacités d'apprentissage des personnes âgées a fait l'objet de nombreux travaux, mais les résultats restent contradictoires. Plusieurs études rapportent la difficulté

d'apprendre de nouveaux mouvements chez les personnes âgées comparativement à une population plus jeune (Harrington and Haaland 1992; Howard and Howard 1997; McNay and Willingham 1998; Buch et al. 2003), alors que d'autres études montrent une préservation de ces capacités avec le vieillissement (Seidler 2007; Malone and Bastian 2016). Par ailleurs, nombreux sont ceux qui mettent en avant un autre processus déficitaire lors de ces processus d'apprentissage, qui concerne les processus d'encodage, de mémorisation et de consolidation des habiletés motrices.

En effet, comme nous l'avons abordé précédemment, il est bien connu aujourd'hui que l'élaboration d'une mémoire motrice (ou procédurale) est nécessaire pour coder, au niveau cortical, la réalisation des actes moteurs (Classen et al. 1998). De manière intéressante, en utilisant un paradigme expérimental similaire à celui utilisé par Classen et al. (1998), Sawaki et al. (2003) ont montré une corrélation négative entre cette capacité à coder une nouvelle mémoire motrice et l'âge (figure 18). Lors de l'entraînement, les sujets ont effectué de manière répétitive des mouvements du pouce dans la direction opposée aux mouvements du pouce induits par la SMT lors du pré-test. En post-test, il apparaît que la déviation des mouvements du pouce induits par la SMT en direction des mouvements réalisés lors de l'entraînement est plus faible avec l'âge (ici représentée par le pourcentage de mouvements induits par la SMT dans la zone dite TTZ, 'training target zone', étant une zone de 40° autour de la zone d'entraînement).

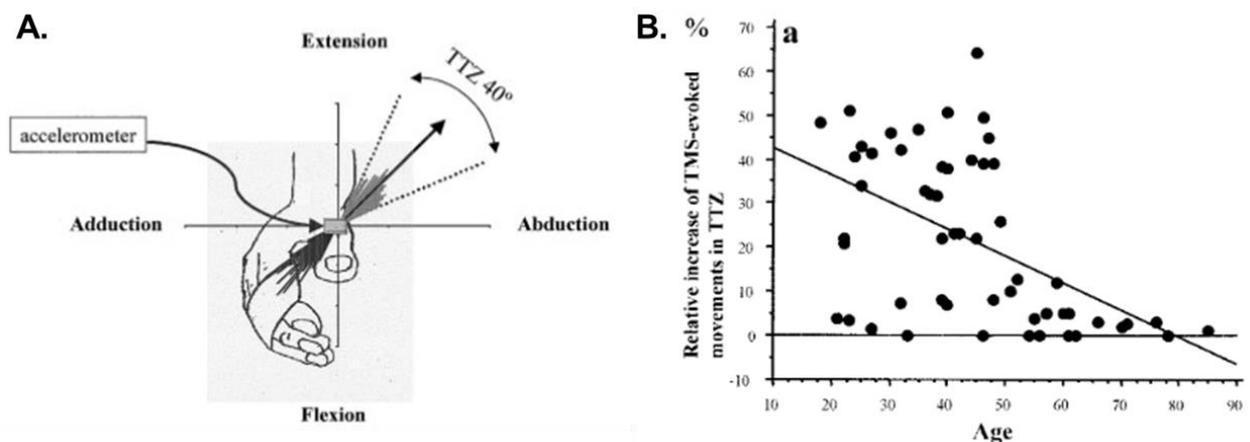


Figure 18. (A.) Le mouvement induit par la SMT lors du pré-test est le mouvement en flexion/adduction. L'entraînement a donc été effectué en extension/abduction et une 'training target zone' (TTZ) qui représente une zone de 40° autour de la zone d'entraînement a été calculée. (B.) Corrélation entre la proportion de mouvements induits par SMT, en post-test, dans la TTZ, et l'âge. D'après Sawaki et al. 2003.

Comparativement à de jeunes adultes, les personnes âgées présentent en effet des difficultés à encoder et à mémoriser les mouvements nouvellement appris. Bien que souvent, la capacité d'apprentissage de nouvelles habiletés motrices soit toujours présente avec cette population, le problème de la capacité à préserver ces compétences acquises se pose.

Par exemple, lors de l'apprentissage d'un nouveau patron de marche, les jeunes adultes et les personnes âgées présentes des capacités similaires quant au niveau d'adaptation de ce nouveau patron de marche (Malone and Bastian 2016). Cependant, après une pause de seulement cinq minutes, il semblerait que les apprentissages nouvellement acquis soient oubliés par les personnes âgées. Ainsi, malgré la préservation des capacités d'adaptation, on observe très rapidement un déficit concernant la mémoire motrice chez les personnes âgées.

b. Vieillesse et capacités d'imagerie

Les déclin, notamment cognitifs, liés au vieillissement physiologique peuvent s'avérer être un frein dans la réalisation de nombreuses activités. Nous avons précédemment vu que même pour des sujets jeunes, des difficultés concernant la capacité à simuler mentalement un mouvement peuvent être observées ; cette question a également été abordée pour la population âgée. En effet, il pourrait être admis que des difficultés de simulation mentale de l'action pourraient être observées avec l'avancée en âge, notamment au vu des détériorations des capacités cognitives observées, même lors d'un vieillissement physiologique. Cependant, il semblerait que les personnes vieillissantes préserveraient de bonnes capacités d'imagerie, souvent semblables aux capacités de sujets plus jeunes (pour revue, voir Saimpont et al. 2013). La majorité des études rapportent que les personnes âgées s'estiment être capables de se représenter mentalement des mouvements, avec la même vivacité que les jeunes adultes, malgré quelques difficultés à visualiser un mouvement à la première personne (Mulder and Hochstenbach 2007). Concernant la capacité des personnes âgées à respecter la temporalité du mouvement lors de la simulation mentale, des résultats positifs ont été obtenus pour des mouvements simples et habituels. Cependant, la capacité des sujets âgés à maintenir une congruence temporelle entre mouvement imaginé et mouvement réalisé lors de tâches plus compliquées et moins habituelles semble altérée (Skoura et al. 2005; Schott and Munzert 2007; Personnier et al. 2008; Skoura et al. 2008; Personnier et al. 2010a). Au niveau cortical,

les résultats obtenus ont révélé des activations des aires cérébrales habituellement impliquées lors de l'imagerie motrice. Cependant, ces activations seraient par ailleurs plus importantes que celles observées avec des sujets jeunes (Léonard and Tremblay 2007; Hovington and Brouwer 2010; Malouin et al. 2010) indiquant que pour une même tâche, la demande cognitive serait plus importante pour les personnes âgées.

D'une manière générale, que ce soit au niveau des critères connus faisant d'un imageur un 'bon imageur' ou de la présence d'activations corticales au cours de l'IM, les personnes âgées semblent préserver de bonnes capacités à imaginer des mouvements. L'imagerie motrice pourrait alors s'avérer être intéressante pour l'apprentissage ou le réapprentissage des habiletés motrices pour cette population. Lorsque le mouvement réel est difficile à exécuter, temporairement ou non, l'entraînement mental pourrait être utilisé pour préserver les capacités motrices. De plus, puisqu'un déficit de mémoire motrice est très rapidement observable pour cette population suite à un apprentissage moteur, il pourrait être intéressant de considérer l'imagerie motrice comme méthode de compensation, en ajoutant des répétitions imaginées entre les sessions d'entraînement physique. Ceci permettrait ainsi d'augmenter le volume et la charge d'entraînement, sans induire pour autant de fatigue musculaire supplémentaire.

Un des objectifs de ce travail de thèse était d'analyser si un court entraînement par imagerie motrice pouvait compenser le déficit de mémoire motrice rapidement observé dans une population âgée.

(Etude 2)

5. Imagerie motrice et amélioration de la performance

Les nombreuses similitudes entre la réalisation et la simulation mentale de l'action ne sont plus à prouver. Lorsque nous imaginons un mouvement, nous respectons par exemple les caractéristiques temporelles de ce dernier, nous sollicitons notre système nerveux central et autonome. Depuis de nombreuses années déjà, que ce soit de manière implicite ou explicite,

l'imagerie motrice fait partie du quotidien de nombreux sportifs, comme vecteur d'amélioration de performance. Aujourd'hui, de nombreux travaux de recherche visent à étudier les bénéfices d'un entraînement par imagerie motrice, ce pour plusieurs paramètres comme la force ou la précision des mouvements, et dans divers domaines comme l'entraînement sportif ou la rééducation.

a. Apprentissage moteur et entraînement mental

Dès le début des années 1980, la littérature en psychologie du sport montrait l'efficacité d'un entraînement par imagerie motrice sur les performances motrices (Feltz and Landers 1983 ; Driskell et al. 1994). L'entraînement par imagerie motrice est aujourd'hui une méthode largement utilisée pour améliorer les performances motrices, et ce dans différents domaines. En effet, la pratique mentale permettrait par exemple d'augmenter la force des muscles de la main (Yue and Cole 1992; Ranganathan et al. 2004) mais également la force des membres inférieurs (Lebon et al. 2010). Ces bénéfices observés concernant l'évolution de la capacité maximale de production de force après un entraînement mental sont très prometteurs, dans le cadre de la rééducation notamment. En effet, un entraînement par imagerie motrice pourrait permettre de prévenir la perte de force musculaire rapidement observée lorsqu'une personne est immobilisée (Clark et al. 2015). Bien que ce type d'entraînement ne puisse pas empêcher la perte de masse musculaire, imaginer de façon répétée des mouvements sollicitant le membre lésé permettrait de préserver les qualités nerveuses de la contraction, par l'activation répétée de la voie corticospinale. En effet, lors d'une immobilisation, des modifications corticales que l'on pourrait qualifier de 'négatives' sont observées. Grâce à la technique de la SMT, et suite à une immobilisation de l'articulation de la cheville de seize semaines, Liepert et al. (1995) ont observé une réduction significative de l'aire corticale contrôlant le muscle tibial antérieur du membre lésé, comparativement à la jambe saine (figure 19). Cette réduction de la carte corticale est, de plus, positivement corrélée à la durée d'immobilisation.

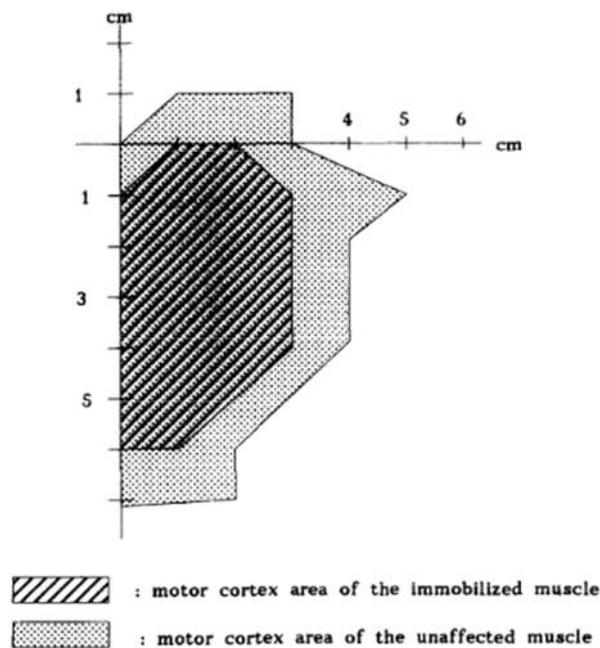


Figure 19. Etendue de la surface des aires motrices contrôlant les muscles tibiaux antérieurs de patients avec une immobilisation unilatérale de l'articulation de la cheville, pour la jambe immobilisée et pour la jambe saine. *D'après Liepert et al. 1995.*

L'amélioration de la performance pour des tâches motrices de type vitesse - précision a également été observée (Pascual-Leone et al. 1995; Yáguiez et al. 1998; Gentili et al. 2006; Allami et al. 2008; Gentili et al. 2010; Gentili and Papaxanthis 2015). Dans ces études, les paradigmes expérimentaux utilisent fréquemment des tâches de pointage, dans lesquelles la meilleure performance était atteinte lorsque les sujets étaient rapides tout en respectant la précision du pointage. Gentili et al. (2010) ont par exemple montré une courbe d'apprentissage similaire (figure 20) que les mouvements soient appris par le biais d'un entraînement physique (*'physical training group'*) ou d'un entraînement mental par imagerie motrice (*'motor-imagery training group'*). Au fur et à mesure des répétitions, nous pouvons en effet observer une diminution de la durée des mouvements. Un entraînement par imagerie motrice permettrait donc également d'améliorer la vitesse et la précision de nos mouvements.

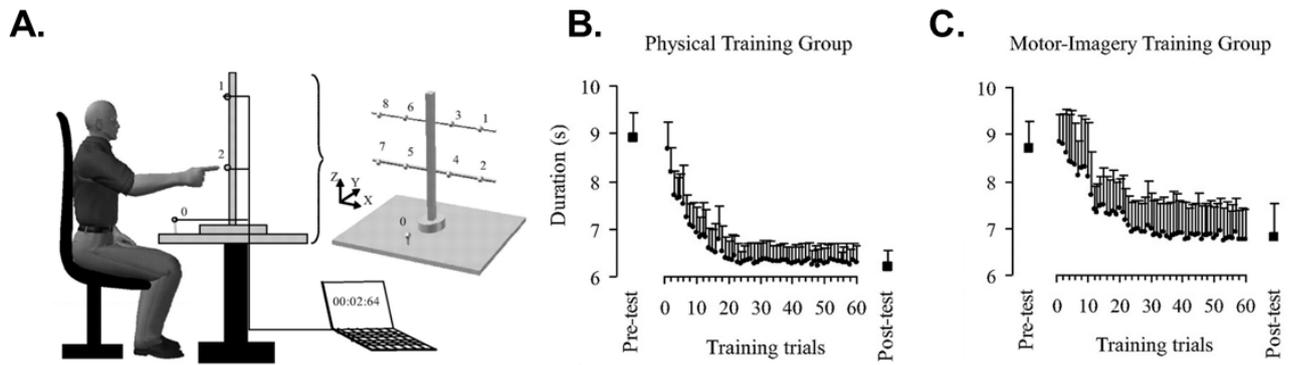


Figure 20. Paradigme expérimental d'une étude visant à étudier l'amélioration de la performance motrice sur une tâche de vitesse/précision (A.). Résultats relatant l'amélioration de la performance motrice essai par essai pour le groupe bénéficiant d'une pratique physique (B.) et pour le groupe bénéficiant d'une pratique mentale (C.). D'après *Gentili et al. 2010*.

L'utilisation de l'imagerie motrice dans le cadre d'un entraînement mental a donc largement fait ses preuves. Des modèles, présentant les stratégies optimales à adopter pour apprendre efficacement par imagerie motrice, ont même été proposés (Holmes and Collins 2001; Guillot and Collet 2008). Cependant, la question de l'influence des capacités individuelles d'imagerie sur l'amélioration de la performance faisant suite à un entraînement mental fait encore aujourd'hui débat.

b. Capacité d'imagerie et amélioration de la performance

L'utilisation de questionnaires subjectifs tels que le MIQ-R est choisie dans de nombreux protocoles expérimentaux visant à évaluer l'efficacité d'un entraînement mental sur l'amélioration des performances motrices. Parfois, des sujets présentant des scores trop faibles à ces questionnaires sont exclus des protocoles expérimentaux (Malouin et al. 2013). La question est donc de savoir si de faibles capacités d'imagerie, mesurées par les critères que nous connaissons actuellement, sont réhibitoires à l'utilisation de l'entraînement mental. Les résultats présents dans la littérature relatant cette influence de la capacité d'imagerie sur l'amélioration des performances motrices par entraînement mental sont contradictoires (Goss

et al. 1986; Lovell and Collins 2001; Lebon et al. 2010; Avanzino et al. 2015). Par exemple, dans un protocole visant à étudier l'amélioration de la souplesse suite à un entraînement mental, Guillot et al. (2010) n'ont pas trouvé de corrélation entre l'augmentation de la souplesse des mouvements observés après l'entraînement et le score obtenu à un questionnaire subjectif évaluant la capacité d'imagerie réalisé avant cet entraînement. Au contraire, Vergeer and Roberts (2006) ont montré une corrélation positive entre l'augmentation de la souplesse et la capacité d'imagerie mesurée par une échelle d'auto-estimation au cours de l'entraînement. Ces résultats contradictoires pourraient s'expliquer par la différence concernant le moment de l'évaluation des capacités d'imagerie, à savoir avant ou pendant l'entraînement.

*L'influence de l'estimation des capacités d'imagerie sur
l'amélioration de la performance après entraînement mental a fait
l'objet de notre première étude.*

(Etude 1)

c. Entraînement mental et plasticité cérébrale

Comme nous l'avons évoqué précédemment, nous savons que lors des apprentissages moteurs, des mécanismes de plasticité cérébrale sont observés (Classen et al. 1998). En effet, les représentations corticales ne sont pas statiques, mais des réorganisations peuvent être observées tout au long de la vie (Sanes et al. 1988; Buonomano and Merzenich 1998; Rossini et al. 2003), qu'elles soient bénéfiques, suite aux apprentissages, ou délétères, après une immobilisation. Des études d'imagerie cérébrale (IRMf et TEP) ont évalué les changements cérébraux hémodynamiques observés après un entraînement mental (Lafleur et al. 2002; Jackson et al. 2003; Lacourse et al. 2004). Par exemple, Jackson et al. (2003) ont mis en avant des modifications similaires entre apprentissage réel et apprentissage par imagerie motrice,

notamment avec une augmentation de l'activation du cortex orbito-frontal et une diminution de l'activation du cervelet.

Par l'utilisation de la SMT, Pascual-Leone et al. (1995) ont montré des réorganisations au niveau de l'aire motrice primaire suite à un entraînement mental. Préalablement, nous avons décrit une augmentation du volume de l'aire corticale suite à un entraînement réel (*Partie I.2.*). Dans cette même étude, d'autres individus ont suivi un entraînement mental de cinq jours consécutifs. Les résultats observés après l'entraînement mental montrent un élargissement de la carte corticale dédiée aux muscles des doigts avec une réorganisation comparables à celle obtenue suite à l'entraînement physique (figure 21). A noter que la performance motrice était augmentée après l'entraînement mental mais de façon moindre qu'après l'entraînement physique.

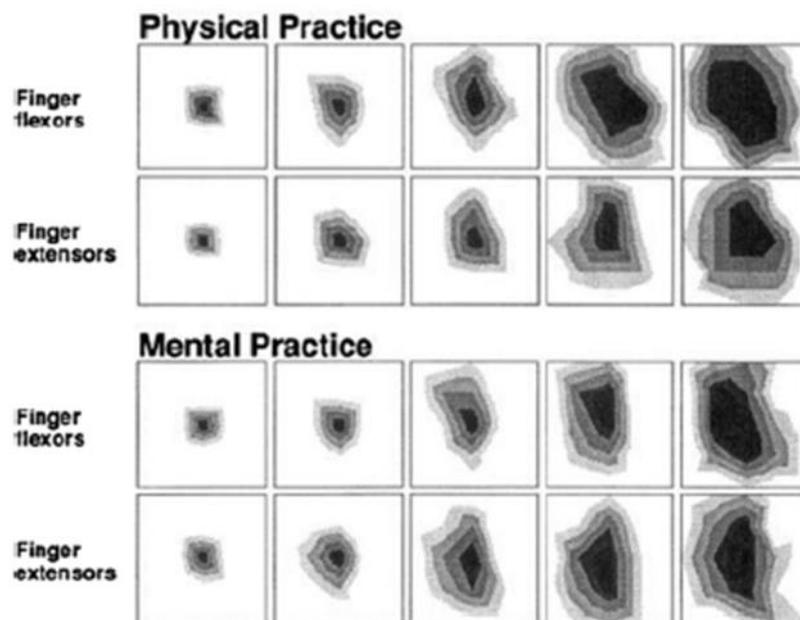


Figure 21. Réorganisations corticales mesurées après un entraînement physique (*physical practice*) et un entraînement mental (*mental practice*). Dans les deux cas, les résultats montrent un élargissement de la carte corticale dédiée aux muscles des doigts de la main entraînée. D'après Pascual-Leone et al. 1995.

Ces résultats nous montrent donc qu'un entraînement par imagerie motrice peut induire des réorganisations corticales comparables à celles observées après un entraînement réel. Dans le même sens, en plus des mécanismes de plasticité cérébrale, un entraînement mental pourrait également augmenter la puissance des connexions synaptiques (Avanzino et al. 2015). Cette évaluation est permise en combinant de manière répétitive une stimulation électrique du nerf périphérique avec une stimulation de l'aire motrice primaire par la SMT. Cette combinaison est appelée stimulation associative appariée (*Paired Associative Stimulation* – PAS). Des stimulations effectuées avec un intervalle inter-stimulus de 10 ms (PAS 10) réduisent l'excitabilité corticospinale (dépression à long terme) tandis que des stimulations effectuées avec un intervalle de 25 ms (PAS 25) l'augmentent (potentialisation à long terme). Dans cette étude, les auteurs ont observé que suite à la pratique physique et mentale, les effets de potentialisation à long terme initialement induit par un protocole PAS 25 induisaient un phénomène opposé, i.e. de réduction de l'excitabilité corticospinale. Concernant le protocole de PAS 10, la plasticité de type dépression à long terme a augmenté après la pratique physique alors qu'elle a été bloquée suite à la pratique mentale. Les mécanismes de potentialisation et de dépression seraient à l'origine des bénéfices associés à l'entraînement mental.

*L'évaluation des spécificités concernant la plasticité cérébrale
faisant suite à un entraînement mental était l'objet de notre
troisième étude.*

(Etude 3)

Au vu des activations corticales, corticospinales et spinales observées au cours de l'imagerie motrice, et de l'influence de l'entraînement mental sur les réorganisations corticales, nous avons proposé un modèle d'adaptation neuronale faisant suite à un entraînement par imagerie motrice (Ruffino et al. 2016, figure 22). La phase initiale, la phase d'apprentissage et la phase d'automatisation sont évoquées, et ce à trois niveaux : cortical, corticospinal, et spinal.

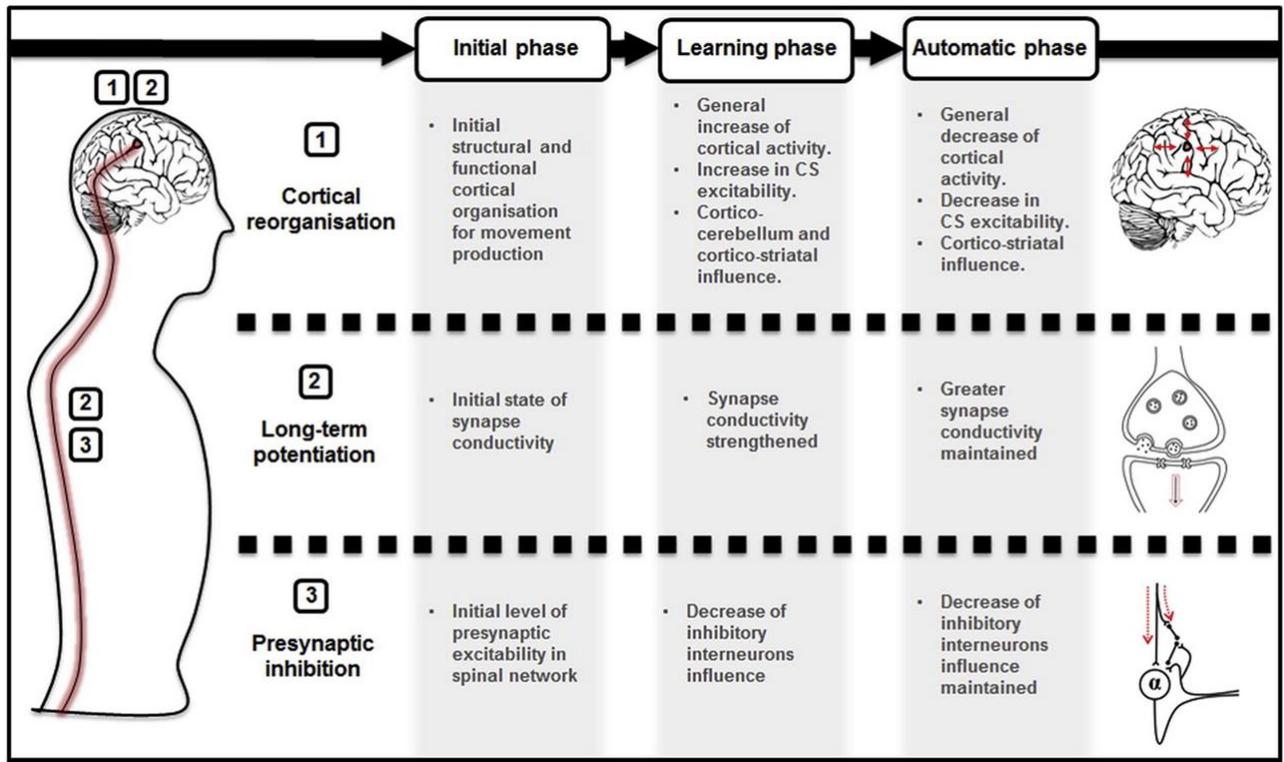


Figure 22. Modèle d'adaptation neuronale faisant suite à un entraînement mental. *D'après Ruffino et al. 2016.*

- Au niveau cortical, la carte corticale dédiée aux muscles entraînés et l'excitabilité corticospinale augmenteraient au cours des premières semaines d'apprentissage, puis diminueraient avec la stabilisation des performances motrices observées au cours de la phase d'automatisation. Au début, dans la phase d'apprentissage, les réseaux cortico-cérébelleux et cortico-striatal sont activés. Ensuite, les activations nous rappellent la construction de modèles lorsque le mouvement est automatisé.

- Au niveau corticospinal, le processus neuronal de potentialisation à long terme pourrait se produire pour renforcer la synapse (Nicoll et al. 1988). Ce mécanisme est observé après des protocoles de stimulation magnétique transcrânienne répétitive chez l'homme et chez l'animal (Wang et al. 1996; Post et al. 1999) ou suite à une stimulation à haute fréquence d'un neurone isolé (Paulsen 2000). La sortie motrice subliminale générée au cours de l'entraînement mental pourrait renforcer la sensibilité et la conductivité des synapses au niveau de la voie corticospinale impliquée (Avanzino et al. 2015).

- Pour finir, au niveau spinal, la diminution de l'inhibition présynaptique pourrait aussi faciliter la conductivité du signal. L'augmentation des volées descendantes sur les structures vertébrales est un élément clé de l'expertise motrice dans une activité spécifique (Tahayori and Koceja 2012). Après un entraînement réel effectué en excentrique, une diminution de l'amplitude du réflexe H, reflétant l'excitabilité spinale, a été observée. La sortie motrice descente suscitée par l'imagerie motrice pourrait induire des changements similaires au niveau de l'inhibition présynaptique.

●

PROBLEMATIQUE GENERALE

●

L'étude des effets de l'entraînement mental sur l'amélioration des performances motrices a fait l'objet de nombreux travaux, montrant généralement des effets bénéfiques suite à cette intervention. Il est alors possible, par des répétitions mentales, d'augmenter la force maximale (Yue and Cole 1992; Ranganathan et al. 2004; Lebon et al. 2010) ou d'optimiser des mouvements de type vitesse - précision (Yágüez et al. 1998; Gentili et al. 2006; Gentili et al. 2010; Gentili and Papaxanthis 2015). Cependant, à ce jour, il n'est pas clairement défini comment la capacité d'imagerie influence les bénéfices associés à l'entraînement mental et comment la mémoire motrice est impactée par les répétitions imaginées dans une population jeune et âgée. L'étude des mécanismes de la plasticité cérébrale apportera alors des éléments de compréhension lors d'un apprentissage moteur induit par des répétitions imaginées.

Les aptitudes de chaque individu ne sont pas identiques, tant sur le plan moteur que sur le plan cognitif. Notamment, la capacité à se représenter mentalement un mouvement montre des différences interindividuelles. Dans une majorité des cas, des questionnaires dans lesquels les participants évaluent la qualité des mouvements imaginés sont utilisés. Ils s'avèrent même être un critère d'exclusion dans certains protocoles, lorsque les sujets sont catégorisés comme étant de 'mauvais imageurs' par ces questionnaires (Malouin et al. 2013). Pourtant, très peu d'études ont montré le lien qui pouvait exister entre l'amélioration de la performance suite à un entraînement mental et la capacité d'imagerie (Guillot et al. 2010; Vergeer and Roberts 2006; Avanzino et al. 2015). L'objet de notre première étude était de prédire les bénéfices d'un entraînement mental pour une tâche de dextérité manuelle, utilisée en clinique, par la capacité individuelle d'imagerie. Nous avons émis l'hypothèse que les participants estimant avoir une meilleure capacité d'imagerie montreraient une performance d'autant plus améliorée. Nous avons évalué les capacités d'imagerie des participants à travers un questionnaire validé et communément utilisé dans la littérature (le MIQ-R), ainsi qu'avec une échelle d'auto-estimation appliquée sur le mouvement étudié.

Le deuxième objet d'étude qui a animé ce travail de thèse a porté sur la mémoire motrice et les effets d'un apprentissage court par imagerie motrice. Afin d'attester des bénéfices de l'imagerie motrice, la performance moyenne mesurée après l'entraînement est généralement comparée à celle mesurée avant l'entraînement. Or la répétition des mouvements réels, en pré- et post-test, induit inévitablement une amélioration de la performance, brouillant les véritables bénéfices de l'entraînement mental. Nous avons ainsi étudié sur une tâche de dextérité manuelle les effets, essai par essai, de l'imagerie motrice

chez des personnes jeunes et âgées. Pour ces derniers, un déficit de mémoire motrice est classiquement observé, mais les capacités d'imagerie sont conservées. Nous avons émis l'hypothèse d'un bénéfice direct de l'entraînement mental pour la population jeune et d'une compensation du déficit de mémoire motrice pour la population âgée.

L'objet de notre troisième étude a porté sur les mécanismes de la plasticité cérébrale suite à un entraînement mental. Nous avons particulièrement porté notre attention sur un type d'apprentissage, celui par répétitions ou 'usage' impliquant des mouvements imaginés. Nous avons évalué la capacité du système moteur à encoder et à mémoriser les caractéristiques d'un mouvement. Inspirés du protocole de Classen et al. (1998), nous avons induit des mouvements involontaires du pouce par stimulation du cortex moteur primaire. La direction de ces mouvements était mesurée avant et après un entraînement mental. Nous avons demandé aux participants d'imaginer les mouvements dans une direction similaire ou non à celle mesurée avant l'entraînement. De plus, afin de contrôler les spécificités de l'imagerie motrice, nous avons mesuré les effets sur la direction des mouvements induits par stimulation de l'aire motrice primaire, lorsque les participants répétaient la préparation du mouvement. En effet, plusieurs auteurs considèrent l'imagerie motrice et la préparation du mouvement comme deux processus neuronaux similaires (par ex., Jeannerod, 2001). Cependant, nous avons émis l'hypothèse que seules les répétitions imaginées pouvaient induire une plasticité du système corticospinal, de par les mécanismes d'encodage et de mémorisation.

●

CONTRIBUTION EXPERIMENTALE

●

Etude 1

Influence de la capacité d'imagerie sur l'amélioration de la performance motrice

Introduction

La simulation mentale de l'action, comme nous l'avons vu précédemment, présente de nombreux corrélats, qu'ils soient comportementaux ou neurophysiologiques, avec son exécution (Decety et al. 1989; Fadiga et al. 1998; Rossini et al. 1999; Guillot and Collet 2005; Gueugneau et al. 2008; Papaxanthis et al. 2012; Héту et al. 2013; Grosprêtre et al. 2016). Nombreux sont les travaux qui ont également montré l'influence positive d'un entraînement par imagerie motrice sur différents paramètres, tels que la vitesse et la précision des mouvements (Yágüez et al. 1998; Gentili et al. 2006; Gueugneau et al. 2008; Gentili et al. 2010).

Malgré les effets bénéfiques évidents de la pratique mentale sur les performances motrices, l'influence des capacités individuelles à imaginer un mouvement sur leur amélioration reste encore aujourd'hui en débat (Goss et al. 1986; Lovell and Collins 2001; Lebon et al. 2010; Avanzino et al. 2015). Par exemple, dans une étude visant à améliorer la souplesse des mouvements, Guillot et al. (2010) n'ont pas observé de corrélation entre l'augmentation de la souplesse et la capacité d'imagerie mesurée par le biais de questionnaires au début de l'entraînement. Au contraire, Vergeer and Roberts (2006) ont montré une corrélation positive entre l'augmentation de l'amplitude des mouvements et les capacités d'imagerie mesurées au cours de l'entraînement mental.

Cette influence des capacités d'imagerie motrice sur l'amélioration des performances observées suite à un entraînement mental semble être une question centrale à aborder dans le cadre de la neuro-rééducation, notamment en ce qui concerne l'inclusion ou non de patients dans des essais cliniques. En effet, plusieurs études ont utilisé des questionnaires de capacité d'imagerie avant une prise en charge par imagerie motrice, en excluant parfois des personnes ayant de faibles capacités d'imagerie (Malouin et al. 2013).

Le but de notre première étude était de prédire l'amélioration de la performance observée après un entraînement mental par les capacités d'imagerie motrice chez des sujets sains. Autrement dit, est-ce que les individus considérés comme 'bons imageurs' ont de meilleures chances d'améliorer leurs performances après un entraînement par imagerie motrice par rapport aux individus considérés comme 'mauvais imageurs'? Dans de précédentes études, les auteurs ont divisé les sujets en au moins deux groupes : les 'bons' et

les ‘mauvais’ imageurs en prenant la moyenne du groupe comme séparateur. Ici, nous avons évalué la corrélation linéaire entre les capacités d’imagerie et l’amélioration des performances, sans associer chaque sujet à un groupe.

Pour évaluer la performance motrice, nous avons modifié un test communément utilisé dans le domaine clinique, le *Nine Hole Peg Test*. Ce test requiert une dextérité manuelle très fine et fait appel au conflit vitesse - précision. Nous avons demandé aux participants de réaliser, le plus rapidement possible, une séquence motrice dans un ordre prédéterminé, avant et après un entraînement mental. Nous avons utilisé, avant et pendant cet entraînement, différentes évaluations des capacités d’imagerie à travers des questionnaires. Nous faisons l’hypothèse qu’une meilleure estimation des capacités d’imagerie pourrait prédire une meilleure amélioration des performances motrices suite à un entraînement mental.

Procédure expérimentale

○ Participants

Vingt sujets droitiers (10 femmes, 10 hommes), ne présentant aucun désordre moteur ou neurologique, ont été recrutés pour participer à l’expérience. Les participants ont été divisés en deux groupes : le Groupe Entraînement Mental (par imagerie motrice ; n=13, 6 femmes, 7 hommes, 27±4 ans) et le Groupe Contrôle (n=7, 3 femmes, 4 hommes, 28±7 ans).

○ Procédure expérimentale

Les sujets étaient confortablement assis devant une table (distance chaise/table = 20cm) sur laquelle était disposée une version modifiée du Nine Hole Peg Test (NHPTm). Le NHPT est un test communément utilisé dans le domaine de la rééducation clinique afin d’évaluer la capacité des patients à effectuer des tâches de motricité fine. La version initiale a été modifiée afin d’augmenter la difficulté, et par conséquent la durée des mouvements. Dans

cette version revisitée, il était demandé aux sujets de déplacer les 9 bâtonnets le plus rapidement possible dans les 9 emplacements prévus à cet effet, dans un ordre déterminé à l'avance. Pour terminer, ils devaient déplacer de nouveau les bâtonnets, dans le même ordre, pour les poser dans une boîte (voir Figure 23). Chaque emplacement correspondait à une lettre ou à un chiffre.

Dans notre protocole, nous avons réalisé deux sessions tests (pré-test et post-test) et deux tâches (une tâche principale et une tâche de transfert). Concernant la tâche principale, les participants devaient déplacer le bâtonnet de l'emplacement 1 vers l'emplacement A, de l'emplacement 2 vers l'emplacement B, etc. Une fois tous les bâtonnets déplacés, il était demandé aux sujets de les retirer, un par un, afin de les poser dans la boîte 1, en commençant par le bâtonnet positionné dans l'emplacement A, puis B, etc. Nous avons appelé cette tâche la tâche principale car les sujets appartenant au groupe Entraînement mental ont ensuite répété mentalement cette même tâche pendant la session d'entraînement. Nous avons également réalisé une tâche de transfert afin de mesurer les effets de la pratique mentale sur une tâche similaire, pour laquelle les sujets ne se sont pas entraînés. Cette tâche était une tâche 'miroir' de la tâche principale. Il a été demandé aux participants de déplacer les bâtonnets des lettres vers les chiffres (de A à 1, de B à 2, etc.), puis de venir les placer dans la boîte 2.

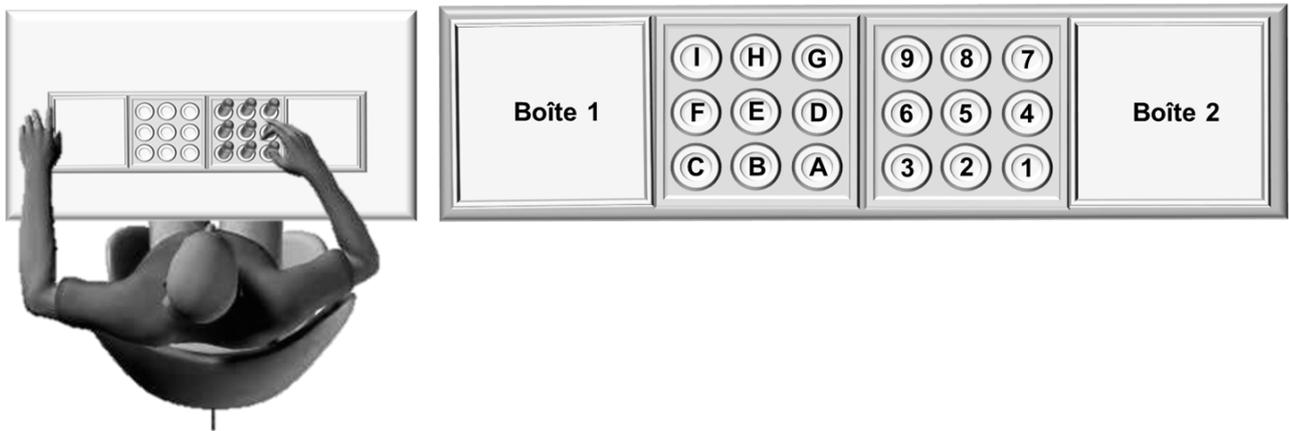


Figure 23. Dispositif expérimental. Pour la tâche principale, les participants déplaçaient les bâtonnets des chiffres vers les lettres dans un ordre défini, puis des lettres vers la boîte 1. Pour la tâche de transfert, les participants déplaçaient les bâtonnets des lettres vers les chiffres dans un ordre défini, puis des chiffres vers la boîte 2.

Les participants des deux groupes effectuaient 3 essais réels pour chaque tâche (principale et de transfert) en pré-test et en post-test (voir Figure 24). Chaque essai comprenant 36 mouvements du bras, les participants ont effectué un total de 108 mouvements lors de chaque session de test. Nous avons enregistré la durée d'exécution de chaque essai en commençant l'enregistrement lorsque le participant touchait le premier bâtonnet, et en l'arrêtant lorsqu'il déposait le dernier bâtonnet dans la boîte.

Le Groupe Entraînement Mental a bénéficié d'une session d'entraînement mental de 30 minutes sur la tâche principale. Ils ont eu comme consigne de s'imaginer effectuer la tâche le plus rapidement possible, en combinant les modalités kinesthésiques et visuelles (dans une perspective à la première personne): *'Imaginez-vous effectuer la tâche principale en percevant les sensations du corps liées au mouvement que vous venez d'exécuter, et en visualisant les différents mouvements comme si vous aviez une caméra au niveau des yeux'*. Ils ont effectué 50 répétitions mentales, réparties en 5 blocs de travail (10 répétitions par bloc), avec une minute de repos entre chacun des blocs afin d'éviter l'apparition de fatigue mentale (Rozand et al. 2016). Grâce à un signal verbal donné par les participants, nous avons enregistré la durée de chaque essai imaginé. Après chaque bloc de travail, nous avons demandé aux participants d'estimer la qualité de leur imagerie par le biais d'une échelle de Likert (1 : très difficile à ressentir/voir ; 7 : très facile à ressentir/voir ; 2 à 6 : scores intermédiaires). De plus, avant le début de la session expérimentale, les participants du Groupe Entraînement Mental ont complété le questionnaire MIQ-R (revised version of the Motor Imagery Questionnaire, Hall and Martin 1997).

Les participants du Groupe Contrôle ont regardé un film documentaire (« Home », de Y. Arthus-Bertrand, 2009), non exigeant cognitivement (Rozand et al. 2015), pendant 30 minutes (correspondant à la durée approximative de l'entraînement mental).

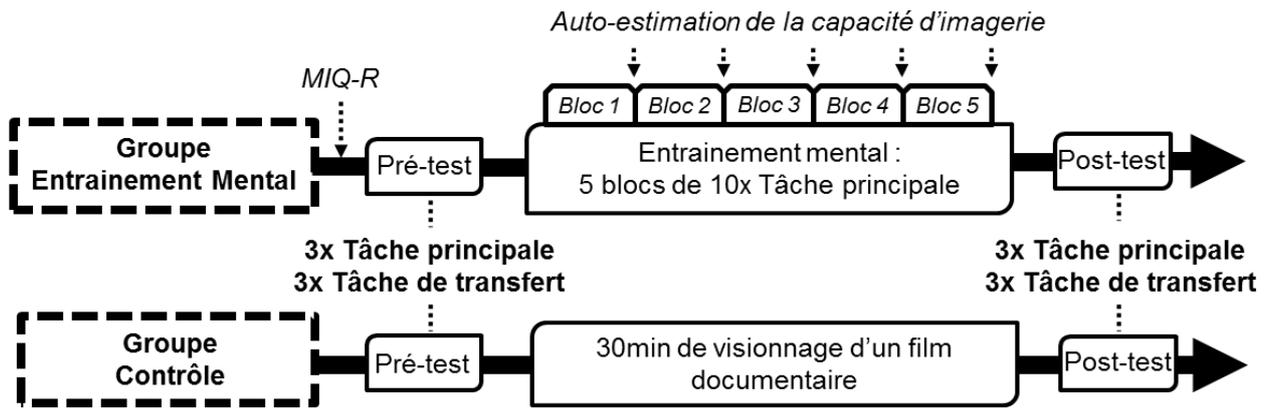


Figure 24. Procédure expérimentale. Les deux groupes effectuaient une tâche principale et de transfert, en pré- et post-test. Le groupe Entraînement mental a répété mentalement la tâche principale. La capacité à imaginer a été évaluée avant l'entraînement avec le MIQ-R, et pendant l'entraînement par l'estimation de la qualité d'imagerie du mouvement principal. Le groupe Contrôle a visionné un film non demandant cognitivement.

Afin de s'assurer de l'immobilité des sujets au cours de l'entraînement mental, nous avons enregistré en continu l'activité EMG (Electromyographique) des muscles Biceps Brachial (BB) et Triceps Brachial (TB) du bras droit. Nous avons comparé les valeurs obtenues au cours de l'imagerie avec les valeurs obtenues au repos lors d'un enregistrement de 4 minutes effectué avant l'entraînement. Les électrodes de surface circulaires (d'un diamètre de 10mm) étaient positionnées sur le ventre musculaire, à une distance de 20mm (centre à centre). L'électrode de référence a été placée sur l'épicondyle du coude. Une faible résistance entre les deux électrodes a été obtenue en rasant la peau et en la nettoyant avec de l'alcool. Les tests de Wilcoxon, pour données non paramétriques, ne révèlent pas de différence significative entre l'activité musculaire enregistrée au repos (BB : $4.2 \pm 2.1 \mu\text{V}$; TB $4.5 \pm 1.7 \mu\text{V}$) et au cours de l'imagerie (BB : $2.4 \pm 0.1 \mu\text{V}$; TB $5.9 \pm 2.8 \mu\text{V}$), que ce soit pour le BB ou pour le TB (pour tous, $P > 0.05$).

○ **Analyses statistiques**

Nous avons commencé par vérifier la normalité des données grâce au test de Shapiro-Wilk. La durée des mouvements réels enregistrés en pré-test et en post-test ne suivant pas une loi normale ($P < 0.05$), nous avons utilisé des tests non-paramétriques. Nous avons d'abord comparé la performance initiale (pré-test) du Groupe Entraînement Mental et du Groupe Contrôle, pour chaque tâche, avec un test de Mann-Whitney. Afin d'évaluer l'amélioration de la performance entre le pré- et le post-test (calculée par la formule : $[(\text{pré-test} - \text{post-test}) / \text{pré-test}]$), nous avons moyenné les performances des trois pré-tests et des trois post-tests, et nous avons réalisé un test de Wilcoxon pour chaque tâche (tâche principale et tâche de transfert) et pour chaque groupe (Groupe Entraînement Mental et Groupe Contrôle). Enfin, nous avons analysé la corrélation entre l'amélioration de la performance sur les deux tâches par une régression linéaire. La taille de l'effet de Cohen (d de Cohen) a été calculée pour chaque condition.

Concernant la durée des mouvements imaginés, les données suivaient une loi normale ($P > 0.05$) et la sphéricité des données était respectée (test de Mauchly, $P > 0.05$). Nous avons donc utilisée une ANOVA à mesures répétées pour analyser l'évolution de la durée de ces mouvements imaginés, avec le facteur BLOC comme facteur intra-sujet (bloc 1 à 5). Le test Post-hoc de Bonferroni a été utilisé pour les comparaisons 2 à 2. Nous avons également testé la corrélation linéaire entre l'amélioration de la performance et l'évolution de la durée des mouvements imaginés au cours de l'entraînement. Ce dernier paramètre était mesuré comme suit : $[(\text{durée IM bloc 1} - \text{durée IM bloc 5}) / \text{durée IM bloc 1} \times 100]$.

Afin de déterminer s'il était possible de prédire l'amélioration de la performance par la capacité initiale d'imagerie, nous avons utilisé des analyses de régression linéaire entre le pourcentage d'amélioration de la performance et le MIQ-R ainsi qu'avec le score d'auto-estimation rapporté après le premier bloc d'entraînement mental. Pour finir, afin d'évaluer l'influence de l'évolution de l'auto-estimation sur la performance motrice au cours de l'entraînement mental, nous avons corrélé le pourcentage d'amélioration de la performance avec le score d'auto-estimation obtenu après chaque bloc d'entraînement mental.

Résultats

○ Amélioration de la performance suite à l'entraînement mental

La figure 25 représente la durée moyenne (+erreur standard) des mouvements réels enregistrés en pré- et post-test pour chacun des groupes et pour chacune des tâches. Les groupes Entraînement Mental et Contrôle présentaient des performances initiales équivalentes lors du pré-test, que ce soit pour la tâche principale ($P=0.61$; $Z=0.515$), ou pour la tâche de transfert ($P=0.72$; $Z=0.357$). A noter que le temps d'exécution de la tâche de transfert était plus court que celui de la tâche principale car les contraintes inertielles étaient réduites. Le Groupe Entraînement Mental montre une amélioration de la performance après l'entraînement pour la tâche principale ($+12.1 \pm 5.7$ %, $IC_{95\%}$ [8.7 ; 15.5], $Z=3.33$, $P<0.001$, $d=0.99$) et pour la tâche de transfert ($+7.1 \pm 7.5$ %, $IC_{95\%}$ [2.5 ; 11.6], $Z=2.77$, $P<0.01$, $d=0.61$). Nous pouvons noter, de plus, une corrélation positive entre le pourcentage d'amélioration de la performance entre la tâche principale et la tâche de transfert ($R=0.61$, $P=0.03$). Au contraire, le Groupe Contrôle ne montre pas de diminution du temps d'exécution des mouvements pour chacune des tâches ($+2.7 \pm 5.0$ %, $IC_{95\%}$ [-7.3 ; 1.9], $Z=0.41$; $P=0.68$; $d=0.29$ pour la tâche principale ; - 2.3 \pm 4.8 %, $IC_{95\%}$ [-2.2 ; 6.8], $Z=1.51$; $P=0.13$; $d=0.26$ pour la tâche de transfert).

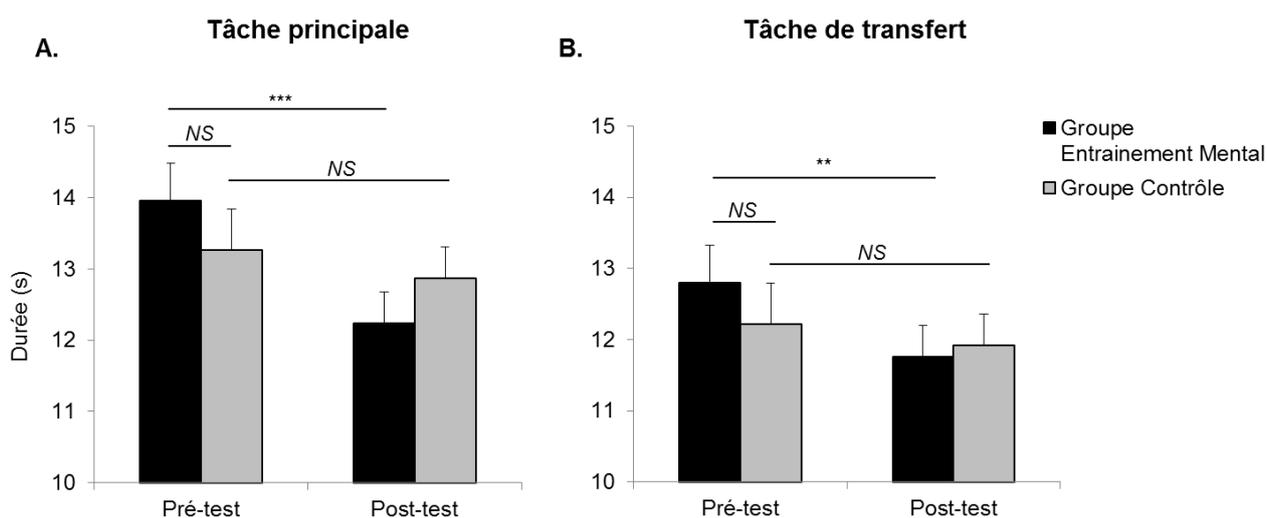


Figure 25. Durées moyennes (+erreur standard) des mouvements enregistrées lors des pré- et post-test de la tâche principale (A.) et de la tâche de transfert (B.), pour chaque groupe. La durée d'exécution a diminué pour les deux tâches uniquement pour le groupe Entraînement Mental. ** $P<0.01$, *** $P<0.001$, NS: non significatif.

○ **Evolution de la durée des mouvements imaginés au cours de l'entraînement mental**

La figure 26 montre la durée moyenne des 10 mouvements imaginés pour chaque bloc. Nous observons une diminution progressive de la durée des mouvements imaginés au cours de l'entraînement mental ($F_{4,48}=4.81$, $P < 0.01$). Le test Post-hoc de Bonferroni montre des différences significatives entre les blocs 1 et 3 ($P = 0.03$) et entre les blocs 1 et 5 ($P < 0.01$). Cependant, la diminution de la durée des mouvements imaginés entre le bloc 1 et 5 n'est pas corrélée avec le pourcentage d'amélioration de la performance sur la tâche principale ($R=0.52$; $P=0.56$).

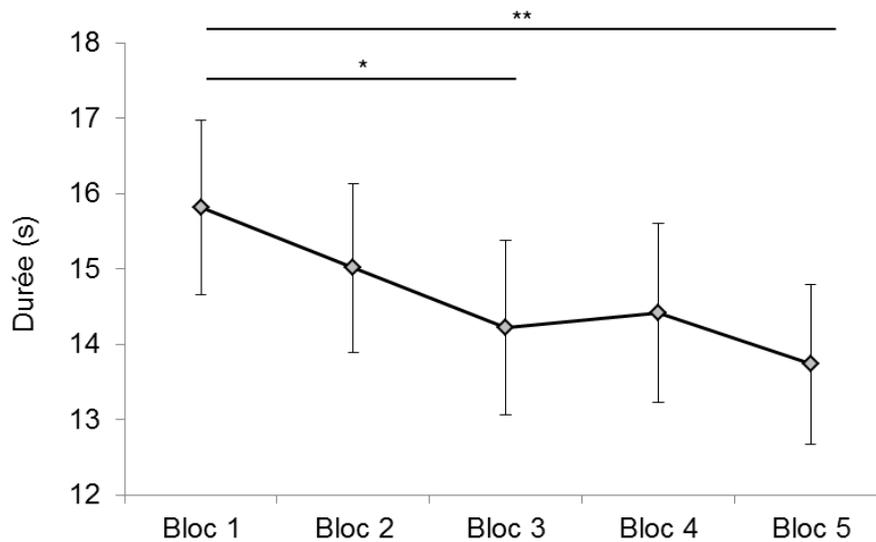


Figure 26. Evolution de la durée moyenne des mouvements imaginés pour chaque bloc (+erreur standard). La durée des mouvements imaginés est plus courte pour les blocs 3 et 5 par rapport au bloc 1. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$.

○ **Influence de la capacité d'imagerie sur l'amélioration de la performance motrice**

Le tableau 1 présente les scores obtenus aux questionnaires de qualité d'imagerie (MIQ-R et auto-estimation) avant et pendant l'entraînement mental. Les résultats ne montrent pas de corrélation significative entre le score obtenu au MIQ-R et l'amélioration de la performance ($R=0.41$; $P=0.17$; Figure 27A), ni entre le score d'auto-estimation obtenu au début de l'entraînement (bloc 1) et l'amélioration de la performance ($R=0.44$; $P=0.13$; Figure 27B).

	MIQ-R		Auto-estimation			
	Avant l'entraînement	Bloc1	Bloc 2	Bloc 3	Bloc 4	Bloc 5
Moyenne (ES)	46.9 (5.3)	4.8 (0.8)	5.5 (0.8)	5.3 (1.1)	5.4 (0.9)	5.2 (1.2)
95% IC	43.7; 50.1	4.3; 5.3	5.1; 6.0	4.6; 6.0	4.9; 5.9	4.4; 5.9
Max	54	6	7	7	6	7
Min	38	4	4	3	4	3

Tableau 1: Scores de qualité d'imagerie avant et pendant l'entraînement mental.

Cependant, nous avons observé qu'une corrélation positive entre le score obtenu à l'auto-estimation et l'amélioration de la performance apparaissait progressivement au cours de l'entraînement mental (Figure 27C) pour le bloc 2 ($R=0.48$; $P=0.1$) et pour le bloc 3 ($R=0.49$; $P=0.09$). Cette corrélation devenait significative pour le bloc 4 ($R=0.61$, $P=0.03$) et pour le bloc 5 ($R=0.58$, $P=0.04$).

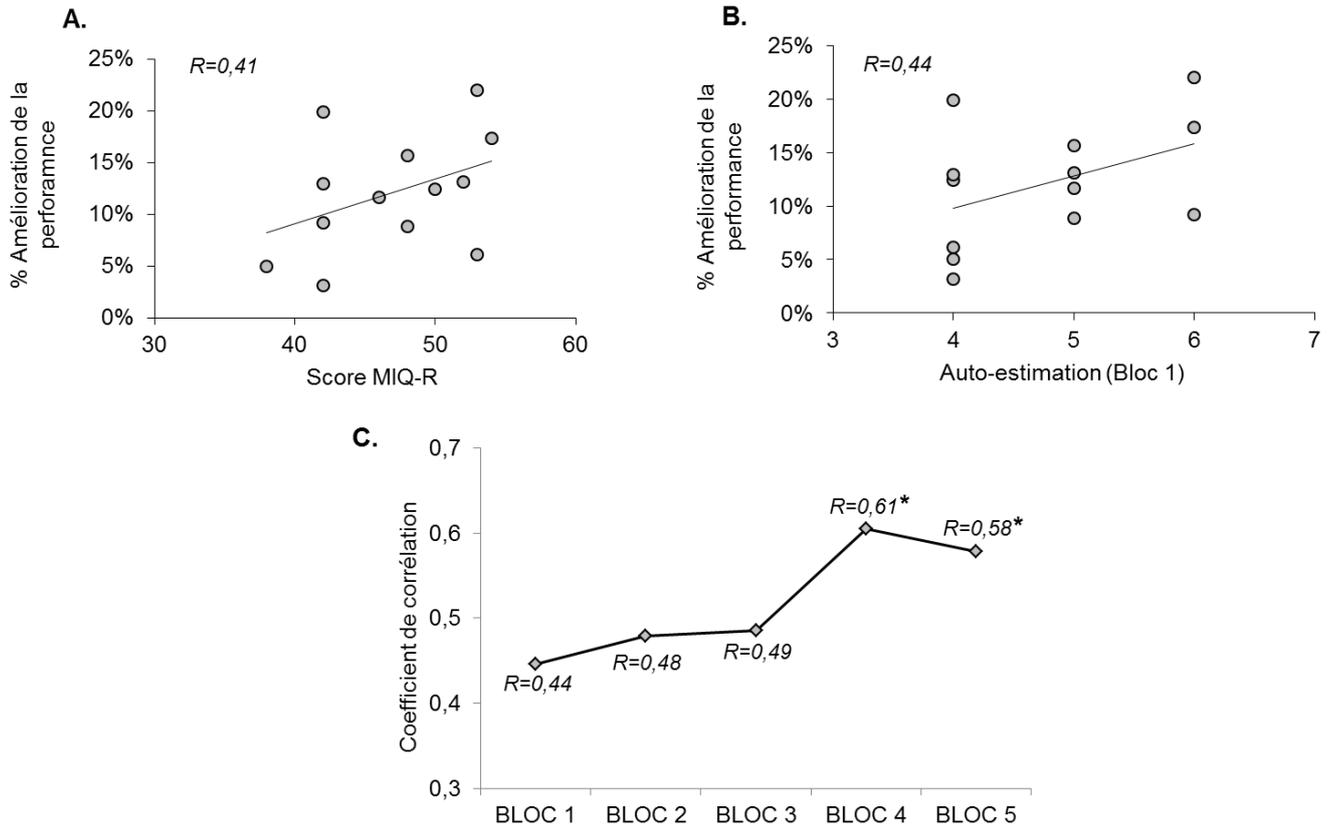


Figure 27. Corrélation entre le pourcentage d’amélioration de la performance et le score obtenu au MIQ-R (A.) et le score obtenu à l’auto-estimation du bloc 1 (B.). Evolution de la corrélation entre le score obtenu à l’auto-estimation au cours de l’entraînement et le pourcentage d’amélioration de la performance. $*P<0.05$.

Discussion

Dans cette première étude, nous avons confirmé que l’entraînement par imagerie motrice induisait une augmentation de la performance sur une tâche motrice utilisée en clinique. En effet, le temps pour exécuter la tâche principale a significativement diminué pour le groupe ayant bénéficié de l’entraînement mental, contrairement au groupe contrôle. En accord avec les résultats de précédentes études (e.g., Gentili et al. 2006), nous observons

également une généralisation de l'amélioration de la performance motrice puisque les sujets du groupe entraînement mental ont également diminué le temps nécessaire à la réalisation de la tâche de transfert, qui correspondait à une tâche miroir de la tâche principale. D'ailleurs, nous avons noté une corrélation positive entre l'amélioration de la performance sur les deux tâches : une meilleure amélioration de la performance sur la tâche principale correspondait à une meilleure amélioration de la performance sur la tâche de transfert. De plus, nos résultats ont également montré une diminution de la durée des mouvements imaginés au cours de l'entraînement mental, bien qu'elle ne soit pas corrélée avec la diminution du temps d'exécution de la tâche principale.

Toutefois, les capacités initiales d'imagerie, pour des mouvements globaux (MIQ-R) ou associés à la tâche d'entraînement (auto-estimation), n'ont pas pu prédire l'amélioration de la performance motrice. Cependant, l'évolution des capacités d'imagerie au cours de l'entraînement semble influencer de manière positive l'amélioration de la performance. Ce résultat suggère que les personnes avec des capacités d'imagerie modérées pourraient tout de même améliorer leur performance motrice après une simple session d'entraînement mental. La capacité d'imagerie motrice serait donc un processus dynamique, pouvant évoluer au cours de l'entraînement mental. Par conséquent, se concentrer sur la qualité des images motrices simulées au cours de l'entraînement serait plus important que le niveau initial de capacité d'imagerie.

Une limite de cette étude se situe dans le fait que seulement des individus sains et avec des capacités d'imagerie modérée ont participé (score moyen au MIQ-R 46.9 ± 5.3 ; min = 38 ; max = 54 ; pour un score maximal de 56). Pour approfondir la question, il serait intéressant de tester l'influence de la capacité d'imagerie chez les patients souffrant de déficiences cognitives et/ou motrices, pour lesquels les capacités d'imagerie initiales pourraient être plus faibles, voir même déficitaires.

Une analyse plus fine effectuée sur les résultats de cette étude nous a amené au questionnement de la deuxième expérimentation. En effet, dans les résultats présentés ci-dessus, nous nous sommes intéressés, comme dans beaucoup d'autres études, à l'amélioration des performances globales. En effet, nous avons moyenné le temps d'exécution des trois essais réalisés en pré-test et des trois essais en post-test. Ainsi, nous avons observé une amélioration des performances motrices suite à l'entraînement mental. Or, nous pourrions considérer que les véritables bénéfices de l'entraînement mental correspondraient à une

diminution significative du temps d'exécution du mouvement entre le dernier essai réalisé avant l'entraînement et le premier essai réalisé juste après celui-ci. Dans cette première étude, nous n'observons pas de différence significative entre ces deux essais pour le groupe Entraînement mental. Toutefois, un effet Groupe (Entraînement mental vs. Contrôle) est mesuré, montrant une influence des répétitions imaginées. Ce résultat nous amène à nous questionner sur la réelle efficacité d'une courte session d'entraînement mental sur l'amélioration des performances motrices. Cette problématique a fait l'objet de notre deuxième étude.

Etude 2

Entrainement mental et mémoire motrice :

Sujets jeunes et sujets âgés

Introduction

L'analyse plus fine des résultats de l'étude 1 semble indiquer que l'amélioration de la performance ne soit due qu'aux répétitions physiques des tests. Le premier objectif de cette deuxième étude était d'analyser de façon plus approfondie l'évolution, essai par essai, des répétitions physiques avant et après un entraînement mental, pour une population jeune et âgée. En effet, pour cette dernière, un déficit de mémoire est généralement observé, c'est-à-dire que la performance améliorée après quelques essais réels retourne à son niveau initial après une période d'inactivité, même de courte durée (Malone and Bastian 2016).

Le vieillissement physiologique est en effet associé à des changements structuraux et neurophysiologiques au niveau du système nerveux central (Bishop et al. 2010). Cela induit des limitations au niveau des capacités fonctionnelles (Lustig et al. 2009), des déficits concernant les performances motrices (Seidler et al. 2010) ainsi qu'une altération générale de la fonction cognitive (Andrews-Hanna et al. 2007; Bishop et al. 2010). Les processus de mémoire sont notamment largement détériorés par ce processus de vieillissement (pour revue, Light 1991; Verhaeghen et al. 1993), impactant le contrôle moteur, l'apprentissage moteur et l'autonomie (Evans 1984; Galganski et al. 1993). Comme nous l'avons largement évoqué précédemment, lors de l'apprentissage moteur, l'élaboration d'une mémoire motrice est essentielle pour enregistrer, au niveau cortical, les performances motrices nouvellement acquises (Classen et al. 1998). Lors du processus de vieillissement, cette mémoire paraît largement altérée (Sawaki et al. 2003). Bien que les personnes âgées préservent en partie leur capacité à apprendre un mouvement totalement nouveau, un déficit de mémoire motrice est très rapidement observable, même après une courte pause sans pratique (Seidler 2007; Malone and Bastian 2016).

Actuellement, des méthodes basées sur la médication sont utilisées pour compenser le déficit de mémoire motrice observé lors du vieillissement. Dans un paradigme expérimental similaire à celui de Classen et al. (1998), dans lequel des mouvements du pouce étaient induits par la SMT, Flöel et al. (2005) ont montré que la prise de Dopamine¹ avant un entraînement permettait la modification du codage des réseaux neuronaux chez les personnes âgées, contrairement au groupe ayant pris le placebo pour lequel les auteurs ont observé une absence de modifications neurophysiologiques. D'autres méthodes alternatives, telle que l'imagerie

¹ Neuromodulateur, facilitant les connexions synaptiques

motrice, pourraient induire les mêmes effets. Réellement, une prise en charge par imagerie motrice a montré des résultats positifs dans le cadre de la rééducation, chez des patients atteints d'un accident vasculaire cérébral (Jackson et al. 2001; de Vries and Mulder 2007), de la maladie de Parkinson (Tamir et al. 2007) ou chez des sportifs après une blessure périphérique (Lebon et al. 2012b). Cependant, aucune étude ne s'est intéressée à explorer les effets positifs d'un entraînement mental pour compenser le déficit de mémoire motrice observé chez les personnes âgées saines. Pourtant, de nombreux résultats ont montré la préservation des capacités d'imagerie chez la personne âgée, que ce soit par l'évaluation via des questionnaires subjectifs (Malouin et al. 2007; Mulder and Hochstenbach 2007), ou par le respect de la congruence temporelle entre mouvement imaginé et mouvement réel (Skoura et al. 2005; Schott and Munzert 2007; Skoura et al. 2008; Personnier et al. 2010b). Altermann et al. (2014) ont même montré l'influence positive d'un entraînement mental réalisé juste après un entraînement physique sur les performances motrices des personnes âgées. La combinaison des deux méthodes d'apprentissages a induit de meilleures améliorations de la performance que la pratique physique seule.

Le second objectif de cette étude était donc d'évaluer l'efficacité d'un entraînement par imagerie motrice pour atténuer ou éventuellement supprimer le déficit de mémoire motrice observé après une très courte pause chez les personnes âgées saines. En plus des vingt sujets jeunes recrutés dans l'étude précédente, nous avons recruté vingt-trois personnes âgées de 69 à 80 ans. Nous avons ainsi constitué quatre groupes, réalisant un entraînement mental ou une tâche cognitive neutre ('contrôle'). La tâche étudiée était identique à celle de l'étude 1, à savoir la version modifiée du Nine Hole Peg Test (NHPTm). Nous avons émis l'hypothèse que les répétitions imaginées du mouvement pouvait compenser le déficit de mémoire motrice chez les personnes âgées.

Procédure expérimentale

○ Participants

Après avoir donné leur consentement, quarante-trois sujets, droitiers, ont participé à cette expérience. Aucun d'entre eux ne présentait de désordre neurologique ou physique. Ils ont été répartis en quatre groupes : Groupe Contrôle Jeunes (n=7; âge moyen: 28 ± 7 ans, 4 femmes), Groupe Entraînement Mental Jeunes (n=13; âge moyen: 27 ± 4 ans, 6 femmes), Groupe Contrôle Agés (n=10; âge moyen: 74 ± 6 ans, 9 femmes, $MMSE^2=29\pm 1$) et Groupe Entraînement Mental Agés (n=13; âge moyen: 72 ± 4 ans, 7 femmes, $MMSE=29\pm 1$). Certains sujets ont été recrutés dans les deux groupes (Entraînement Mental et Contrôle) avec une période de minimum de trois mois entre les deux passations.

○ Procédure expérimentale

Le dispositif expérimental était semblable à celui utilisé lors de l'étude 1. Les participants étaient confortablement assis en face d'une table sur laquelle était positionnée la version modifiée du Nine Hole Peg Test (NHPTm, Figure 23). Les consignes étaient également les mêmes : déplacer le plus rapidement possible les 9 bâtonnets d'un emplacement à un autre, dans un ordre prédéterminé. Ici, une seule séquence était utilisée (tâche motrice de l'étude 1). Les participants devaient déplacer le bâtonnet positionné en 1 vers l'emplacement A, le 2 vers le B, etc. Une fois tous les bâtonnets positionnés au niveau des lettres, la consigne était d'enlever chacun des bâtonnets le plus rapidement possible, un par un, et d'aller les positionner dans la boîte 1, en commençant par le bâtonnet positionné en A.

Tous les groupes ont réalisé trois essais réels (un total de 108 mouvements ; 36 mouvements de bras par essai) en Pré-test et en Post-test (Figure 28). Nous avons mesuré la durée de chacun des mouvements, en commençant l'enregistrement lorsque le sujet touchait le premier bâtonnet, et en terminant lorsqu'il posait le dernier. Entre les pré- et post-tests, les participants des deux 'Groupes Contrôles' ont regardé un film documentaire (« Home », de Y. Arthus-Bertrand, 2009), non exigeant cognitivement (Rozand et al. 2015), pendant 30

² MMSE : Mini Mental State Examination. Outil d'évaluation globale des fonctions cognitives (seuil discriminant = 24).

minutes (étant la durée approximative de l'entraînement mental). Les deux groupes 'Entraînement Mental' se sont entraînés mentalement pendant environ 30 minutes sur le NHPTm. Les instructions concernant les mouvements imaginés étaient les mêmes que dans l'étude 1. Ils ont effectué 50 essais imaginés, répartis en 5 blocs de travail, avec 5 secondes de repos entre chaque essai et une minute entre chaque bloc, afin de s'affranchir d'une éventuelle fatigue mentale (Rozand et al. 2016).

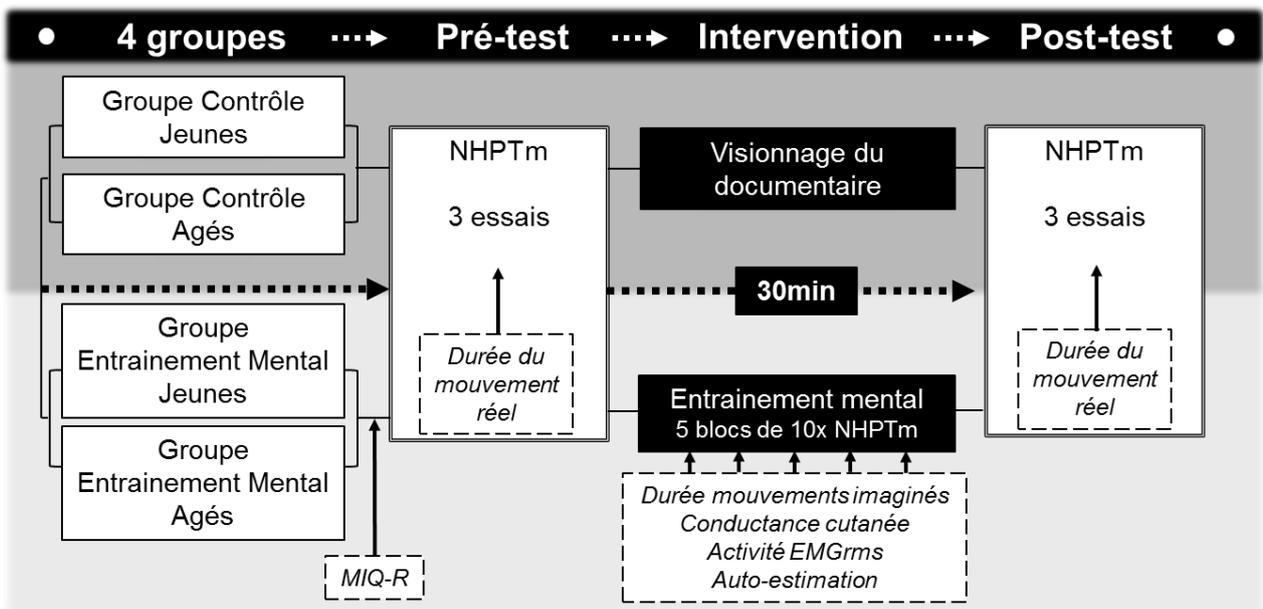


Figure 28. Procédure expérimentale. Les quatre groupes réalisaient trois essais, en pré- et post-test, sur le NHPTm. Les deux groupes Entraînement mental ont répété mentalement la tâche. Les deux groupes Contrôle ont visionné un film non demandant cognitivement.

Nous avons évalué la capacité d'imagerie des sujets jeunes et âgés à travers deux méthodes complémentaires. Tout d'abord, avant le début de la session expérimentale, les participants des deux Groupes Entraînement Mental ont complété le questionnaire MIQ-R (Hall and Martin 1997). En plus de cela, à la fin de chaque bloc d'entraînement mental, les sujets nous rapportaient l'auto-estimation de la qualité de leurs mouvements imaginés, sur une échelle de Likert à 7 points. L'analyse statistique (test-T effectués pour des échantillons indépendants, Jeunes vs Agés) n'a révélé aucune différence significative, que ce soit pour le MIQ-R ($t=0.43$; $P = 0.67$) ou pour le score d'auto-estimation ($t=-1.22$; $P = 0.23$). La figure

29 montre les valeurs moyennes (+ écart-type) des scores obtenus pour le MIQ-R et pour l'auto-estimation.

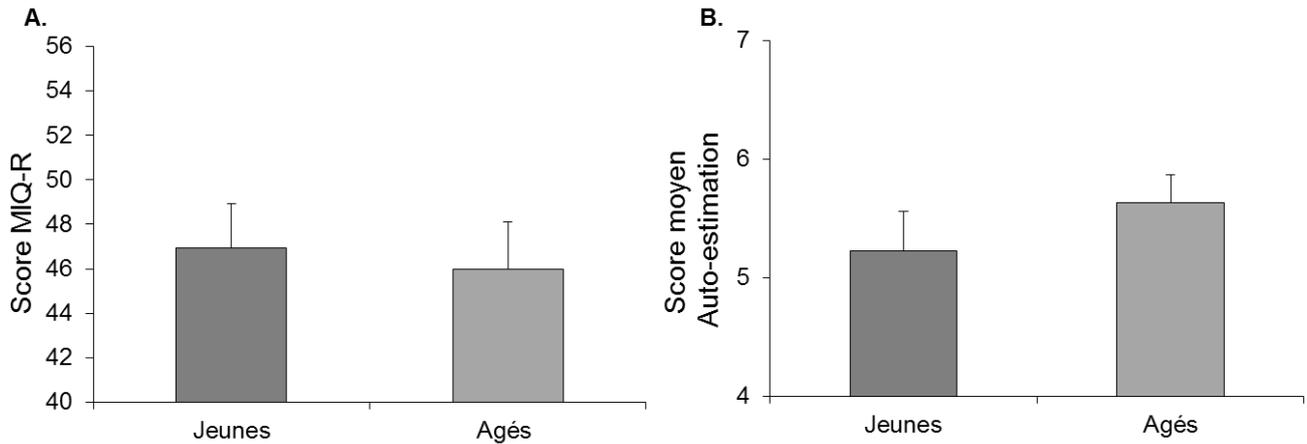


Figure 29. Score MIQ-R (revised version of Movement Imagery Questionnaire) pour les Groupes Entraînement Mental Jeunes et Agés (A.) et la moyenne des scores obtenus (moyenne des 5 blocs d'entraînement mental) à l'auto-estimation (B.).

Afin de s'assurer de l'immobilité des sujets au cours de l'entraînement mental, nous avons enregistré en continu l'activité EMG (Electromyographique) des muscles Biceps Brachial (BB) et Triceps Brachial (TB) du bras droit. Nous avons comparé les valeurs obtenus au cours de l'imagerie avec les valeurs obtenues au repos lors d'un enregistrement de 4 minutes effectué avant l'entraînement. Les électrodes de surface circulaires (d'un diamètre de 10mm) étaient positionnées sur le ventre musculaire, à une distance de 20mm (centre à centre). L'électrode de référence a été placée sur l'épicondyle du coude. Une faible résistance entre les deux électrodes a été obtenue en rasant la peau et en la nettoyant avec de l'alcool. Les tests de Wilcoxon, pour données non paramétriques, ne révèlent pas de différence significative entre l'activité musculaire enregistrée au repos et au cours de l'imagerie, que ce soit pour le BB ou pour le TB (pour tous, $P > 0.05$).

	EMG BB (μV)		EMG TB (μV)	
	Repos	Imagerie	Repos	Imagerie
Jeunes	4.2 \pm 2.1	2.4 \pm 0.1	4.5 \pm 1.7	5.9 \pm 2.8
Agés	4.3 \pm 1.8	4.1 \pm 0.1	10.6 \pm 3.8	14.0 \pm 2.8

Tableau 2: EMG_{RMS} (\pm erreur-type) enregistrée au repos et en imagerie pour le muscle biceps brachial (BB) et triceps brachial (TB), pour les deux groupes 'Entraînement Mental' (Jeunes et Agés).

De plus, pour vérifier l'implication cognitive des sujets au cours de l'entraînement mental, nous avons recueilli leur niveau d'éveil par l'enregistrement de l'activité électrodermale (Oishi et al. 2000a). Nous avons utilisé une paire d'électrodes placées sur la deuxième phalange de l'index et de l'annulaire de la main droite. Nous avons ainsi pu mesurer le niveau de conductance cutanée (CC) entre le début (dCC) et la fin (fCC) de l'entraînement. Nous avons calculé un ratio nous permettant d'analyser d'éventuelles modulation du niveau d'éveil : $(fCC - dCC) / dCC$. Un niveau d'éveil constant sera caractérisé par un ratio proche de 0. L'activité EMG et l'activité électrodermale ont été enregistrées grâce au Logiciel LabChart (LabChart 7, AD instruments) et analysées *a posteriori*.

○ Analyse statistique

Nous avons vérifié la normalité des données par un test de Shapiro-Wilk. Nous avons utilisé des tests paramétriques (tests de Student, ANOVA et Post-hoc de Tukey) quand les données suivaient une loi normale. Dans le cas contraire ($P > 0.05$), nous avons utilisé des tests non-paramétriques (ANOVA de Friedman et tests de Wilcoxon).

Pour commencer, nous avons comparé l'amélioration de la performance globale pour chacun des groupes entre pré- et post-tests. Nous avons moyenné la durée des 3 essais réalisés en pré-tests et des 3 essais réalisés en post-tests. Nous avons réalisé un test de Student entre pré- et post-tests pour chaque groupe.

Nous avons ensuite comparé l'évolution des performances essai par essai. Nous avons d'abord comparé la performance initiale (i.e., 1^{er} essai du Pré-test) de chaque groupe par une ANOVA, pour s'assurer d'un niveau de performance initial équivalent. Afin d'évaluer l'amélioration de la performance motrice au cours des pré-tests (1, 2 et 3), nous avons réalisé une ANOVA à mesures répétées et des analyses Post-hoc de Tukey pour les deux Groupes Contrôles et pour le Groupe Entraînement Mental Agés. Pour le Groupe Entraînement Mental Jeunes, nous avons effectué une ANOVA de Friedman et des tests de Wilcoxon.

Afin de mesurer l'impact d'une tâche cognitive neutre (visionnage du film) ou de l'entraînement mental sur l'amélioration de la performance, nous avons comparé (avec une ANOVA à mesures répétées pour chaque groupe séparément) la performance réalisée lors dernier pré-test (Pré-test 3) et lors des trois essais réalisés en post-test.

Enfin, pour mesurer les éventuelles modulations du niveau d'éveil au cours de l'entraînement mental, nous avons utilisé un test-T comparant le ratio calculé ((fCC – dCC)/dCC) avec une valeur de référence, i.e. 0.

Résultats

○ Evolution globale de la performance motrice en pré- et post-tests

Les tests de Student révèlent une amélioration significative de la performance (moyennée sur les 3 essais) pour les groupes Entraînement Mental Jeunes et Agés ($t = 6.83$, $P < 0.001$ et $t = 4.19$, $P < 0.01$, respectivement ; figure 30) mais pas pour les groupes Contrôle Jeunes et Agés ($t = 1.50$, $P = 0.18$ et $t = -1.11$, $P = 0.29$, respectivement).

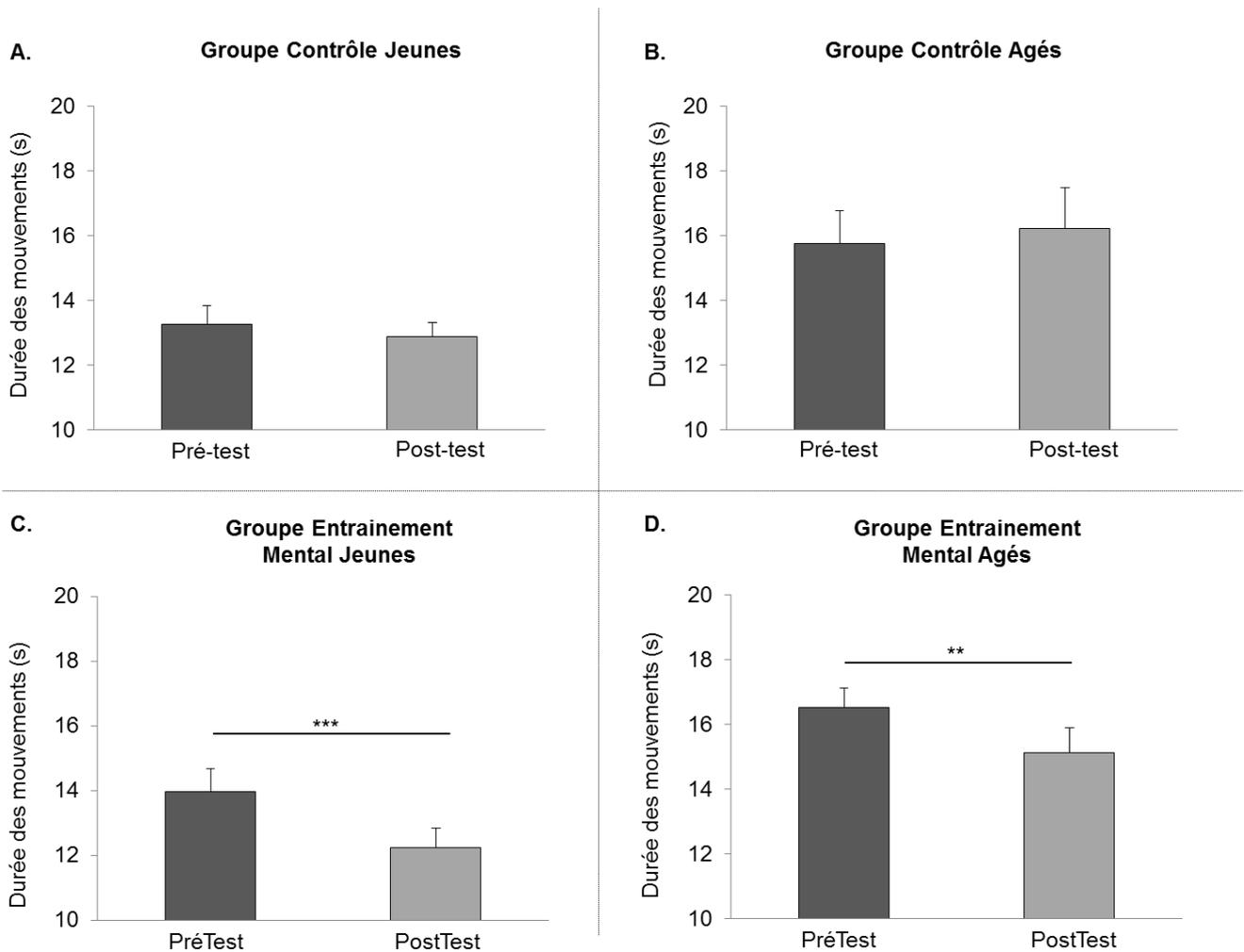


Figure 30. Evolution de la durée d'exécution des mouvements au cours de Pré- et des Post-tests. Seuls les groupes ayant suivi un entraînement mental montrent une amélioration de la performance. ** : $p < 0.01$ et *** : $p < 0.001$.

○ Evolution de la performance motrice lors des Pré-tests

La figure 31 représente l'évolution de la durée d'exécution des mouvements essai par essai au cours des Pré- et des Post-tests. Concernant la performance initiale (i.e., 1^{er} essai du Pré-test), les résultats montrent globalement une meilleure performance initiale pour les Groupes Jeunes comparativement aux Groupes Agés (effet âge : $F_{3,38}=6.13$, $P < 0.01$). Il n'y a pas d'effet Entraînement (Contrôle vs Entraînement) et pas d'interaction.

Les analyses essai par essai de la session Pré-test montrent une diminution significative de la durée d'exécution des mouvements pour chaque groupe (Groupe Contrôle Jeunes: $F_{2,12}=9.11$, $P < 0.01$; Groupe Contrôle Agés: $F_{2,18}=6.41$, $P < 0.01$; Groupe Entraînement Mental Jeunes: $\chi^2=14.92$, $P < 0.001$; Groupe Entraînement Mental Agés: $F_{2,20}=16.80$, $P < 0.001$). Les analyses Post-hoc indiquent que les durées des mouvements des deuxième et troisième essais (pré-tests 2 et 3, respectivement) sont significativement plus courtes que la durée de mouvement du premier essai ($P < 0.05$, pour les deux comparaisons et tous les groupes). Les durées des mouvements des pré-tests 2 et 3 ne diffèrent pas significativement ($P > 0.05$, pour les 4 groupes).

○ **Performance motrice après la tâche cognitive neutre (Groupes Contrôle)**

Le Groupe Contrôle Jeunes ne montre pas de différence significative entre le 3^{ème} pré-test et les essais post-tests ($F_{3,18}=2.44$, $P = 0.1$; Figure 31A), indiquant que la performance motrice était préservée après le repos de 30 minutes, sans observer d'amélioration en Post-test. Au contraire, le Groupe Contrôle Agés montre un effet significatif de la pause ($F_{3,27}=6.08$, $P = 0.003$; Figure 31B). La durée du mouvement du post-test 1 était supérieure à celle enregistrée en pré-test 3 ($P < 0.01$), indiquant une détérioration de la performance motrice après une pause de 30 minutes. Nous avons observé une diminution significative de la durée du mouvement entre le post-test 1 et les post-tests 2 et 3 ($P = 0.03$ et $P < 0.01$ respectivement) mais pas de différence significative entre le pré-test 3 et les post-tests 2 et 3 ($P = 0.06$ et $P = 0.25$ respectivement).

○ **Performance motrice après l'entraînement mental (Groupes Entraînement Mental)**

A la place du visionnage du film documentaire, les Groupes Entraînement Mental Jeunes et Agés se sont entraînés mentalement sur le NHPTm pendant 30 minutes. Le Groupe Entraînement Mental Jeunes montre un effet significatif de l'entraînement ($F_{3,36}=8.62$; $P < 0.001$; Figure 31C). Alors que la durée du mouvement du post-test 1 ne diffère pas significativement de celle en pré-test 3 ($P = 0.1$), nous avons observé une diminution significative entre le pré-test 3 et les post-tests 2 ($P = 0.002$) et 3 ($P < 0.001$). Le Groupe Entraînement Mental Agés révèle également une différence significative ($F_{3,30}=5.08$; $P =$

0.006 ; Fig.31D). Pour ce groupe, la durée de mouvement du pré-test 3 n'est pas différente de celle des pré-tests 1 ($P = 0.85$) et 2 ($P = 0.53$), mais nous observons une diminution lors du post-test 3 ($P = 0.02$). Nous notons également une amélioration de la performance motrice au cours de la session post-test, avec une diminution significative du temps du mouvement entre les post-tests 1 et 3 ($P < 0.01$).

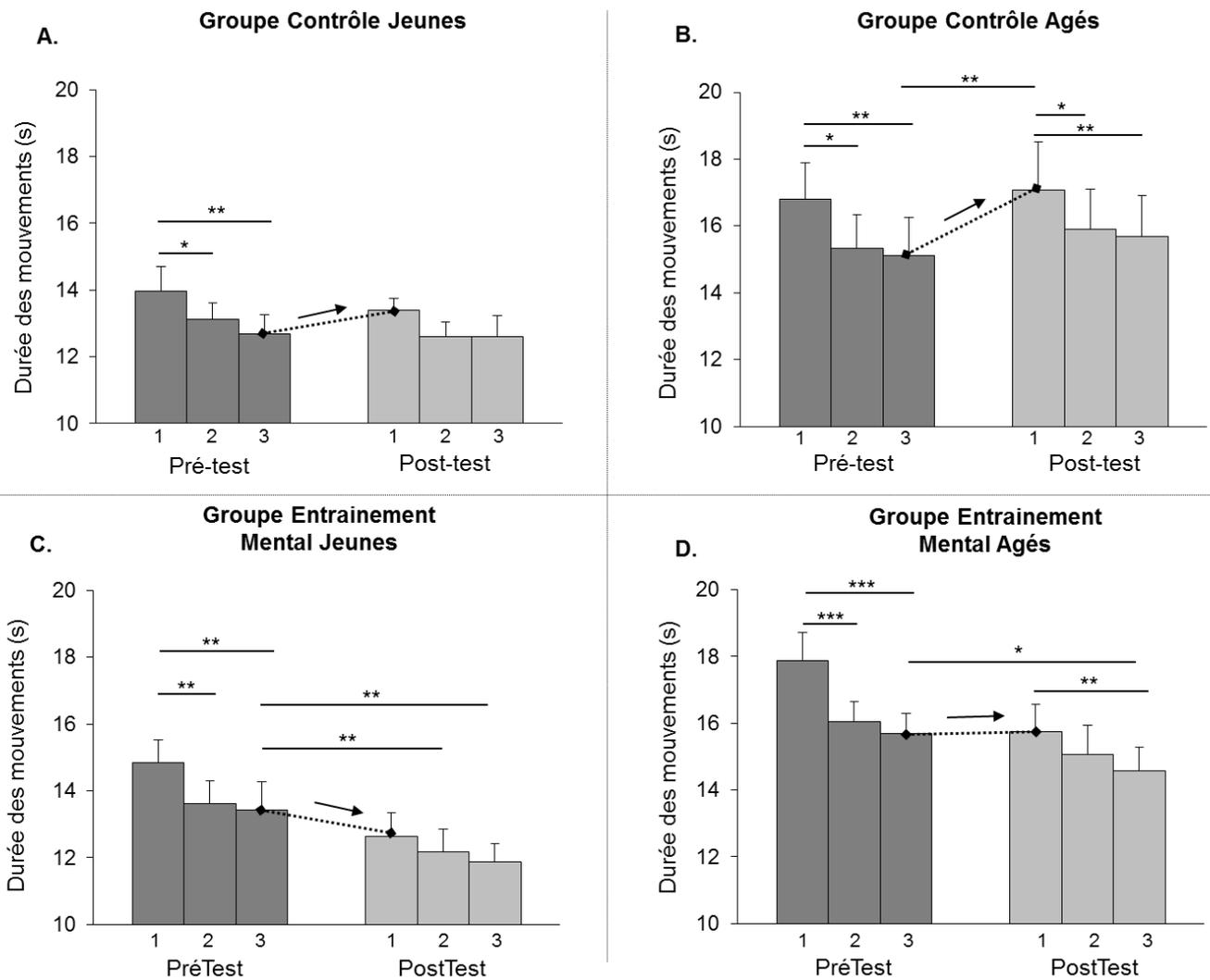


Fig. 4. Evolution de la durée d'exécution des mouvements au cours de Pré- et des Post-tests.

* : $p < 0.05$; ** : $p < 0.01$ et *** : $p < 0.001$.

La conductance cutanée (CC) a été stable entre le début (dCC) et la fin (fCC) de l'entraînement pour le Groupe Entraînement Mental Jeunes (dCC = 11.22 ± 2.23 ; fCC = 10.75 ± 2.50 ; $t = 0.73$; $P = 0.48$) et pour le Groupe Entraînement Mental Agés (dCC = 9.04 ± 1.34 ; fCC = 7.18 ± 1.93 ; $t = 0.55$; $P = 0.59$). Ce résultat montre que les participants ont maintenu leur niveau d'éveil tout au long de l'entraînement mental.

Discussion

L'analyse de l'évolution des performances motrices effectuée essai par essai nous a permis de mettre en avant la limite de moyenniser les performances de plusieurs essais. En effet, nombreux sont les protocoles expérimentaux dans lesquels plusieurs essais sont réalisés avant et après une session d'entraînement. La moyenne de ces essais cache l'habituation à la tâche au cours du pré-test mais également les véritables effets de l'entraînement mental.

Pour l'ensemble des groupes, les résultats ont montré dans un premier temps une amélioration des performances motrices au cours des trois essais réalisés en pré-test. Les sujets se sont tous habitués et accommodés à la tâche. Il est alors important de centrer l'analyse sur le dernier essai effectué avant l'entraînement mental ou le visionnage de la vidéo (pour les groupes Contrôle). Par l'analyse du premier essai réalisé en post-test, nous observons de premières différences entre les groupes. Pour le groupe Contrôle Jeunes, la durée des mouvements montre une tendance à l'augmentation (+ 4.6% par rapport au dernier essai pré-test). Pour le groupe Contrôle Agés, les processus d'habituation et d'accommodation à la tâche acquis lors du pré-test ont totalement été oubliés. Nous observons une augmentation significative de la durée du mouvement lors du post-test 1, avec un retour de la performance au niveau initial, c'est-à-dire mesurée lors du premier essai du pré-test. Ce résultat est en accord avec de précédentes études, dans lesquelles des processus de détérioration rapide de la mémoire motrice étaient décrits.

De façon intéressante, l'entraînement mental montre des effets positifs sur la performance. Pour le groupe Jeunes, nous avons observé une diminution, bien que marginale, de la durée du mouvement directement après l'entraînement. Progressivement, par les répétitions physiques des autres essais, la diminution devient significative, traduisant une réelle amélioration de la performance. Ce résultat marque une différence nette par rapport au groupe contrôle Jeunes, pour lesquels nous n'avons pas observé d'amélioration en post-test.

Pour le groupe Agés, les résultats viennent appuyer notre hypothèse de départ : l'entraînement mental permet de compenser le déficit de mémoire motrice, la performance étant similaire avant et après les répétitions mentales. L'imagerie motrice permettrait de mémoriser les apprentissages acquis lors des pré-tests. Par ailleurs, comme pour le groupe Jeunes, nous avons observé une diminution de la durée des mouvements au fil des répétitions physiques. La performance motrice était ainsi améliorée comparativement à celle observée à la fin du pré-test.

Bien qu'une simple session de pratique mentale ne puisse pas nécessairement conduire à une amélioration directe des performances motrices, les présents résultats montrent son influence positive dans la mémorisation de mouvements précédemment appris. A la suite d'un court entraînement mental, très peu de répétitions physiques suffisent à améliorer davantage les performances motrices.

Etude 3

Mécanismes neurophysiologiques de l'amélioration de la performance motrice par entraînement mental

Introduction

In fine, une courte session de pratique mentale ne semble impacter l'amélioration des performances motrices pour une population jeune mais permettrait toutefois de compenser un déficit de mémoire motrice pour une population âgée. Cependant, peu d'études se sont intéressées aux mécanismes neurophysiologiques mis en jeu en parallèle de ces modifications comportementales.

Principalement, il a été montré que l'entraînement mental, comme la pratique réelle, engendre des réorganisations au niveau cortical (Pascual-Leone et al. 1995). D'autres processus neuronaux, comme le renforcement des connexions synaptiques, semblent toutefois indispensables à l'encodage et la mémorisation de nouvelles habiletés motrices. En utilisant la technique de la SMT pour induire des mouvements isolés du pouce, Classen et al. (1998) ont montré que des répétitions réelles pouvaient modifier les propriétés d'un réseau neuronal de manière très rapide. Suite à une session d'apprentissage par répétitions physiques, un réseau de neurones, codant initialement des mouvements d'extension du pouce, contrôlait des mouvements dans une direction opposée. L'objectif de notre troisième étude était d'évaluer les mécanismes neurophysiologiques d'encodage et de mémorisation suite à un apprentissage par répétitions physiques. Inspiré du protocole de Classen et al. (1998), nous avons mesuré la direction et l'amplitude des mouvements avant et après un entraînement mental, au cours duquel les participants devaient imaginer un mouvement du pouce dans la direction ou non initialement induite par la SMT.

Afin d'attester des véritables effets des répétitions imaginées, nous avons étudié un processus très proche physiologiquement de l'imagerie motrice : la préparation du mouvement. Imagerie et préparation motrice activent des aires corticales similaires et l'imagerie motrice est souvent considérée comme la transition entre la préparation et l'exécution réelle (Jeannerod 2001). Toutefois, l'implication du réseau corticospinal est opposé : une diminution progressive de l'excitabilité corticospinale est observée au cours de la période préparatoire (Duque et al. 2010; Lebon et al. 2016) alors qu'une augmentation est mesurée lors de l'imagerie motrice (Yahagi et al. 1996; Kasai et al. 1997; Fadiga et al. 1998; Stinear and Byblow 2003; Stinear and Byblow 2004; Lebon et al. 2012a). Bien que similaire, ces deux processus ne feraient pas appel aux mêmes représentations mentales. Dans une deuxième expérience, nous avons alors remplacé la courte session d'entraînement mental par

un protocole au cours duquel les participants préparaient le mouvement, sans l'exécuter réellement.

Nous émettons l'hypothèse qu'un court entraînement par répétitions imaginées, contrairement à un entraînement de préparation motrice, modifierait la direction des mouvements initialement induite par la SMT.

Procédure expérimentale

○ Participants

Après avoir donné leur consentement, vingt-huit sujets droitiers (20 hommes, 8 femmes) ont participé à cette étude. Aucun d'entre eux ne présentait de désordre neurologique ou physique. Vingt sujets ont participé à la première expérimentation avec l'entraînement mental. Ils ont été réparti en trois groupes : un groupe 110° (n=7; âge moyen: 24 ± 2 ans, 5 hommes), un groupe 60° (n=6; âge moyen: 27 ± 5 ans, 5 hommes) et un groupe 0° (n=7; âge moyen: 27 ± 4 ans, 7 hommes). Pour la deuxième expérimentation, sur la préparation motrice, huit sujets ont été recrutés (n=8; âge moyen: 31 ± 9 ans, 6 hommes).

○ Procédure expérimentale

Dans cette étude, quatre protocoles expérimentaux ont été réalisés. Pour chacun d'entre eux, la variable dépendante mesurée était similaire : elle correspondait aux mouvements du pouce induits par SMT. Trois groupes ont participé à une première expérience, pour laquelle la tâche principale consistait à effectuer un entraînement mental, avec des consignes différentes pour chacun des groupes. Le quatrième groupe a participé à une deuxième expérience, pendant laquelle l'entraînement mental était remplacé par un entraînement de préparation motrice. Pour tous les protocoles, la position des sujets était identique (Figure 32A).

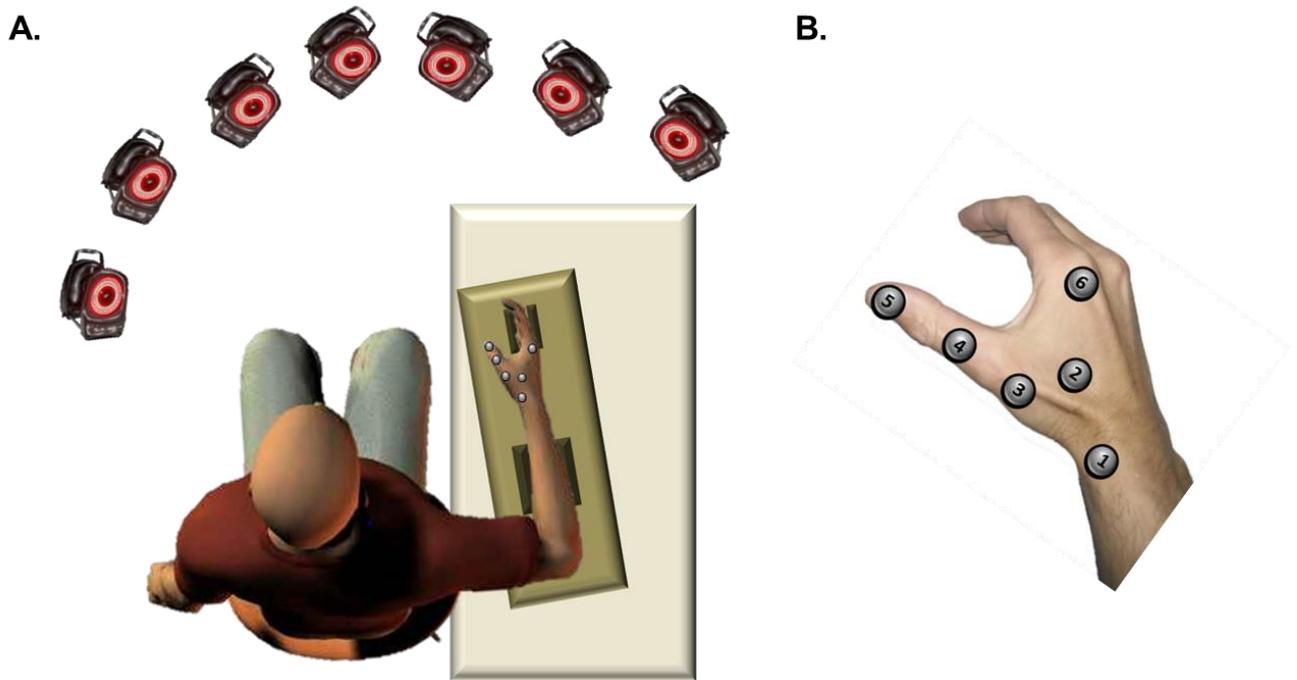


Figure 32. Dispositif expérimental (A.) et positionnement des marqueurs réfléchissants (B.) Les participants étaient assis, avec le bras droit reposant dans un dispositif permettant seulement des mouvements du pouce. L'analyse du mouvement a été réalisée grâce à sept caméras de capture du mouvement, enregistrant les déplacements de six marqueurs réfléchissants.

Ils étaient confortablement assis sur une chaise, le bras droit reposant sur une table placée à leur côté. Un support était positionné sur cette table, de manière à ce que le bras et la main soient maintenus de la même manière pour tous les sujets. Seul le pouce était libre et dégagé du dispositif de façon à ce que les mouvements puissent être enregistrés par un système de capture du mouvement (VICON, Oxford, UK) à 200 Hz. Sept caméras VICON ont été utilisées, permettant ainsi l'enregistrement des mouvements du pouce dans 3 axes (X : déplacements médio-latéraux ; Y : déplacements antéro-postérieurs ; Z : déplacements verticaux). Six marqueurs réfléchissants (10 mm de diamètre) ont été placés sur la main droite des sujets (Figure 32B).

Expérience 1 : entraînement mental

La procédure expérimentale des trois groupes participant à l'expérience 1 était similaire (Figure 33A). Les sujets venaient une seule fois au laboratoire.

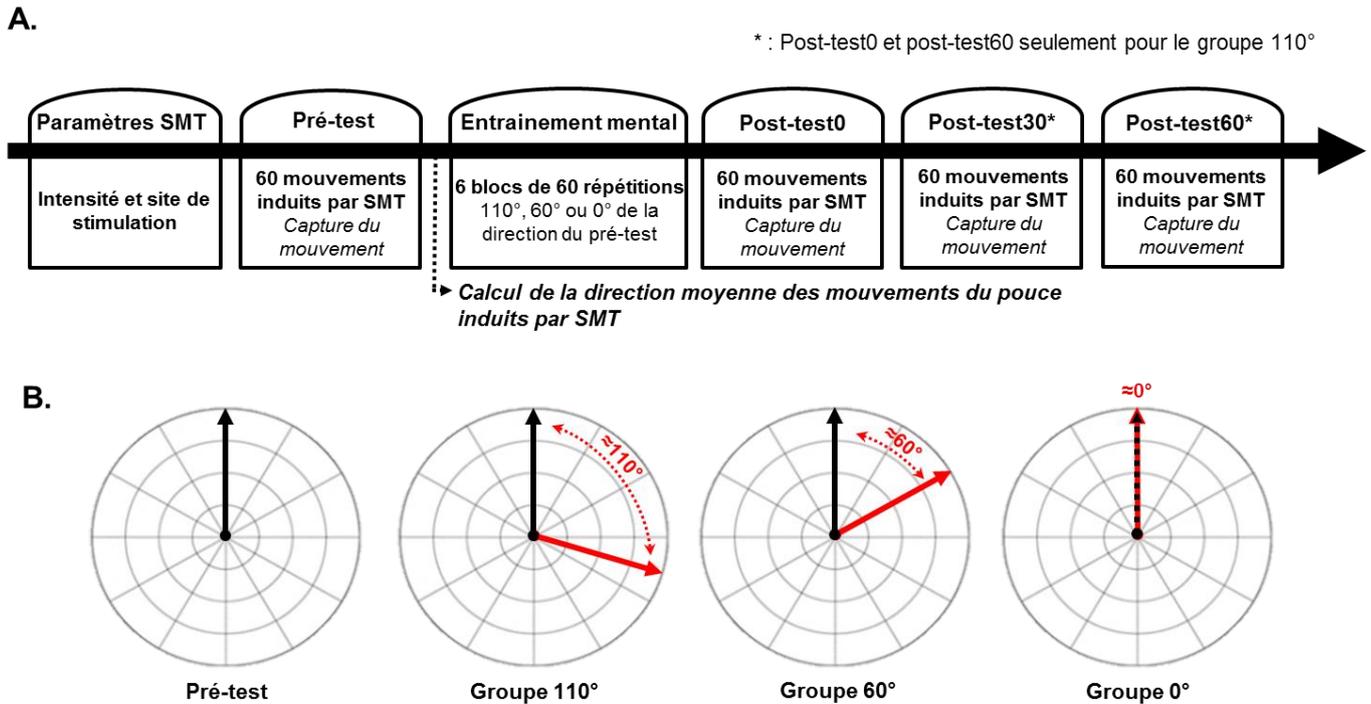


Figure 33. **A.** Procédure expérimentale. Après avoir déterminé l'intensité et le site de stimulation (paramètres SMT) nous avons réalisé, avant (Pré-test) et après (Post-test0) l'entraînement mental, 60 stimulations SMT induisant des mouvements du pouce, enregistrés grâce au système de capture du mouvement. Nous avons également effectué ces 60 stimulations 30 minutes (Post-test30) et 60 minutes (Post-test 60) après la fin de l'entraînement, uniquement pour le groupe entraîné à 110°. **B.** Représentation schématique des mouvements moyens induits par la SMT (en noir) et de la direction des mouvements à imaginer (en rouge) pendant l'entraînement pour chaque groupe.

Au début de l'expérience, et après avoir équipé et positionné les sujets, le premier objectif était d'évoquer des mouvements isolés du pouce grâce à la technique de la SMT (avec l'utilisation d'un stimulateur Magstim 200, Co, Whitland, Wales, UK). Nous avons stimulé la

représentation corticale des muscles du pouce de la main droite, en positionnant la bobine au niveau du cortex moteur gauche. Nous avons cherché, pour chaque sujet, le site et l'intensité de stimulation permettant d'obtenir ces mouvements isolés du pouce (paramètres SMT dans Figure 33A). Le site de stimulation a été marqué et l'intensité retenue afin de conserver ces paramètres tout au long de l'expérimentation. Lors du pré-test, nous avons effectué 60 stimulations à l'intensité et au niveau du site évoqué précédemment, à une fréquence d'environ 0.1 Hz. Les mouvements du pouce évoqués par SMT ont été enregistrés grâce au système d'analyse du mouvement. Avant l'entraînement, nous avons déterminé la direction moyenne des 60 mouvements du pouce induits par SMT grâce à une routine Matlab. A noter que la moyenne était pondérée par l'amplitude des mouvements, afin de minimiser la prise en compte des mouvements de petite amplitude.

Suite à la détermination de la direction du mouvement moyen induit par SMT, la direction des mouvements à imaginer pendant l'entraînement mental a pu être définie (pour exemples, voir Figure 33B). Les participants du groupe 110° et 60° devaient imaginer des mouvements à 110° et 60° , respectivement, dans le sens horaire par rapport mouvement moyen enregistré lors du pré-test. Quant au groupe 0° , ils devaient imaginer des mouvements dans la même direction que le mouvement moyen évoqué par SMT lors du pré-test. Afin d'expliquer aux participants de manière claire la direction dans laquelle ils allaient devoir imaginer les mouvements, cette direction était indiquée par une flèche sur une cible (voir Fig.2.B). Pour tous les groupes, l'entraînement mental était composé de 6 blocs de 60 essais imaginés (à une fréquence de 0.1Hz). Les blocs étaient séparés de 1 minute de repos, afin d'éviter l'apparition de fatigue mentale (Rozand et al. 2016). Les participants devaient s'imaginer, à la 1^{ère} personne, effectuer des mouvements isolés du pouce, en combinant les sensations kinesthésiques et visuelles internes: *« Essayez de vous imaginer vous-même effectuer le mouvement. Percevez les sensations musculaires et articulaires, comme si le mouvement était réellement exécuté. Vous pouvez également visualiser vos mouvements, comme si une caméra était placée au niveau des yeux. Il est important de rester immobile et de vous relâcher pour chaque mouvement imaginé »*. L'activité EMG était enregistrée lors des essais imaginés pour attester de l'absence de mouvement.

Directement après l'entraînement mental (post-test0), la direction du mouvement induit par SMT a été réalisée pour les trois groupes, dans les mêmes conditions que le pré-test (site et intensité de stimulation). Soixante stimulations, à une fréquence de 0.1Hz, ont de nouveau été délivrées. Les mouvements du pouce ont été enregistrés par le système VICON. Afin de

déterminer si les effets de l'entraînement perduraient dans le temps, nous avons effectué deux post-tests, 30 minutes (post-test30) et 60 minutes (post-test60) après la fin de l'entraînement, uniquement pour le groupe 110° (groupe pour lequel nous attendions le résultat le plus probant lors du post-test0).

Expérience 2 : préparation motrice

Pour cette expérience (figure 34), les sujets sont également venus pour une session unique au laboratoire. L'objectif était de tester l'influence de la préparation motrice sur les modifications des réseaux neuronaux. Le dispositif expérimental était donc similaire à celui utilisé dans l'expérience 1. Une fois les sujets équipés, nous avons déterminé les paramètres SMT précédemment décrits (site et intensité de stimulation permettant d'obtenir des mouvements isolés du pouce de la main droite). Lors du pré-test, nous avons effectué 60 stimulations SMT afin de pouvoir calculer la direction moyenne des mouvements du pouce induits par ces stimulations.

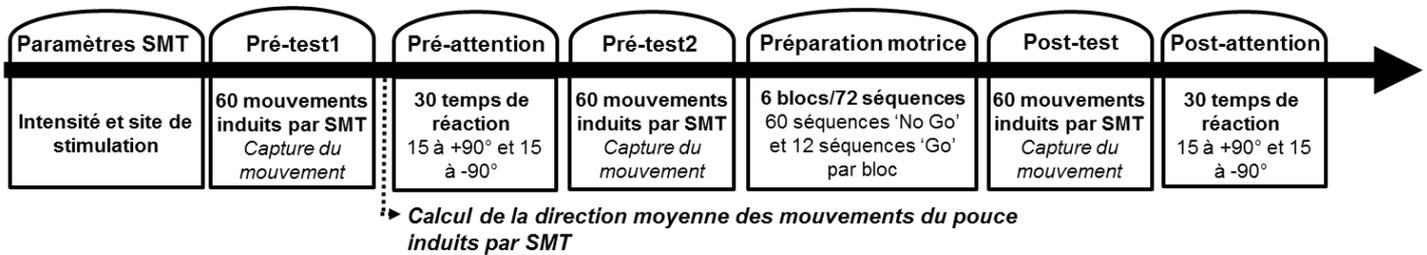


Figure 34. Procédure expérimentale. Après avoir déterminé l'intensité et le site de stimulation (paramètres SMT) nous avons réalisés 60 stimulations SMT (Pré-test1) afin de déterminer le mouvement moyen du pouce induit par les stimulations. Le test d'attention spatial a ensuite été effectué (Pré-attention) ainsi qu'à la fin de la session expérimentale (Post-attention). Un second test SMT (Pré-test 2) a été réalisé avant l'entraînement (Préparation motrice), et un dernier juste après (Post-test).

Lors de l'entraînement, les participants se sont préparés à exécuter, en réponse à des signaux visuels, des mouvements du pouce dans des directions perpendiculaires (-90° et $+90^\circ$) à la référence obtenue en pré-test¹. Une séquence de signaux visuels était présentée plusieurs fois sur un écran d'ordinateur placé en face des sujets. Le déroulement des séquences était le suivant (Figure 35A) : le signal attentionnel, apparaissant à l'écran pendant 1000 ms, présentait une cible vide (similaire à celle utilisée dans l'expérience 1). Le signal préparatoire apparaissait ensuite à l'écran pendant 1500 ms. Il indiquait, par une flèche noire positionnée sur cette même cible, la direction dans laquelle les sujets devaient se préparer à effectuer le mouvement (soit à $+90^\circ$, soit à -90° par rapport la direction obtenue au pré-test). Enfin, le signal impératif, apparaissant pendant 2000 ms, indiquait aux participants 1) de bouger le pouce le plus rapidement possible dans la direction indiquée lorsqu'une flèche rouge remplaçait la flèche noire (essai Go) ou 2) de rester immobile lorsque la flèche restait noire (essai NoGo). La présence majoritaire des essais 'No Go' constituait les fondements de cet entraînement de préparation motrice. En effet, il était demandé aux sujets de se préparer à effectuer un mouvement (à $+$ ou $- 90^\circ$) dès l'apparition d'un signal préparatoire, alors que pour la majorité des essais, aucun mouvement n'était finalement demandé. Quelques essais 'Go' étaient effectués afin de préserver l'attention des sujets tout au long de l'expérience. Ils se préparaient ainsi pleinement à effectuer un mouvement du pouce le plus rapidement possible en l'attente d'un éventuel signal impératif. Ce niveau d'attention et de préparation a pu être vérifié tout au long de l'expérience en analysant le temps de réaction des sujets lors des quelques essais 'Go', placés aléatoirement. Un total de 432 essais a été réalisé : 360 essais 'No Go' à $+90^\circ$ (correspondant aux 360 répétitions imaginées effectuées lors de l'expérience 1) et 72 essais 'Go' (36 en $+90^\circ$ et 36 en -90° afin de rendre nul le possible effet des mouvements réels). Les séquences ont été réparties en 6 blocs de 72 essais, avec une minute de pause entre chaque bloc, afin de prévenir l'apparition de fatigue.

De plus, nous avons testé si la répétition des essais $+90^\circ$ (Go et NoGo), majoritairement utilisés lors de l'entraînement, modifiait l'attention spatiale des participants (Figure 35B). Le but pour les participants était de presser le plus rapidement possible une pédale placée au niveau du pied droit lorsqu'un point rouge apparaissait sur un écran d'ordinateur placé en face du sujet. Le point rouge pouvait apparaître à deux endroits différents : soit à $+90^\circ$ (sens horaire), soit à -90° (sens antihoraire) par rapport à la direction moyenne calculée après le pré-test 1. Pour chaque position, 15 signaux étaient présentés à l'écran. L'intervalle entre chaque signal était aléatoire. Le temps de réaction entre l'apparition du signal et la réponse du sujet

sur la pédale a été enregistré pour les 30 essais. Nous avons réalisé ce test avant ('pré-attention') et après l'entraînement ('post-attention').

Entre le pré-test d'attention spatiale et l'entraînement de préparation motrice, nous avons mesuré à nouveau la direction des mouvements induit pas SMT (pré-test2), afin de vérifier que le site et l'intensité de stimulation sélectionnés précédemment induisaient toujours la même direction moyenne des mouvements du pouce. Aucune différence significative n'a été trouvée entre le pré-test1 et le pré-test2 ($t=-0.31$; $p=0.76$), permettant ainsi de toujours considérer le pré-test1 comme la référence pour les tests attentionnels et l'entraînement.

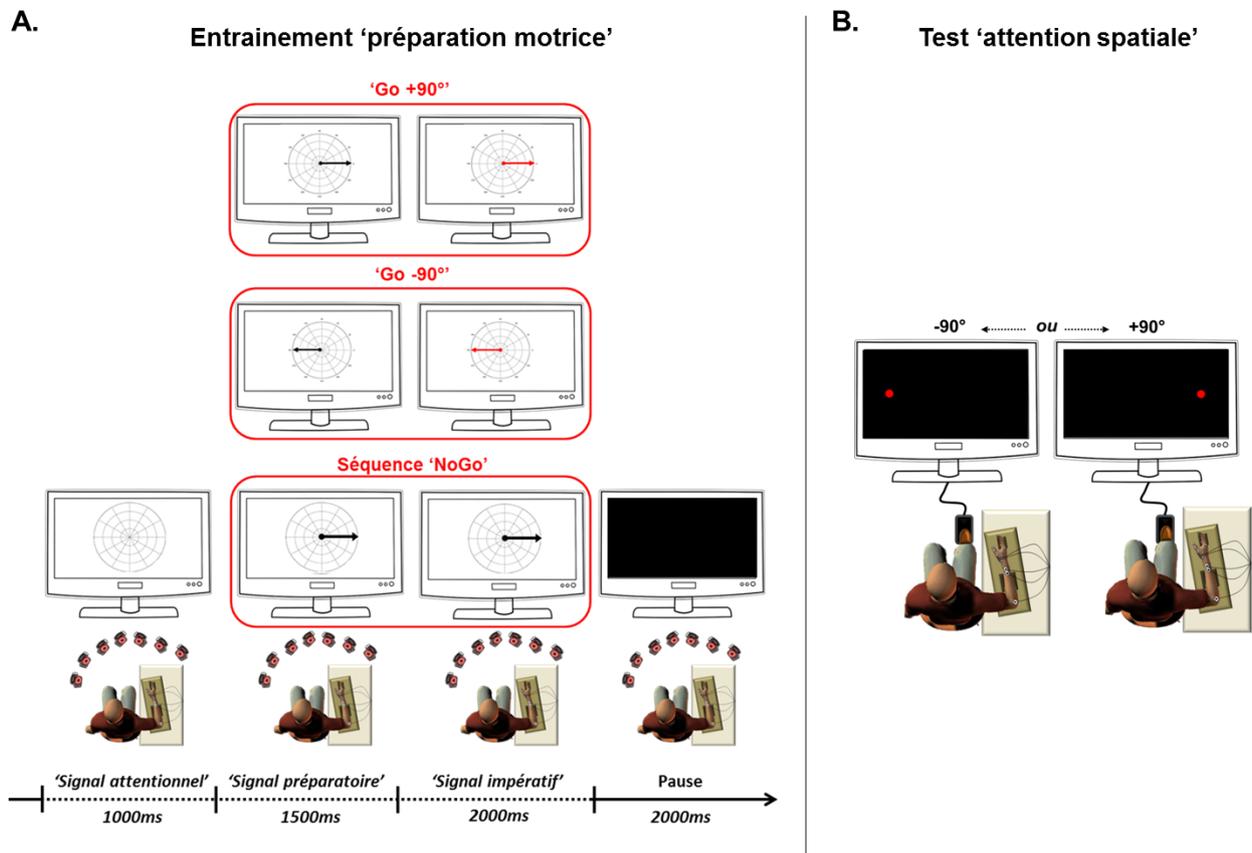


Figure 35. A. Déroulement des essais lors de l'entraînement en préparation motrice (direction définie en fonction du Pré-test1). Pour tous les essais, le participant se prépare à faire le mouvement le plus rapidement possible dans la direction indiquée par la flèche noire. Lorsque la flèche devenait rouge (dans 17% des essais), il devait bouger aussi vite que possible. B. Test d'attention spatiale, réalisé en pré- et en post-test. La position des points rouges a été définie en fonction du Pré-test1.

A la suite de cet entraînement, un nouveau test SMT a été réalisé (post-test) dans les mêmes conditions que les pré-tests 1 et 2 (60 stimulations, sur le même site et à la même intensité de stimulation).

- **Analyse statistique**

Dans les deux expériences, et avant d'analyser la direction des mouvements induits par SMT suite aux entraînements, nous avons normalisé les données des post-tests en fonction des angles obtenus au pré-test. Cette normalisation nous a permis de rapporter la direction des mouvements de chaque sujet en pré-test à 0° et de comparer les individus entre eux.

Nous avons vérifié la normalité des données par un test de Shapiro-Wilk. Lorsque les données suivaient une loi Normale, nous avons utilisé des tests paramétriques (ANOVA et Post-hoc de Tukey quand cela était nécessaire). Dans le cas contraire ($P < 0.05$), nous avons utilisé des tests non-paramétriques.

Pour l'expérience 1, nous avons premièrement comparé les angles normalisés du groupe 110° , en post-test0, post-test30 et post-test60 par rapport à la référence, i.e. 0° , avec un test de comparaison d'une moyenne à un standard. Pour analyser l'évolution des directions dans le temps, nous avons utilisé une ANOVA à mesures répétées (et des post-hoc de Tukey dans le cas échéant) avec comme facteur intra-sujet, le facteur Post-test (post-test0, post-test30, post-test60)

Pour analyser l'effet de l'angle pour lesquels les participants se sont entraînés, nous avons comparé les valeurs des post-tests0 pour chaque groupe (110° , 60° et 0°) à la référence, i.e. 0° , par un test de comparaison d'une moyenne à un standard. Nous avons ensuite utilisé une ANOVA à un facteur indépendant (GROUPE) pour comparer les groupes entre eux, et un post-hoc de Tukey le cas échéant.

Pour l'expérience 2, afin d'analyser la déviation de l'angle, nous avons effectué un test de comparaison à un standard, en comparant le post-test0 normalisé par le pré-test1 à la référence, i.e. 0° . Pour évaluer l'effet de l'entraînement de préparation motrice sur l'attention spatiale, nous avons effectué un test de Wilcoxon entre les pré- et post-tests 'attention spatiale' à $+90^\circ$ et à -90° . Pour finir, nous avons vérifié que les sujets étaient bien attentifs tout au long de l'entraînement en comparant le temps de réaction pour les essais 'Go' pour

chaque bloc d'entraînement, à -90° et à $+90^\circ$, par une ANOVA à mesures répétées et un post-hoc de Tukey quand cela était nécessaire.

Résultats

○ Entraînement mental - Groupe 110°

La figure 36 montre les valeurs normalisées d'angle observées après la session d'entraînement mental à 110° . L'entraînement mental induit une déviation significative en post-test0 ($89^\circ \pm 19$; $t=4.57$; $P < 0.01$), mais qui disparaît au cours du temps (post-test30 : $16^\circ \pm 12$; $t=1.33$; $P = 0.23$; et post-test60 : $12^\circ \pm 14$; $t=0.85$; $P = 0.43$). De plus, l'ANOVA à mesures répétées montre une différence significative entre les trois post-tests ($F_{2/12}=15.81$; $P = 0.001$). La déviation observée au post-test0 est significativement plus importante que les déviations observées au post-test30 et au post-test60 ($P < 0.01$ et $P < 0.001$, respectivement).

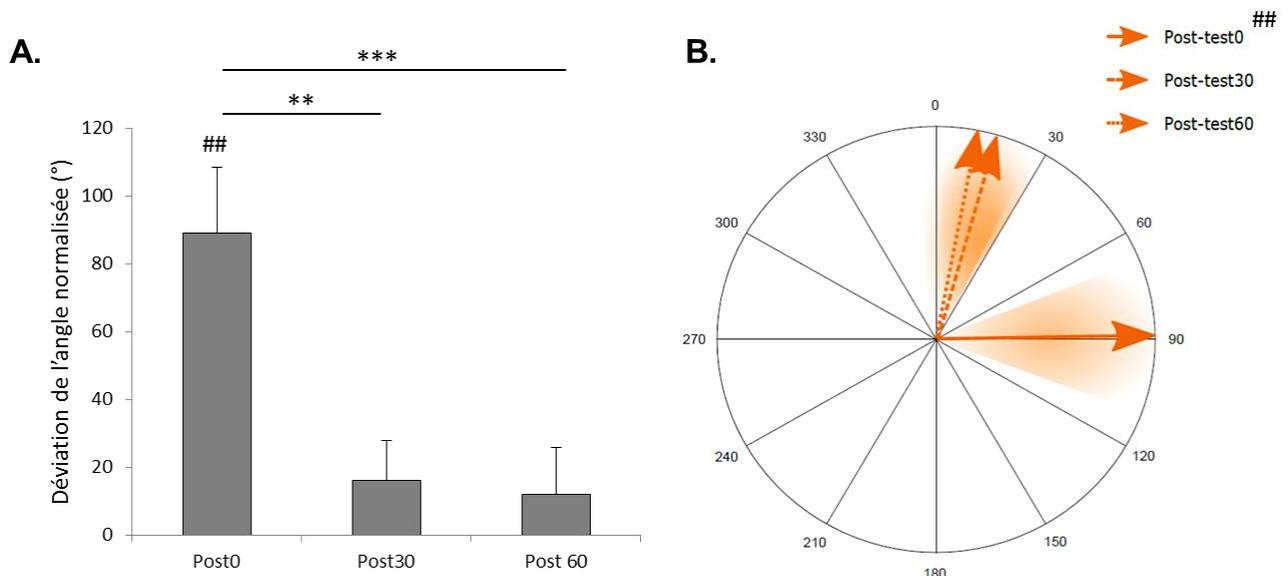


Figure 36. A. Angles moyens normalisés après l'entraînement mental pour le groupe 110° . L'histogramme (A.) et la cible (B.) représentent les angles moyens (\pm erreur standard) observés juste après (Post-test0), 30 minutes après (Post-test30) et 60 minutes après l'entraînement (Post-test60) pour le groupe imaginant une déviation d'angle de 110° . ** : $p < 0.01$ et *** : $p < 0.001$ par rapport aux Post-test30 et Post-test 60; ## : $p < 0.01$ par rapport au Pré-test.

○ **Entraînement mental - effet de la direction du mouvement imaginé**

Sur la figure 37, nous pouvons observer les directions des mouvements induits par SMT en post-test0 pour les groupes s'étant entraîné à 110°, à 60° et à 0°. Le test de comparaison d'une moyenne à un standard révèle une déviation significative de l'angle en Post-test0 pour le groupe 110° mais également pour le groupe 60° (36°±13 ; t=2.81 ; P < 0.05). Pour le groupe ayant imaginé des mouvements dans la même direction que les mouvements induits par SMT lors du pré-test, nous n'observons pas de déviation significative (-7°±-4 ; t=-1.66 ; P = 0.15). De plus, l'ANOVA à un facteur (facteur GROUPE) montre une différence significative entre les déviations obtenues pour chacun des groupes (F_{2/17}=12.75 ; P < 0.001). Le post-hoc de Tukey révèle une déviation significativement plus importante pour le groupe 110° comparativement au groupe 60° (P < 0.05) et au groupe 0° (P < 0.001).

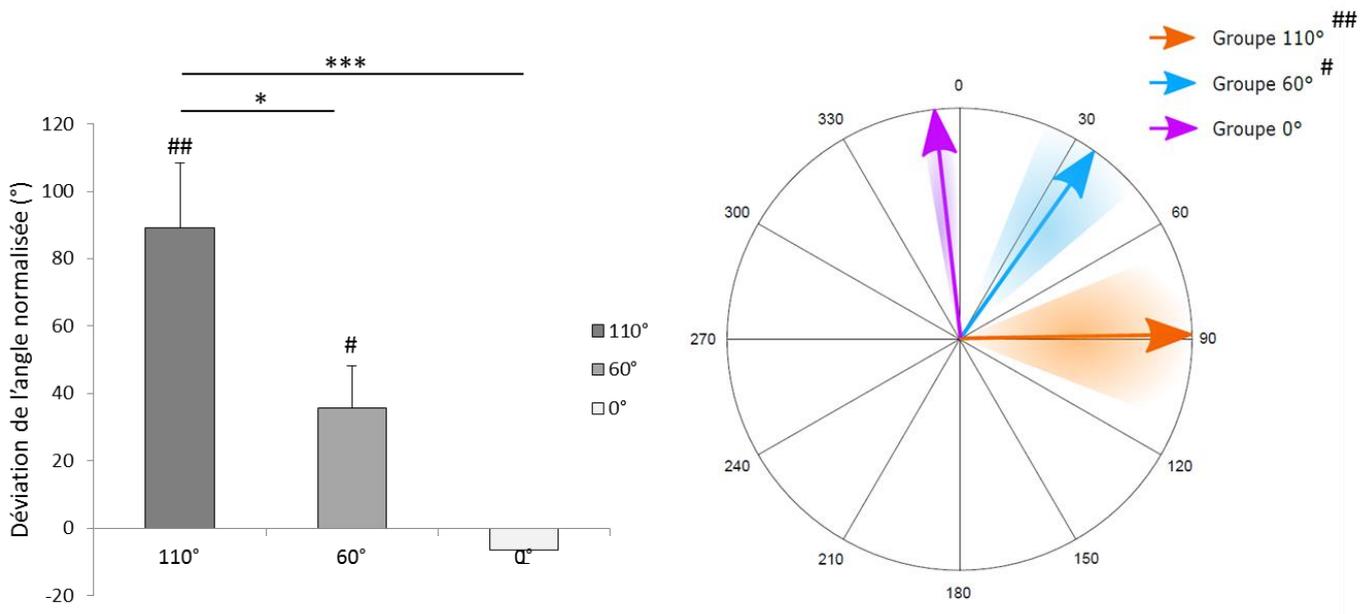


Figure 37. Angles moyens normalisés après l'entraînement mental pour les groupes 110°, 60° et 0°. L'histogramme (A.) et la cible (B.) représentent les angles moyens (±erreur standard) observés juste après l'entraînement mental (Post-test0). Une déviation par rapport au Pré-test est observée pour les groupes 100° et 60°. La déviation du groupe 110° est plus marquée que celle des groupes 60° et 0°. ** : p<0.01 et *** : p<0.001; # : p < 0.05 et ## : p < 0.01 par rapport au Pré-test.

○ **Entraînement par préparation motrice**

Dans cette deuxième expérimentation, les participants étaient engagés dans une tâche de préparation du mouvement du pouce dans une direction déviée de 90° par rapport au mouvement de référence (obtenu en pré-test). Cet entraînement n'a pas induit de déviation (figure 38A ; post-test0 : $t=0.01$; $P = 0.98$). L'analyse du temps de réaction effectuée tout au long de l'entraînement confirme que les participants étaient concentrés pour chacun des blocs d'entraînement (Figure 38C). Pour les essais 'Go' indiquant des mouvements à $+90^\circ$, l'ANOVA à mesures répétées montrent que le temps de réaction est resté stable tout au long de l'entraînement ($F_{5/30}=0.32$; $P = 0.89$). Concernant les essais à -90° , l'ANOVA à mesures répétées montre une différence significative du temps de réaction ($F_{5/30}=4.27$; $P < 0.001$). Le temps de réaction enregistré au 5^{ème} bloc est significativement plus rapide que les temps de réactions observés au 2^{ème} et 3^{ème} bloc ($P < 0.05$) et le temps de réaction du bloc 6 est également plus rapide que le temps de réaction enregistré lors du bloc 2 ($P < 0.05$). Ce résultat peut s'expliquer par le fait que les sujets se sont habitués, au fil des blocs, au fait que tous les essais indiqués à -90° lors du signal préparatoire étaient des essais 'Go', i.e., impliquant une réponse motrice à chaque essai. Enfin, l'entraînement en préparation motrice n'a pas eu d'effet sur l'attention spatiale (figure 38B) puisque le temps de réaction enregistré en post-test ne diffère pas significativement du temps de réaction enregistré lors du pré-test, pour les essais à -90° ($Z=1.35$ $P = 0.18$) ainsi que pour les essais à $+90^\circ$ ($Z=1.01$; $P = 0.31$).

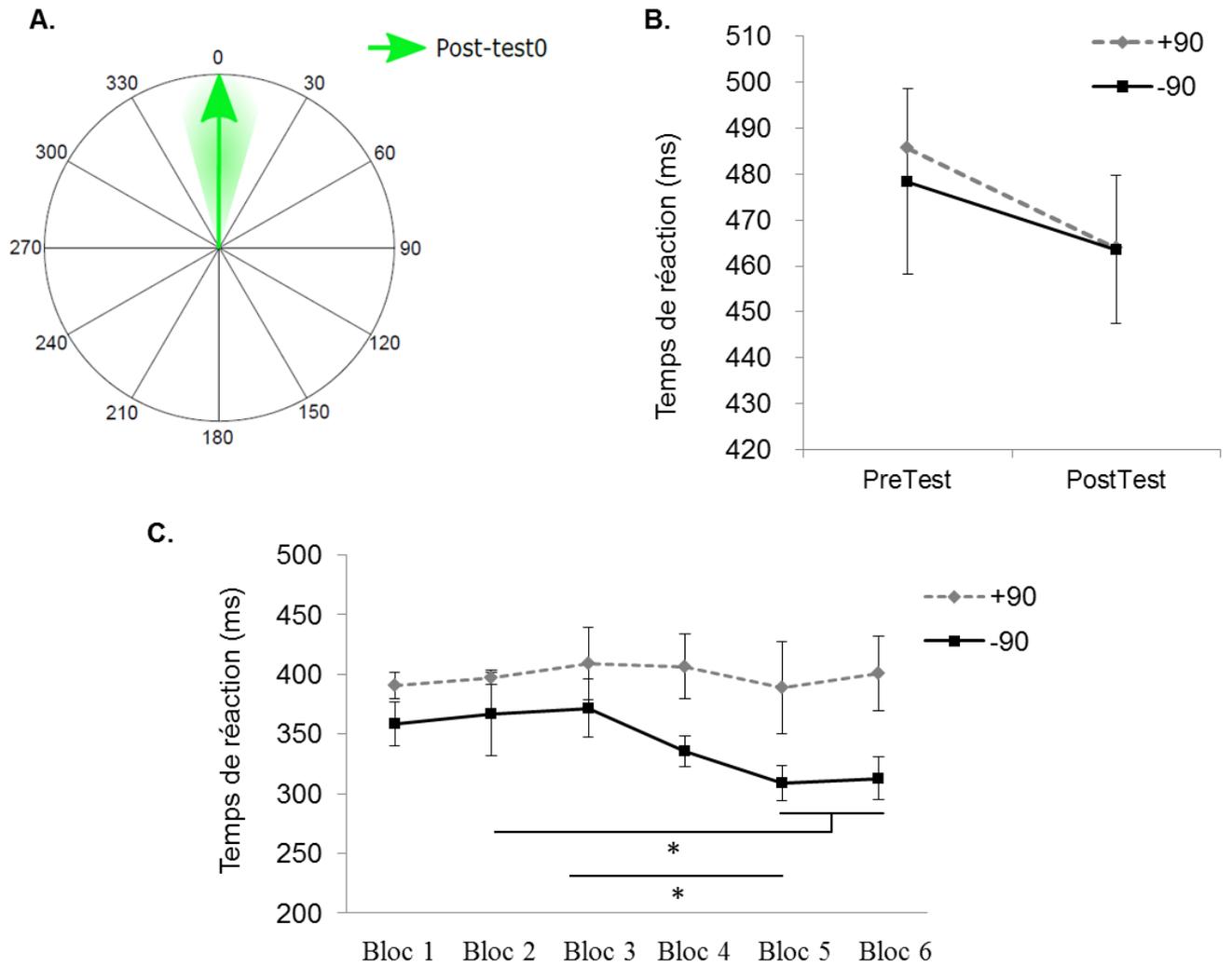


Figure 38. **A.** Déviation moyenne (\pm erreur-standard) de l'angle observée après l'entraînement en préparation motrice. **B.** Temps de réaction (\pm erreur-standard) mesurés pour la tâche d'attention spatiale avant et après l'entraînement, pour les essais à $+90^\circ$ et à -90° . **C.** Evolution du temps de réaction (\pm erreur-standard) mesuré à chaque bloc pendant l'entraînement, pour les essais Go à $+90^\circ$ - 90° . * : $p < 0.05$.

Discussion

L'objectif premier de cette étude était d'évaluer les mécanismes neurophysiologiques sous-jacents d'un entraînement mental. En utilisant un paradigme expérimental dans lequel les mouvements étaient induits par stimulation, nous avons pu estimer les effets d'un apprentissage par répétitions imaginées sur la plasticité du système corticospinal.

Les résultats de l'expérience 1 montrent que la répétition imaginée d'un mouvement dans une direction donnée modifie de façon transitoire les propriétés neuronales du système moteur. Nous avons observé une déviation des mouvements induits par stimulations, dans la direction pour laquelle les individus se sont mentalement entraînés, mais qui était atténuée 30 minutes après l'entraînement. Cette déviation était proportionnelle à celle répétée lors de l'entraînement. En effet, pour le groupe s'entraînant à 110° , la déviation était plus importante que celle du groupe 60° . A noter que nous n'observons pas de modification directionnelle pour le groupe qui s'est entraîné dans la direction évoquée lors des pré-tests. L'apprentissage par imagerie motrice, tout comme la pratique physique, permettrait ainsi l'encodage et la mémorisation d'un mouvement spécifique. Les répétitions imaginées changeraient les propriétés de codage d'un réseau neuronal.

Afin d'attester des effets véritables de l'entraînement mental, nous avons demandé aux individus de répéter des essais pour lesquels ils se préparaient à exécuter le mouvement le plus rapidement possible (mais sans le réaliser dans la majorité des cas). Cependant, nous n'avons pas observé de déviation de l'angle après ce type d'entraînement. Ce résultat met en avant des mécanismes d'encodage et de mémorisation différents entre préparation et imagerie motrice, même si ces deux processus impliquent des régions cérébrales similaires.

DISCUSSION GENERALE

L'objectif de cette thèse était d'approfondir les connaissances sur les effets d'un entraînement par imagerie motrice sur les processus comportementaux et neurophysiologiques sous-jacents. Nous avons dans un premier temps évalué l'influence de la capacité d'imagerie sur les bénéfices associés à un entraînement mental de type aigu, i.e., constitué d'une session unique. Nous avons ensuite déterminé les véritables bénéfices des répétitions imaginées sur la performance et la mémoire motrices. Enfin, nous avons testé les mécanismes neurophysiologiques de la plasticité cérébrale suite à un entraînement par répétitions imaginées.

Peut-on prédire l'amélioration des performances par la capacité d'imagerie ?

Dans notre première étude, nous avons évalué la corrélation directe qui pouvait exister entre la capacité à imaginer un mouvement et la capacité à améliorer la performance par entraînement mental. Nous avons tenté de répondre à une question simple : la capacité d'imagerie peut-elle prédire l'amélioration des performances suite un entraînement mental ? Notre analyse, effectuée sur une population jeune et en bonne santé, a montré que les capacités d'imagerie mesurées à l'aide de questionnaires subjectifs ne permettaient pas de prédire la diminution du temps d'exécution consécutive à l'entraînement mental. Cependant, ces capacités d'imagerie évoluent au cours de cet entraînement.

Nos résultats ont d'abord permis de confirmer les effets bénéfiques d'un entraînement mental pour une tâche de vitesse précision, avec une diminution du temps d'exécution en respectant les contraintes de précision (Yágüez et al. 1998; Gentili et al. 2006; Gentili et al. 2010; Gentili and Papaxanthis 2015). De manière intéressante, nous avons également observé une généralisation de l'apprentissage. En effet, le temps d'exécution était également diminué pour une tâche de transfert, dans laquelle les participants ont réalisé des mouvements miroirs aux mouvements de la tâche principale pour laquelle ils s'étaient mentalement entraînés. Nous avons noté d'ailleurs une corrélation positive entre l'amélioration de la performance sur la tâche principale et l'amélioration de la performance sur la tâche de transfert. Ce résultat est en accord avec l'étude de Gentili et al. (2006) dans laquelle une généralisation des performances motrices avait été observée après un entraînement mental pour une tâche de pointage. La

tâche de notre étude est toutefois plus écologique et plus complexe, dans le sens où l'individu doit prendre en considération les contraintes de l'objet à saisir, à manipuler et à positionner. La généralisation des performances observée confirme également les mécanismes fonctionnels communs entre la pratique physique et la pratique mentale. Ce mécanisme est en effet bien connu de l'apprentissage moteur réel (Shadmehr and Mussa-Ivaldi 1994; Goodbody and Wolpert 1998; Shadmehr et al. 2010b) : le système nerveux central développe une nouvelle carte sensorimotrice qui associe la trajectoire manuelle désirée, les forces internes et externes, et les commandes motrices correspondantes, dans le but de transférer les apprentissages dans d'autres contextes similaires.

Toutefois, comme nous l'avons évoqué précédemment, la capacité d'imagerie n'a pas permis de prédire l'amélioration des performances pour cette tâche. Nous avons dans un premier temps évalué l'estimation des participants à s'imaginer des mouvements globaux par un questionnaire accepté dans la littérature, le MIQ-R (Hall and Martin 1997). Les participants ayant obtenu un score plus élevé ne sont pas nécessairement ceux qui ont montré la plus grande amélioration. Toutefois, nous pourrions discuter de la pertinence d'un tel outil, dont les composantes des mouvements génériques sont très différentes du mouvement appris dans la tâche expérimentale. Nous avons ainsi analysé la corrélation possible entre l'amélioration de la performance sur la tâche entraînée et l'auto-estimation de la capacité d'imagerie sur cette même tâche (au moyen d'une échelle de Likert à 7 points, identique à celle utilisée dans le MIQ-R). Pour rappel, l'entraînement mental était composé de cinq blocs de travail, et cette auto-estimation a été effectuée à la fin de chacun d'entre eux. Comme pour le MIQ-R, l'amélioration de la performance n'était pas corrélée à l'auto-estimation mesurée au début de l'entraînement mental, i.e. au bloc 1. Ces résultats indiquent que l'estimation de la qualité des mouvements imaginés ne serait pas un prédicteur fiable pour le gain de performance observé après une session unique de pratique mentale pour cette tâche.

Fait intéressant, nous avons observé une augmentation progressive de la corrélation entre l'amélioration de la performance et le score de l'auto-estimation au cours de l'entraînement, corrélation qui devenait significative à partir du bloc 4. Au premier bloc d'entraînement, les participants qui présentaient la meilleure estimation de leur capacité d'imagerie n'étaient pas nécessairement ceux qui ont eu, au final, de meilleures performances. Cependant, au dernier bloc d'entraînement, les participants ayant estimé avoir imaginé leurs mouvements de façon très vivace et claire ont montré la plus grande amélioration de la performance. Avec la pratique, les réseaux neuronaux activés au cours de l'imagerie motrice

semblent devenir plus spécifiques. Un modèle cortical distinct a été identifié entre ‘bons’ et ‘mauvais’ imageurs, avec de plus grandes activations dans les réseaux corticaux pour les premiers (Guillot et al. 2008). Une étude a par ailleurs montré que les imageurs ayant de meilleures capacités d’imagerie kinesthésiques ont un plus grand taux d’apprentissage (Goss et al. 1986). Cependant, ces résultats ne concernent que la combinaison entre entraînement physique et imaginé. Une prédiction de la performance motrice par les capacités d’imagerie n’a pas pu être mise en avant, mais les résultats ont montré que les individus avec de plus grandes capacités ont mieux utilisé les retours sensoriels fournis par chaque essai réel, afin de reproduire plus efficacement la tâche. Les résultats de notre étude suggèrent donc que l’évolution des capacités d’imagerie peut influencer les bénéfices associés à la pratique mentale, notamment grâce à une augmentation de la spécificité neuronale. En tant que processus dynamique, le contenu du mouvement imaginé a évolué au cours de l’entraînement. Ce concept se réfère à une composante d’un modèle visant à faciliter les interventions par imagerie motrice (modèle PETTLEP ; Holmes and Collins 2001) dans laquelle le contenu de l’image devrait être adapté aux compétences changeantes des individus pendant la pratique (Wakefield and Smith 2009).

Notre première étude a donc confirmé qu’une session aigüe d’entraînement mental pouvait améliorer les performances motrices lors d’une tâche utilisée en clinique. L’auto-estimation des capacités d’imagerie mesurée au début de l’entraînement ne permet pas de prédire la future amélioration des performances et ne devrait donc pas être un critère d’exclusion dans certaines études. Ce résultat suggère alors que des individus avec des capacités d’imagerie modérées peuvent tout de même améliorer leurs performances après une simple session de pratique mentale. Il semblerait ainsi que l’entraînement par imagerie motrice soit un processus dynamique : une amélioration de la capacité d’imagerie pendant l’entraînement conduirait à de meilleures améliorations des performances après celui-ci. Par conséquent, se concentrer sur l’amélioration de la qualité des images pendant l’entraînement serait plus déterminant que les capacités initiales.

Les capacités d’imagerie mesurées au début d’un entraînement mental ne permettent pas de prédire l’amélioration des performances motrices. Cependant, il apparaît indispensable de se concentrer sur la qualité des mouvements imaginés au cours de l’entraînement mental.

Dans le cadre théorique de ce travail, nous avons discuté des différentes méthodes permettant l'apprentissage moteur. Une des notions largement abordée, celle de modèles internes, offre une base théorique intéressante pour comprendre l'amélioration des performances après la pratique mentale (Miall and Wolpert 1996; Wolpert and Flanagan 2001; Wolpert and Diedrichsen 2011). Si nous nous référons à l'apprentissage par pratique physique, le modèle interne prédictif reçoit une copie de la commande motrice (la copie d'efférence) et des informations sensorielles concernant l'état initial du bras ; il peut ainsi prédire l'état futur. Pendant l'imagerie motrice, les individus simulent mentalement l'action sans qu'il n'y ait pour autant de contraction musculaire. La copie d'efférence et l'état initial sont malgré tout disponibles pour que le système moteur puisse faire des prédictions sensorimotrices. Ces prédictions, pendant la pratique mentale, pourraient contribuer à l'amélioration de la performance observée lors de l'exécution ultérieure du mouvement. Les répétitions mentales permettraient de réaliser par la suite plus efficacement les mouvements réels, par exemple en réactivant plus rapidement les schémas moteurs nécessaires à l'exécution de l'action. Simuler mentalement une action de manière répétée pourrait ainsi permettre de mieux en mémoriser les composantes.

**Peut-on utiliser l'imagerie motrice pour améliorer la mémorisation des habiletés
nouvellement acquises ?**

Ce dernier point concernant la mémoire motrice est en lien direct avec le questionnement de notre seconde étude. Après quelques analyses supplémentaires effectuées dans le cadre de notre première expérimentation, nous nous sommes interrogés sur l'efficacité directe d'un entraînement mental sur l'amélioration des performances motrices. Lors de trois essais réalisés en pré-test, nous avons observé une rapide amélioration des performances, montrant la modification des schémas moteurs et l'acquisition de l'habileté motrice. Nos résultats ont ensuite montré qu'il n'y avait pas de réduction significative entre la durée des mouvements du dernier essai réalisé avant l'entraînement mental et le premier essai réalisé juste après. Dans cette configuration d'apprentissage (5 blocs de 10 essais imaginés), l'entraînement mental n'aurait pas d'effet direct sur l'amélioration de la performance d'une

tâche motrice chez des individus jeunes et sains. L'amélioration après l'entraînement ne serait due qu'aux répétitions physiques effectuées lors du post-test, au cours duquel une diminution du temps d'exécution avait été observée. Cependant, le groupe contrôle ne montre lui aucune amélioration en post-test. Les répétitions mentales, par la réactivation des schémas moteurs construits lors des premières exécutions réelles en pré-test, permettraient d'accélérer le processus d'apprentissage.

L'étude chez les personnes âgées saines pour cette même tâche de vitesse-précision a permis de mettre en avant un mécanisme de mémoire motrice induit par le travail mental. Comme pour les sujets jeunes, nos résultats ont montré une amélioration des performances lors des essais réalisés en pré-test, reflétant la capacité des sujets âgés à acquérir rapidement de nouvelles habiletés motrices. Pourtant, suite à l'interruption de trente minutes sans aucune pratique pour le groupe contrôle, nous avons confirmé la présence d'un déficit de mémoire motrice (Malone and Bastian 2016). Contrairement aux individus jeunes, leurs performances motrices sont revenues à un niveau initial, i.e. identique au premier essai du pré-test, traduisant un réel déficit de mémorisation des apprentissages. De façon intéressante, nous avons observé, pour le groupe ayant suivi un entraînement mental, une réelle compensation du déficit, la durée du premier essai du post-test étant identique à celle du dernier essai du pré-test. Par ailleurs, la performance s'est améliorée avec l'exécution réelle des mouvements inhérents au test, avec une cinétique similaire que celle observée pour des individus jeunes. La session d'entraînement mentale de trente minutes a ainsi permis de mémoriser les habiletés acquises. De précédentes études avaient mis en avant la possibilité de compenser le déficit de mémoire motrice par la médication, par exemple avec l'administration de Dopamine (Flöel et al. 2005). Toutefois, l'imagerie motrice serait une méthode alternative à la prise médicamenteuse, dont les effets secondaires peuvent être indésirables.

Effectuer un entraînement par imagerie motrice après une session de répétitions physiques permettrait une meilleure mémorisation des habiletés nouvellement acquises, pour les individus jeunes mais surtout pour les personnes âgées.

Bien que l'entraînement mental n'améliore pas directement la performance motrice après une courte session de pratique, il semble bénéfique pour favoriser la mémorisation de mouvements nouvellement appris et accélérer l'apprentissage, pour des individus jeunes mais surtout pour des sujets âgés. Par la troisième étude, nous avons évalué les mécanismes de plasticité cérébrale sous-jacents de la mémoire motrice et de la pratique mentale.

Existe-t-il des évidences neurophysiologiques reflétant la mémorisation des apprentissages par pratique mentale ?

Dans notre dernière étude, nous avons utilisé un paradigme expérimental permettant de contraindre des mouvements isolés du pouce par stimulation de l'aire motrice primaire. En fonction des mouvements induits par les stimulations, plusieurs groupes se sont entraînés à différents angles de déviation. Nos résultats ont montré que la répétition mentale d'un mouvement dans une direction donnée pouvait dévier de façon transitoire les mouvements induits par SMT dans cette direction. Les propriétés neuronales du système moteur, codant certains aspects cinématiques de l'action, seraient ainsi modifiées. Les mécanismes de plasticité cérébrale se rapportent à ceux décrits dans l'étude de Classen et al. (1998) suite à la pratique physique. Ce type de plasticité cérébrale avait été attribué aux étapes initiales de l'acquisition de la motricité, essentiel à la formation d'une mémoire motrice à long terme. Le codage, au niveau de cortex moteur primaire, des informations fournies par la répétition mentale favoriserait d'abord la construction d'une mémoire à court terme, permettant ensuite la construction d'une mémoire motrice plus robuste. Comme observé lors d'un apprentissage physique, l'aire motrice primaire jouerait alors un rôle prépondérant dans les processus précoces de la consolidation des apprentissages (Muellbacher et al. 2002). La mise en évidence neurophysiologique de l'encodage et de la mémorisation des apprentissages par imagerie motrice vient renforcer les résultats comportementaux exposés dans notre deuxième étude.

Dans le but de tester les véritables effets d'un apprentissage par répétitions imaginées, nous avons mesuré l'influence de la préparation du mouvement sur les mécanismes de plasticité cérébrale. Classiquement, dans la littérature, imagerie motrice et préparation du mouvement ont souvent été décrits comme deux processus similaires, notamment par la

présence d'activations corticales conjointes (Jeannerod, 2001). Cependant, par l'utilisation de la SMT, des travaux avaient montré que l'état d'excitabilité de la voie corticospinale était opposée : lors de l'imagerie motrice, nous observons une augmentation de l'excitabilité corticospinale (Fadiga et al. 1998; Rossini et al. 1999; Yahagi and Kasai 1999; Tremblay et al. 2001; Stinear and Byblow 2003; Stinear and Byblow 2004; Lebon et al. 2012a), alors qu'au cours de la préparation du mouvement, nous observons une diminution progressive de celle-ci (Duque et al. 2010; Lebon et al. 2016). Cette différence notable entre les deux processus nous avait amené à orienter notre hypothèse vers une absence d'effet d'un entraînement en préparation motrice sur les modifications neurophysiologiques du cortex moteur primaire. Hypothèse confirmée par nos résultats puisque contrairement à l'entraînement mental, la préparation motrice n'a pas modifié la direction des mouvements induits par SMT.

L'entraînement mental, contrairement à la préparation du mouvement, permet donc de modifier le codage des réseaux neuronaux impliqués dans le mouvement. Les processus d'apprentissage liés à l'imagerie motrice pourraient faire référence à la *théorie de Hebb*, dans laquelle les processus d'apprentissage sont permis par le renforcement des connexions entre les neurones (Brown et al. 2009). La répétition de mouvements, même imaginée, va renforcer la liaison entre le neurone présynaptique et le neurone postsynaptique, augmentant ainsi l'efficacité de cette liaison. De plus, comme nous l'avons évoqué précédemment, nous observons au cours de l'imagerie motrice une activation de la voie descendante, par une augmentation de l'excitabilité corticospinale (Fadiga et al. 1998; Rossini et al. 1999), et par une modulation de l'activité des interneurons inhibiteurs au niveau spinal (Grosprêtre et al., 2016). Cette activation, même subliminale, démontrée seulement lors de la simulation mentale du mouvement, pourrait expliquer les différences observées dans notre troisième étude entre imagination et préparation du mouvement. L'activation de la voie descendante, absente lors de la préparation du mouvement, serait primordiale pour permettre l'encodage et la mémorisation de nouvelles habiletés motrices.

Un court entraînement mental dans une direction donnée permettrait d'encoder, de façon transitoire, les propriétés neuronales au niveau du système moteur. Ces modifications neurophysiologiques seraient de la construction d'une mémoire motrice à court terme.

●

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

●

Les différentes études menées au cours de cette thèse apportent des éléments nouveaux sur la compréhension des mécanismes comportementaux et neurophysiologiques enclins à l'entraînement par imagerie motrice.

Dans la première étude, nous avons émis l'hypothèse de prédire l'amélioration de la performance motrice par les capacités individuelles d'imagerie. Toutefois, nos résultats, observés chez des individus jeunes et en bonne santé, ne nous permettent pas de valider cette hypothèse. Un individu estimant avoir d'excellentes capacités d'imagerie avant de débiter un entraînement mental ne sera pas nécessairement celui qui s'améliorera le plus. A l'inverse, des moindres capacités n'apparaissent pas comme rédhibitoires à l'utilisation de l'imagerie motrice pour améliorer ses performances. Cependant, de par le caractère dynamique des capacités d'imagerie, il semble capital de s'efforcer à générer des images claires et précises tout au long de l'entraînement mental. En effet, nos résultats ont montré qu'une amélioration des capacités d'imagerie pendant l'entraînement induirait une plus grande amélioration des performances *in fine*. Au fur et à mesure des répétitions mentales, les individus parviendraient à mieux se représenter les mouvements, permettant ensuite de les réaliser plus efficacement. Bien qu'elles ne soient initialement pas prédictives d'une meilleure amélioration des performances, les capacités d'imagerie n'en sont pas moins déterminantes. Toutefois, nous avons effectué notre analyse uniquement auprès d'individus jeunes et en bonne santé. Bien que les résultats aient montré des différences entre les sujets, les capacités d'imagerie étaient relativement élevées. Il pourrait être pertinent d'effectuer une étude similaire avec une population plus fragile, pour lesquelles les capacités d'imagerie seraient plus faibles. Nous pourrions ainsi voir si de très faibles capacités d'imagerie initiales peuvent s'avérer rédhibitoires à l'apprentissage par entraînement mental. De plus, nous pourrions mesurer l'étendue du caractère dynamique des capacités d'imagerie, et émettre même l'hypothèse que nous pouvons apprendre à imaginer correctement des mouvements. Enfin, il serait intéressant d'effectuer une étude similaire sur des tâches plus complexes que la tâche étudiée ici, pour lesquelles les contraintes cinématiques augmenteraient la difficulté de la simulation mentale de l'action.

La seconde hypothèse de ce travail de thèse émettait la possibilité d'utiliser l'imagerie motrice avec des personnes âgées pour compenser le déficit de mémoire motrice. Malgré l'augmentation considérable des études visant à évaluer les effets d'un entraînement mental auprès de diverses populations, très peu ont été celles qui se sont intéressées, jusqu'à maintenant, à la population âgée. Nous avons pu voir, dans notre partie théorique, que le

vieillesse physiologique s'accompagne indéniablement de diverses détériorations, notamment au niveau des fonctions cognitives. Les processus de mémorisation sont particulièrement impactés. Bien que les personnes âgées préservent d'honorables capacités à apprendre de nouvelles habiletés motrices, l'encodage et la mémorisation de ces dernières apparaissent dégradées. Dans notre étude, les résultats du groupe contrôle, pour lequel un temps de trente minutes sans pratique a été imposé, ont confirmé ce constat. Malgré la diminution du temps d'exécution après quelques répétitions physiques, similaire à celle observée pour une population jeune, les personnes âgées présentent après trente minutes sans pratique une dégradation du temps d'exécution, reflétant une détérioration des capacités de mémorisation. C'est donc dans la perspective de compenser ce déficit que nous avons réalisé notre deuxième étude. Même si la réalisation d'un court entraînement mental n'a pas permis, en soi, d'accroître significativement les performances motrices, il s'est révélé efficace pour compenser le déficit de mémoire motrice observé après un court laps de temps sans pratique. L'imagerie motrice utilisée dans le cadre d'un entraînement, que ce soit pour une population jeune ou âgée, semble donc favoriser l'encodage et la mémorisation des habiletés nouvellement acquises. Dans la perspective d'utiliser l'imagerie motrice en clinique, il pourrait être intéressant d'effectuer la même analyse sur des populations âgées plus fragiles, présentant de légers troubles cognitifs. Nous pourrions d'une part rendre compte de l'importance du déficit de mémoire motrice lorsque les personnes sont dans un processus de vieillissement pathologique. D'autre part, nous pourrions voir si la présence de troubles cognitifs, même légers, ne sont pas incompatibles avec la pratique de l'imagerie motrice. Il pourrait également être pertinent d'étudier l'efficacité d'un entraînement mental chez la personne âgée pour la préservation de séquences motrices plus complexes et essentielles au quotidien. Nous savons que lors du vieillissement, les personnes âgées peuvent présenter des troubles de la planification motrice (Mourey et al., 1998 ; Manckoundia et al., 2006). Or, des tâches comme par exemple le transfert assis/debout, de par leur complexité, nécessitent une planification motrice précise, permettant d'effectuer correctement les diverses étapes liées à l'action. Nous pourrions alors émettre l'hypothèse que simuler mentalement, de manière répétée, des transferts assis/debout permettrait une meilleure compréhension et décomposition des séquences motrices à réaliser.

A travers notre troisième hypothèse de travail, nous avons souhaité approfondir les connaissances sur la plasticité cérébrale consécutive à un entraînement mental. Ce mécanisme d'adaptation est primordial dans le cadre d'un apprentissage physique, notamment au niveau

des processus d'encodage et de mémorisation de mouvements nouvellement appris. Après avoir mis en avant, à travers notre seconde étude, les effets bénéfiques, au niveau comportemental, de l'entraînement sur la mémorisation des habiletés motrices, cette dernière expérimentation a permis de rendre visibles ces processus de mémorisation au niveau neurophysiologique. Les résultats obtenus ont montré la possibilité de modifier rapidement le codage de réseaux neuronaux par simples simulations mentales de mouvements. De plus, l'absence de modification suite à la tâche de préparation motrice met en avant la spécificité de l'efficacité de l'entraînement par imagerie motrice. L'existence de ces modifications neurophysiologiques faisant suite à l'entraînement mental vient consolider nos précédents résultats. Elles permettraient ainsi la construction d'une mémoire motrice à court terme qui s'avère être l'étape initiale en vue de la consolidation, à plus long terme, des apprentissages. De plus, en nous rapportant aux différentes méthodes d'apprentissage évoquées dans notre partie théorique, il semble évident que les processus d'apprentissage par imagerie motrice répondent favorablement à la méthode d'apprentissage par répétitions, pour laquelle la simple répétition de mouvements, imaginés, permettrait d'induire une amélioration des performances motrices, en l'absence de retour sensoriels, de signaux d'erreurs ou de récompenses. Nos résultats ont également montré que ces modifications neuronales étaient transitoires ; les effets de l'entraînement mental se sont estompés au bout de trente minutes sans pratique (réelle ou physique). Il serait alors intéressant de réaliser une étude similaire avec un entraînement plus long, à raison de plusieurs séances par semaine. Nous pourrions ainsi mesurer les potentiels effets positifs d'un entraînement par imagerie motrice sur la mise en place d'une mémoire motrice à long terme.

Ces travaux de thèse ont contribué, dans un premier temps, à corroborer les résultats des précédentes études présentant l'entraînement mental comme une méthode bénéfique pour l'amélioration des performances motrices. Nous avons apporté des connaissances nouvelles concernant les mécanismes d'apprentissage par entraînement mental, en mettant en lumière notamment les processus de mémorisation, tant au niveau comportemental qu'au niveau neurophysiologique.

●

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

●

A

- Abe M, Schambra H, Wassermann E (2011) Reward improves long-term retention of a motor memory through induction of offline memory gains. *Current Biology* 21 : 557-562.
- Adams JA (1971) A closed-loop theory of motor learning. *J Mot Behav* 3:111–49.
- Allami N, Paulignan Y, Brovelli A, Boussaoud D (2008) Visuo-motor learning with combination of different rates of motor imagery and physical practice. *Exp Brain Res* 184:105–113.
- Altermann CDC, Martins AS, Carpes FP, Mello-Carpes PB (2014) Influence of mental practice and movement observation on motor memory, cognitive function and motor performance in the elderly. *Brazilian J Phys Ther* 18:201–9.
- Andrews-Hanna J, Snyder A, Vincent J, Lustig C (2007) Disruption of large-scale brain systems in advanced aging. *Neuron* 56 : 924-935.
- Augurelle A-S, Smith AM, Lejeune T, Thonnard J-L (2003) Importance of Cutaneous Feedback in Maintaining a Secure Grip During Manipulation of Hand-Held Objects. *J Neurophysiol* 89 : 665-671.
- Avanzino L, Gueugneau N, Bisio A, et al (2015) Motor cortical plasticity induced by motor learning through mental practice. *Front Behav Neurosci.* 9 : 105.

B

- Beat M, Cock J (2014) Offline consolidation in implicit sequence learning. *Cortex* 57:156–166.
- Bishop N, Lu T, Yankner B (2010) Neural mechanisms of ageing and cognitive decline. *Nature* 464 : 539-535.
- Brown TH, Zhao Y, Leung V (2009) Hebbian Plasticity. In: *Encyclopedia of Neuroscience*. pp 1049–1056
- Buch ER, Young S, Contreras-Vidal JL (2003) Visuomotor Adaptation in Normal Aging. *Learn Mem* 10:55–63.
- Buonomano D V, Merzenich MM (1998) Cortical plasticity: from synapses to maps. *Annu Rev Neurosci* 21:149–186.
- Bütefisch C, Davis B, Wise S (2000) Mechanisms of use-dependent plasticity in the human motor cortex. *PNAS* 97 : 3661-3665.

C

- Calmels C, Fournier J (2001) Duration of physical and mental execution of gymnastic routines. *The sport psychologist* 15 : 142-150.

- Chen H, Hua S, Smith M, Lenz F (2005) Effects of human cerebellar thalamus disruption on adaptive control of reaching. *Cereb Cortex* : 16 : 1462-1473.
- Clark BC, Mahato NK, Nakazawa M, et al (2015) The power of the mind : the cortex as a critical determinant of muscle strength / weakness The power of the mind : the cortex as a critical determinant of muscle strength / weakness. *J Neurophysiol* 112:3219–3226.
- Classen J, Liepert J, Wise SP, et al (1998) Rapid plasticity of human cortical movement representation induced by practice. *J Neurophysiol* 79:1117–23.
- Collet C, Deschaumes-Molinario C, Delhomme G, et al (1994) Autonomic responses correlate to motor anticipation. *Behav Brain Res* 63:71–79.
- Collet C, Guillot A, Lebon F, et al (2011) Measuring Motor Imagery Using Psychometric, Behavioral, and Psychophysiological Tools. *Exerc Sport Sci Rev* 39:85–92.

D

- de Vries S, Mulder T (2007) Motor imagery and stroke rehabilitation: A critical discussion. *J Rehabil Med* 39:5–13.
- Decety J (1996) The neurophysiological basis of motor imagery. *Behav Brain Res* 77:45–52.
- Decety J, Jeannerod M, Germain M, Pastene J (1991) Vegetative response during imagined movement is proportional to mental effort. *Behav Brain Res* 42:1–5. d3-6
- Decety J, Jeannerod M, Prablanc C (1989) The timing of mentally represented actions. *Behav Brain Res* 34:35–42.
- Decety J, Michel F (1989) Comparative analysis of actual and mental movement times in two graphic tasks. *Brain and cognition* 11 : 87-97.
- Denis M (1989) *Image et cognition*. Presses Universitaires de France.
- Deschaumes-Molinario C, Dittmar A, Vernet-Maury E (1991) Relationship between mental imagery and sporting performance. *Behav Brain Res* 45:29–36.
- Deschaumes-Molinario C, Dittmar A, Vernet-Maury E (1992) Autonomic nervous system response patterns correlate with mental imagery. *Physiol Behav* 51:1021–1027.
- Diedrichsen J, Verstynen T, Lehman S., Ivry R. (2005) Cerebellar involvement in anticipating the consequences of self-produced actions during bimanual movements. *J Neurophysiol* 93:801–812.
- Diedrichsen J, White O, Newman D, Lally N (2010) Behavioral/Systems/Cognitive Use-Dependent and Error-Based Learning of Motor Behaviors. *J Neurosci* 30:5159–5166.
- Donchin O, Francis JT, Shadmehr R (2003) Quantifying generalization from trial-by-trial behavior of adaptive systems that learn with basis functions: theory and experiments in human motor control. *J Neurosci* 23:9032–45.
- Driskell JE, Copper C, Moran A (1994) Does mental practice enhance performance? *J Appl*

Psychol 79:481–492.

Drummond P, White K, Ashton R (1978) Imagery vividness affects habituation rate. *Psychophysiology* 15:193–5.

Duque J, Lew D, Mazzocchio R, et al (2010) Evidence for Two Concurrent Inhibitory Mechanisms during Response Preparation. *J Neurosci* 30 : 3793-3802.

Duque J, Mazzocchio R, Stefan K, Hummel F (2007) Memory formation in the motor cortex ipsilateral to a training hand. *Cereb Cortex* 18 : 1395-1406.

E

Evans JG (1984) Prevention of age-associated loss of autonomy : epidemiological approaches. *J Chron Dis* 37:353–363.

F

Facchini S, Muellbacher W, Battaglia F, et al (2002) Focal enhancement of motor cortex excitability during motor imagery: a transcranial magnetic stimulation study. *Acta Neurol Scand* 105:146–151.

Fadiga L, Buccino G, Craighero L, et al (1998) Corticospinal excitability is specifically modulated by motor imagery: A magnetic stimulation study. *Neuropsychologia* 37:147–158. d

Feltz DL, Landers DM (1983) The effects of mental practice on motor skill learning and performance: an article. *J Sport Psychol* 5:25–57.

Flanagan JR, Tresilian JR, Wing AM (1995a) Grip force adjustments during rapid hand movements suggest that detailed movement kinematics are predicted. *Behav Brain Sci* 18:753.

Flanagan JR, Wing AM (1997) The Role of Internal Models in Motion Planning and Control: Evidence from Grip Force Adjustments during Movements of Hand-Held Loads. *J Neurosci* 17 : 1519-1528.

Flanagan JR, Wing AM, Allison S, Spenceley A (1995b) Effects of surface texture on weight perception when lifting objects with a precision grip. *Percept Psychophys* 57:282–290.

Flöel A, Breitenstein C, Hummel F, et al (2005) Dopaminergic influences on formation of a motor memory. *Ann Neurol* 58:121–30. 6

Fox P, Pardo J, Petersen S, Raichle M (1987) Supplementary motor and premotor responses to actual and imagined hand movements with positron emission tomography. *Society for Neuroscience Abstract*.

G

- Galea J, Vazquez A, Pasricha N (2010) Dissociating the roles of the cerebellum and motor cortex during adaptive learning: the motor cortex retains what the cerebellum learns. *Cereb Cortex* 21 : 1761-1770.
- Galganski ME, Fuglevand AJ, Enoka RM, et al (1993) Contractions muscle of elderly subjects during submaximal. Reduced control of motor output in a human hand. *J Neurophysiol J Gerontol A Biol Sci Med Sci* 69:2108–2115.
- Gentili R, Han CE, Schweighofer N, Papaxanthis C (2010) Motor learning without doing: trial-by-trial improvement in motor performance during mental training. *J Neurophysiol* 104:774–783.
- Gentili R, Papaxanthis C, Pozzo T (2006) Improvement and generalization of arm motor performance through motor imagery practice. *Neuroscience* 137:761–772.
- Gentili RJ, Papaxanthis C (2015) Laterality effects in motor learning by mental practice in right-handers. *Neuroscience* 297:231–242.
- Golla H, Tziridis K, Haarmeier T, Catz N (2008) Reduced saccadic resilience and impaired saccadic adaptation due to cerebellar disease. *Eur J Neurosci* 27 : 132-144.
- Goodbody S, Wolpert D (1998) Temporal and amplitude generalization in motor learning. *J Neurophysiol* 79 : 1825-1838
- Goss S, Hall C, Buckolz E, Fishburne G (1986) Imagery ability and the acquisition and retention of movements. *Mem Cognit* 14:469–477.
- Grapperon J, Pignol A, Vion-Dury J (2012) La mesure de la réaction électrodermale. *L'Encéphale* 38 : 149-155.
- Grèzes J, Decety J (2001) Functional anatomy of execution, mental simulation, observation, and verb generation of actions: a meta-analysis. *Hum Brain Mapp* 12:1–19.
- Grosprêtre S, Lebon F, Papaxanthis C, Martin A (2016) New evidence of corticospinal network modulation induced by motor imagery. *J Neurophysiol* 115:1279–88.
- Grosprêtre S, Ruffino C, Lebon F (2015) Motor imagery and cortico-spinal excitability: A review. *Eur J Sport Sci* 16 : 317-324.
- Gueugneau N, Crognier L, Papaxanthis C (2008) The influence of eye movements on the temporal features of executed and imagined arm movements. *Brain Res* 1187:95–102.
- Guillot A, Collet C (2005) Duration of mentally simulated movement: a review. *J Mot Behav* 37:10–20.
- Guillot A, Collet C (2008) Construction of the Motor Imagery Integrative Model in Sport: a review and theoretical investigation of motor imagery use. *Int Rev Sport Exerc Psychol* 1:31–44.
- Guillot A, Collet C, Nguyen V, et al (2008) Functional neuroanatomical networks associated with expertise in motor imagery. *NeuroImage* 41 : 1471-1483.

Guillot A, Tolleron C, Collet C (2010) Does motor imagery enhance stretching and flexibility? *J Sports Sci* 28:291–8.

H

Hall C, Pongrac J (1983) Movement imagery: questionnaire.

Hall CR, Martin KA (1997) Measuring movement imagery abilities: A revision of the Movement Imagery Questionnaire. *J Ment Imag* 21:143–154.

Hardwick R, Rottschy C, Miall R, Eickhoff S (2013) A quantitative meta-analysis and review of motor learning in the human brain. *NeuroImage* 67 : 283-297.

Harrington DL, Haaland KY (1992) Skill learning in the elderly: diminished implicit and explicit memory for a motor sequence. *Psychol Aging* 7:425–34.

Hashimoto R, Rothwell J (1999) Dynamic changes in corticospinal excitability during motor imagery. *Exp Brain Res* 125 : 75-81.

Héту S, Grégoire M, Saimpont A, et al (2013) The neural network of motor imagery: An ALE meta-analysis. *Neurosci Biobehav Rev* 37:930–949.

Holmes PS, Collins DJ (2001) Journal of Applied Sport The PETTLEP Approach to Motor Imagery : A Functional Equivalence Model for Sport Psychologists. *Appl Sport Psychol* 13:60–83.

Hosp J, Luft A (2011) Cortical plasticity during motor learning and recovery after ischemic stroke. *Neural Plasticity* 9.

Hovington CL, Brouwer B (2010) Guided motor imagery in healthy adults and stroke: does strategy matter? *Neurorehabil Neural Repair* 24:851–857. doi: 10.1177/1545968310374190

Howard JH, Howard D V (1997) Age differences in implicit learning of higher order dependencies in serial patterns. *Psychol Aging* 12:634–56.

Huang V, Haith A, Mazzoni P, Krakauer J (2011) Rethinking motor learning and savings in adaptation paradigms: model-free memory for successful actions combines with internal models. *Neuron* 70 : 787-801.

I

Izawa J, Shadmehr R, Wolpert D, et al (2011) Learning from Sensory and Reward Prediction Errors during Motor Adaptation. *PLoS Comput Biol* 7:e1002012.

J

- Jackson P, Lafleur M, Malouin F, Richards C (2001) Potential role of mental practice using motor imagery in neurologic rehabilitation. *Arch Physical Med and Rehab* 82 : 1133-1141.
- Jackson PL, Lafleur MF, Malouin F, et al (2003) Functional cerebral reorganization following motor sequence learning through mental practice with motor imagery. *Neuroimage* 20:1171–1180.
- Jeannerod M (2001) Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. *Neuroimage* 14:S103–S109.
- Jeannerod M (1995) Mental imagery in the motor context. *Neuropsychologia* 33:1419–1432.
- Jones–Lush L, Judkins T, Wittenberg G (2010) Arm movement maps evoked by cortical magnetic stimulation in a robotic environment. *Neurosci* 165 : 774-781.
- Jones GE, Johnson HJ (1980) Heart Rate and Somatic Concomitants of Mental Imagery. *Psychophysiology* 17:339–347.

K

- Kami A, Meyer G, Jezzard P, et al (1995) Functional MRI evidence for adult motor cortex plasticity during motor skill learning. *Nature*.
- Kantak S, Jones-Lush L, Narayanan P, Judkins T (2013) Rapid plasticity of motor corticospinal system with robotic reach training. *Neuroscience* 247 : 55-64.
- Karni A, Tanne D, Rubenstein B, Askenasy J (1994) Dependence on REM sleep of overnight improvement of a perceptual skill. *Science* 265 : 679-682.
- Kasai T, Kawai S, Kawanishi M, Yahagi S (1997) Evidence for facilitation of motor evoked potentials (MEPs) induced by motor imagery. *Brain Res* 744:147–150.
- Kawato M, Kuroda T, Imamizu H, et al (2003) Internal forward models in the cerebellum : fMRI study on grip force and load force coupling. *Progress in Brain Res* 142 : 171-188.
- Kolb B, Whishaw I (1998) Brain plasticity and behavior. *Annual Review of Psychology* 49 : 43-64.

L

- Lackner J, Dizio P (1994) Rapid adaptation to Coriolis force perturbations of arm trajectory. *J Neurophysiol* 72 : 299-313.
- Lackner JR, Dizio P (1998) Gravitoinertial Force Background Level Affects Adaptation to Coriolis Force Perturbations of Reaching Movements. *J Neurophysiol* 80 : 546-553.
- Lacourse MG, Turner J a, Randolph-Orr E, et al (2004) Cerebral and cerebellar sensorimotor plasticity following motor imagery-based mental practice of a sequential movement. *J Rehabil Res Dev* 41:505–524.

- Lafleur MF, Jackson PL, Malouin F, et al (2002) Motor learning produces parallel dynamic functional changes during the execution and imagination of sequential foot movements. *Neuroimage* 16:142–157.
- Lang PJ (1979) A Bio-Informational Theory of Emotional Imagery. *Psychophysiology* 16:495–512.
- Lebon F, Byblow WD, Collet C, et al (2012a) The modulation of motor cortex excitability during motor imagery depends on imagery quality. *Eur J Neurosci* 35:323–331.
- Lebon F, Collet C, Guillot A (2010) Benefits of motor imagery training on muscle strength. *J Strength Cond Res* 24:1680–1687.
- Lebon F, Greenhouse I, Labruna L, et al (2016) Influence of Delay Period Duration on Inhibitory Processes for Response Preparation. *Cereb Cortex* 26:2461–2470.
- Lebon F, Guillot A, Collet C (2012b) Increased Muscle Activation Following Motor Imagery During the Rehabilitation of the Anterior Cruciate Ligament. *Appl Psychophysiol Biofeedback* 37:45–51.
- Lechner H, Squire L, Byrne J (1999) 100 years of consolidation—remembering Müller and Pilzecker. *Learning & Memory* 6 : 77-87.
- Léonard G, Tremblay F (2007) Corticomotor facilitation associated with observation, imagery and imitation of hand actions: a comparative study in young and old adults. *Exp Brain Res* 177 : 167-175.
- Liepert J, Tegenthoff M, Malin JP (1995) Changes of cortical motor area size during immobilization. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 97:382–386.
- Light LL (1991) Memory and Aging: Four Hypotheses in Search of Data. *Annu Rev Psychol* 42:333–376.
- Louis M, Guillot A, Maton S, Doyon J (2008) Effect of imagined movement speed on subsequent motor performance. *Journal of Motor Behavior* 40 : 117-132.
- Lovell G, Collins D (2001) Speed of image manipulation, imagery ability and motor skill acquisition. *Int J Sport Psychol* 32:355–368.
- Luft A, Schwarz S (2009) Dopaminergic signals in primary motor cortex. *International Journal of Developmental* 27 : 415 - 421.
- Lustig C, Shah P, Seidler R, Reuter-Lorenz PA (2009) Aging, Training, and the Brain: A Review and Future Directions. *Neuropsychol Rev* 19:504–522.

M

- MacIntyre T, Moran A (1996) Imagery use among canoeists: A worldwide survey of novice, intermediate, and elite slalomists. *Journal of Applied Sport Psychology*.
- Madelain L, Paeye C, Wallman J (2011) Modification of saccadic gain by reinforcement. *J Neurophysiol* 106 : 219-232.

- Malone L, Bastian A (2016) Age-related forgetting in locomotor adaptation. *Neurobiol of Learning and Memory* 128 : 1-6.
- Malouin F, Jackson PL, Richards CL (2013) Towards the integration of mental practice in rehabilitation programs. A critical review. *Front Hum Neurosci* 7:576.
- Malouin F, Richards C, Durand A (2010) Normal aging and motor imagery vividness: implications for mental practice training in rehabilitation. *Arch of Physical Med and Rehab* 91 : 1122-1127.
- Malouin F, Richards C, Jackson P (2007) The Kinesthetic and Visual Imagery Questionnaire (KVIQ) for assessing motor imagery in persons with physical disabilities: a reliability and construct validity study. *J Neurologic Physical Therapy* 31 : 20-29.
- 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 : 385-392.
- Marconi B, Pecchioli C, Koch G, Caltagirone C (2007) Functional overlap between hand and forearm motor cortical representations during motor cognitive tasks. *Clin Neurophysiol* 118:1767–1775.
- Martin T, Keating J, Goodkin H, Bastian A (1996) Throwing while looking through prisms: I. Focal olivocerebellar lesions impair adaptation. *Brain* 119 : 1183-1198.
- Maschke M, Gomez C, Ebner T (2004) Hereditary cerebellar ataxia progressively impairs force adaptation during goal-directed arm movements. *J Neurophysiol* 91 : 230-238.
- McNay EC, Willingham DB (1998) Deficit in learning of a motor skill requiring strategy, but not of perceptuomotor recalibration, with aging. *Learn Mem* 4:411–20.
- Miall R, Wolpert D (1996) Forward models for physiological motor control. *Neural networks* 9:1265–1279.
- Morton S, Bastian A (2006) Cerebellar contributions to locomotor adaptations during splitbelt treadmill walking. *J Neurosci* 26 : 9107-9116.
- Mourey F, Pozzo T, Rouhier-Marcet I, Didier JP (1998) A kinematic comparison between elderly and young subjects standing up from and sitting down in a chair. *Age and ageing* 27 : 137-146.
- Muellbacher W, Ziemann U (2001) Role of the human motor cortex in rapid motor learning. *Exp Brain Res* 136 : 431-438.
- Muellbacher W, Ziemann U, Wissel J, et al (2002) Early consolidation in human primary motor cortex. *Nature* 415:640–644.
- Mulder T (2007) Motor imagery and action observation: cognitive tools for rehabilitation. *J Neural Transmission* 114 : 1265-1278.
- Mulder T, Hochstenbach J (2007) Motor imagery: the relation between age and imagery capacity. *Human Movement Science* 26 : 203-211.

N

- Newell KM (1991) Motor Skill Acquisition. *Annu Rev Psychol* 42:213–237.
- Nicoll R, Kauer J, Malenka R (1988) The current excitement in long term potentiation. *Neuron*.
- Nissen M, Bullemer P (1987) Attentional requirements of learning: Evidence from performance measures. *Cogn psychology* 19 : 1-32.

O

- Oishi K, Kasai T, Maeshima T (2000) Autonomic Response Specificity during Motor Imagery. *J Physiol Anthr* 19:255–261.

P

- Papaxanthis C, Paizis C, White O, et al (2012) The relation between geometry and time in mental actions. *PLoS One*.
- 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* 135:371–383.
- Papaxanthis C, Pozzo T, Popov KE, McIntyre J (1998) Hand trajectories of vertical arm movements in one- G and zero- G environments. *Exp Brain Res* 120:496–502.
- Papaxanthis C, Pozzo T, Skoura X (2002a) Does order and timing in performance of imagined and actual movements affect the motor imagery process? The duration of walking and writing task. *Behav Brain Res* 134 : 209-215.
- Papaxanthis C, Schieppati M, Gentili R, Pozzo T (2002b) Imagined and actual arm movements have similar durations when performed under different conditions of direction and mass. *Exp Brain Res* 143:447–452. d
- Pascual-Leone a, Nguyen KT, Cohen a D, et al (1995) Modulation of muscle responses evoked by transcranial magnetic stimulation during the acquisition of new fine motor skills. *J Neurophysiol* 74:1037–1045.
- Paulsen O (2000) Natural patterns of activity and long-term synaptic plasticity. *Curr Opin Neurobiol* 10:172–180.
- Personnier P, Ballay Y, Papaxanthis C (2010a) Mentally represented motor actions in normal aging: III. Electromyographic features of imagined arm movements. *Behav Brain Res* 206:184–191.
- Personnier P, Kubicki A, Laroche D, Papaxanthis C (2010b) Temporal features of imagined locomotion in normal aging. *Neurosci Lett* 476:146–149.
- Personnier P, Paizis C, Ballay Y, Papaxanthis C (2008) Mentally represented motor actions in

normal aging II. The influence of the gravito-inertial context on the duration of overt and covert arm movements. *Behav Brain Res* 186:273–283.

Post RM, Kimbrell T a, McCann UD, et al (1999) Repetitive transcranial magnetic stimulation as a neuropsychiatric tool: present status and future potential. *J ECT* 15:39–59.

R

Ranganathan VK, Siemionow V, Liu JZ, et al (2004) From mental power to muscle power - Gaining strength by using the mind. *Neuropsychologia* 42:944–956.

Reed C (2002) Chronometric comparisons of imagery to action: Visualizing versus physically performing springboard dives. *Memory and Cognition* 30 : 1169 - 1178.

Robertson E (2007) The serial reaction time task: implicit motor skill learning? *J Neurosci* 27 : 10073-10075.

Robertson EM, Pascual-Leone A, Miall RC (2004) Current concepts in procedural consolidation. *Nat Rev Neurosci* 5:576–582.

Roland P, Larsen B, Lassen N (1980) Supplementary motor area and other cortical areas in organization of voluntary movements in man. *J Neurophysiol* 43 : 118-136.

Rossini PM, Calautti C, Pauri F, Baron JC (2003) Post-stroke plastic reorganisation in the adult brain. *Lancet Neurol* 2:493–502.

Rossini PM, Rossi S, Pasqualetti P, Tecchio F (1999) Corticospinal excitability modulation to hand muscles during movement imagery. *Cereb Cortex* 9:161–167.

Roure R, Collet C, Deschaumes-Molinaro C, et al (1999) Imagery Quality Estimated by Autonomic Response Is Correlated to Sporting Performance Enhancement. *Physiol Behav* 66:63–72.

Rozand V, Lebon F, Papaxanthis C, Lepers R (2015) Effect of mental fatigue on speed–accuracy trade-off. *Neuroscience* 297:219–230.

Rozand V, Lebon F, Stapley PJ, et al (2016) A prolonged motor imagery session alter imagined and actual movement durations: Potential implications for neurorehabilitation. *Behav Brain Res* 297:67–75.

Ruffino C, Papaxanthis C, Lebon F (2016) Neural plasticity during motor learning with motor imagery practice: Review and perspectives. *Neuroscience* 341:61–78.

S

Saimpont A, Malouin F, Tousignant B (2013) Motor imagery and aging. *J Mot Behav* 45 : 21-28.

Sanes JN, Donoghue JP (2000) Plasticity and Primary Motor Cortex. *Annu Rev Neurosci*

23:393–415.

Sanes JN, Suner S, Lando JF, Donoghue JP (1988) Rapid reorganization of adult rat motor cortex somatic representation patterns after motor nerve injury. *Proc Natl Acad Sci U S A* 85:2003–2007.

Sawaki L, Yaseen Z, Kopylev L, Cohen LG (2003) Age-dependent changes in the ability to encode a novel elementary motor memory. *Ann Neurol* 53:521–524.

Schmidt RA (1975) A schema theory of discrete motor skill learning. *Psychol Rev* 82:225–260.

Schott N, Munzert J (2007) Temporal accuracy of motor imagery in older women. *International J Sport Psychology* 38 : 304-320.

Schuster C, Hilfiker R, Amft O, et al (2011) Best practice for motor imagery: a systematic literature review on motor imagery training elements in five different disciplines. *BMC Med* 9:75.

Seidler RD (2007) Older adults can learn to learn new motor skills. *Behav Brain Res* 183:118–22.

Seidler RD, Bernard JA, Burutolu TB, et al (2010) Motor control and aging: Links to age-related brain structural, functional, and biochemical effects. *Neurosci Biobehav Rev* 34:721–733.

Seidler RD, Kwak Y, Fling BW, Bernard JA (2013) Neurocognitive mechanisms of error-based motor learning. *Adv Exp Med Biol* 782:39–60.

Shadmehr R, Holcomb H (1997) Neural correlates of motor memory consolidation. *Science* 277 : 821-825.

Shadmehr R, Mussa-Ivaldi F (1994) Adaptive representation of dynamics during learning of a motor task. *J Neurosci* 14:3208–3224.

Shadmehr R, Smith M a, Krakauer JW (2010a) Error correction, sensory prediction, and adaptation in motor control. *Annu Rev Neurosci* 33:89–108.

Shadmehr R, Smith MA, Krakauer JW (2010b) Error Correction, Sensory Prediction, and Adaptation in Motor Control. *Annu Rev Neurosci* 33:89–108.

Skoura X, Papaxanthis C, Vinter A, Pozzo T (2005) Mentally represented motor actions in normal aging: I. Age effects on the temporal features of overt and covert execution of actions. *Behav Brain Res* 165:229–239.

Skoura X, Personnier P, Vinter A, et al (2008) Decline in motor prediction in elderly subjects: Right versus left arm differences in mentally simulated motor actions. *Cortex* 44:1271–1278.

Smith M, Shadmehr R (2005) Intact Ability to Learn Internal Models of Arm Dynamics in Huntington's Disease But Not Cerebellar Degeneration. *J Neurophysiol* 93 : 2809-2821.

Stephan K, Fink G, Passingham R (1995) Functional anatomy of the mental representation of upper extremity movements in healthy subjects. *J Neurophysiol* 73 : 373-386.

Stickgold R, Hobson J, Fosse R, Fosse M (2001) Sleep, learning, and dreams: off-line memory reprocessing. *Science* 294 : 1052-1057.

Stinear CM, Byblow WD (2003) Motor imagery of phasic thumb abduction temporally and spatially modulates corticospinal excitability. *Clin Neurophysiol* 114:909–914.

Stinear CM, Byblow WD (2004) Modulation of corticospinal excitability and intracortical inhibition during motor imagery is task-dependent. *Exp Brain Res* 157:351–358.

T

Tahayori B, Koceja DM (2012) Activity-dependent plasticity of spinal circuits in the developing and mature spinal cord. *Neural Plast.* 2012 : 12.

Tamir R, Dickstein R, Huberman M (2007) Integration of Motor Imagery and Physical Practice in Group Treatment Applied to Subjects With Parkinson's Disease. *Neurorehabilitation and neural* 21:68–75.

Tremblay F, Tremblay LE, Colcer DE (2001) Modulation of corticospinal excitability during imagined knee movements. *J Rehabil Med* 33:230–234.

Tseng Y, Diedrichsen J, Krakauer J (2007) Sensory prediction errors drive cerebellum-dependent adaptation of reaching. *J Neurophysiol* 98 : 54-62.

V

Vergeer I, Roberts J (2006) Movement and stretching imagery during flexibility training. *J Sports Sci* 24:197–208.

Verhaeghen P, Marcoen A, Goossens L (1993) Facts and fiction about memory aging: a quantitative integration of research findings. *J Gerontol* 48:P157-71.

Vuckovic A, Osuagwu BA (2013) Using a motor imagery questionnaire to estimate the performance of a Brain–Computer Interface based on object oriented motor imagery. *Clin Neurophysiol* 124:1586–1595.

W

Wakefield CJ, Smith D (2009) Impact of differing frequencies of PETTLEP imagery on netball shooting performance. *J Imag Res Sport Phys Act* 4.

Wang H, Wang X, Scheich H (1996) LTD and LTP induced by transcranial magnetic stimulation in auditory cortex. *Neuroreport* 7:521–525.

Watt A, Spittle M, Morris T (2002) Evidence related to the evaluation of measures of sport imagery. *J Sci Med Sport* 5:29.

Williams J, Pearce AJ, Loporto M, et al (2012) The relationship between corticospinal excitability during motor imagery and motor imagery ability. *Behav Brain Res* 226:369–

375.

Willingham D (1998) A neuropsychological theory of motor skill learning. *Psychological review*

Wolpert D, Diedrichsen J (2011) Principles of sensorimotor learning. *Nature Rev Neurosci* 12 : 739-751.

Wolpert D, Ghahramani Z (2000) Computational principles of movement neuroscience. *Nature Neurosci* 3 : 1212-1217.

Wolpert D, Ghahramani Z, Flanagan J (2001) Perspectives and problems in motor learning. *Trends in Cogn Sciences* 5 : 487-494.

Wolpert D, Ghahramani Z, Jordan M (1995) An internal model for sensorimotor integration. *Science* 269 / 1880-1882.

Wolpert DM, Flanagan JR (2001) Motor prediction. *Curr Biol* 11:R729–R732.

Y

Yágüez L, Nagel D, Hoffman H, Canavan A (1998) A mental route to motor learning: improving trajectorial kinematics through imagery training. *Behav brain* 90:95–106.

Yahagi S, Kasai T (1999) Motor evoked potentials induced by motor imagery reveal a functional asymmetry of cortical motor control in left- and right-handed human subjects. *Neurosci Lett* 276:185–188.

Yahagi S, Shimura K, Kasai T (1996) An increase in cortical excitability with no change in spinal excitability during motor imagery. *Percept Mot Skills* 83:288–90.

Yue G, Cole KJ (1992) Strength increases from the motor program: comparison of training with maximal voluntary and imagined muscle contractions. *J Neurophysiol* 67:1114–1123.



ANNEXES



Annexe 1

Neural plasticity during motor learning with motor imagery practice: review and perspectives

NEUROSCIENCE FOREFRONT REVIEW

NEURAL PLASTICITY DURING MOTOR LEARNING WITH MOTOR IMAGERY PRACTICE: REVIEW AND PERSPECTIVES

CÉLIA RUFFINO, CHARALAMBOS PAPAXANTHIS AND FLORENT LEBON*

UFR STAPS, Univ. Bourgogne Franche-Comté, BP 27877, F-21000 Dijon, France

INSERM U1093, Univ. Bourgogne Franche-Comté, F-21000 Dijon, France

Abstract—In the last decade, many studies confirmed the benefits of mental practice with motor imagery. In this review we first aimed to compile data issued from fundamental and clinical investigations and to provide the key-components for the optimization of motor imagery strategy. We focused on transcranial magnetic stimulation studies, supported by brain imaging research, that sustain the current hypothesis of a functional link between cortical reorganization and behavioral improvement. As perspectives, we suggest a model of neural adaptation following mental practice, in which synapse conductivity and inhibitory mechanisms at the spinal level may also play an important role. © 2016 Published by Elsevier Ltd on behalf of IBRO.

Keywords: Motor imagery, TMS, Learning, Plasticity.

	Contents	
Introduction		61
What do behavioral and cognitive neurosciences reveal about MI?		62
Motor learning with MI training		64
Optimal strategy for motor learning with MI		64
Combination of MI with other interventions		66
MI combined with physical practice		66
MI combined with action observation		66
MI combined with cortical stimulation		66
Cortical plasticity following MI practice		67
Cortical plasticity in the healthy population		67
Cortical plasticity during motor recovery		69
Conclusion and perspectives		70
Acknowledgement		71
References		71
Appendix		74

*Correspondence to: F. Lebon, Université de Bourgogne Franche-Comté, Campus Universitaire, UFR STAPS, BP 27877, F-21078 Dijon, France. Fax: +33 3 80396749.

E-mail addresses: Celia.ruffino@u-bourgogne.fr (C. Ruffino), Charalambos.papaxanthis@u-bourgogne.fr (C. Papaxanthis), Florent.lebon@u-bourgogne.fr (F. Lebon).

<http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroscience.2016.11.023>
0306-4522/© 2016 Published by Elsevier Ltd on behalf of IBRO.

INTRODUCTION

Motor skills, such as playing piano, basketball, or writing, are developed through extensive practice over several years. Movement learning involves several interconnected components: processing and collecting sensory inputs relevant to action, applying a series of decision-making strategies that define movement parameters (e.g., direction, duration, force), and activating feed-forward, reactive, and biomechanical control processes during motor performance (Wolpert and Flanagan, 2001). Two experimental paradigms are frequently used to study the neural processes underlying motor skill learning (Doyon and Benali, 2005; Shadmehr et al., 2010 for a review): (1) motor sequence learning with the incremental acquisition of movements in a specific behavior and (2) adaptation learning with the compensation for changes in the body or environmental dynamics. In both paradigms, several phases can be distinguished: (i) a fast phase, in which performance improvement occurs within the first training session; (ii) a consolidation phase, in which an enhancement of performance occurs at least 6 h after the first practice session; (iii) a slow phase, in which further gains can be achieved across several training sessions; (iv) an automatic stage, in which the motor task is performed automatically with poor cognitive demand; and (v) a retention state, in which the motor performance can be executed in the absence of any practice after a long delay (Doyon and Benali, 2005; Halsband and Lange, 2006).

Physical practice is undeniably vital for the acquisition and the consolidation of new motor skills (Robertson et al., 2004). Two well-assessed complementary methods for motor skill learning are action observation (Mattar and Gribble, 2005; Naish et al., 2014 for a review) and motor imagery – MI (Pascual-Leone et al., 1995; Gentili et al., 2010; Gentili and Papaxanthis, 2015; Schuster et al., 2011). During action observation, visual information implicitly activates the so-called *mirror neuron* system (e.g., Iacoboni et al., 1999; Buccino et al., 2001) and may improve the observer's motor planning process (Pozzo et al., 2006; Sciutti et al., 2012). On the other hand, MI is the explicit or implicit mental representation of action without concomitant movements. Implicit MI is commonly involved in mental rotation tasks, while explicit MI is used when one is specifically instructed to mentally simulate an action. Different modalities frame

MI: kinesthetic (based on sensory information normally generated during actual movement), haptic (using cutaneous information to recreate the interaction with external objects), visual (with external and internal perspectives), or auditory. One can use these modalities independently or combine them to potentiate the activation of the sensorimotor system during MI. Mental practice by means of MI is increasingly used for motor learning in healthy people (Dickstein and Deutsch, 2007) or for motor rehabilitation in patients (Malouin et al., 2013a).

Over the past twenty years, many studies have provided relevant information about the neurophysiological mechanisms underlying MI. Nonetheless, the neural stages (cortical, subcortical and spinal) involved in MI process are mainly probed separately. It is not clear yet whether motor learning with MI equally affects central and peripheral neural structures. This review aims to present recent findings on the neural aspects following MI practice, to provide guidelines about the strategy for motor learning with MI, and to suggest a model of neural adaptation as a perspective for future research. We particularly discussed data from transcranial magnetic stimulation (TMS) studies, supported by those recorded during brain imaging research. TMS is a reliable and non-invasive tool used in fundamental and clinical research to probe the level of corticospinal excitability during MI and the cortical plasticity after MI practice.

WHAT DO BEHAVIORAL AND COGNITIVE NEUROSCIENCES REVEAL ABOUT MI?

For many years now, scientists have tried to understand the functional and neural similarities between mental and actual movements. The mental chronometry paradigm, aiming to correlate the temporal content of actual and mental actions, has been extensively used. The results showed that the duration of both movements is conventionally equivalent (see Guillot and Collet, 2005 for a review). Regarding the neurophysiological component, previous reviews, mainly focusing on fMRI data, have excellently presented the neural link between mental and actual states (Héту et al., 2013). However, single-neuron recording studies showed specific activations during MI in comparison to actual movement (Amador and Fried, 2004; Leuthardt et al., 2004; Anderson et al., 2011). For example, Amador and Fried (2004) showed that the neurons in the supplementary motor area differentiated between actual and imagined movements.

To extent these results, we presented TMS studies that assessed the neural processes of MI and the mechanisms of neural modulation following mental practice with MI. This non-invasive technique with high temporal resolution presents many advantages to assess the level of corticospinal and intracortical excitability. TMS is extensively used in cognitive neuroscience to determine the involvement of brain areas and the temporal specificity. In the mid-80s, Barker et al. (1985) presented a technology designed to stimulate cortical areas that was less painful than

electrical stimulation. The authors used a magnetic field to activate neurons located a few centimeters under the coil. A brief stimulation over the cortical representation of a body part in M1 activates the corticospinal track and induces a response in the corresponding contralateral muscle. This response is called a motor-evoked potential (MEP, see Loporto et al., 2011 for physiological and technical details). TMS can also be placed over other cortical areas to disrupt the activation of the targeted area and to explore the neural network underlying a specific behavior. Nowadays, this non-invasive technique is extensively used in fundamental and clinical studies and, by extension, in MI paradigms. A total of 164 articles, published between 1995 and 2016, were found through an online search with the PubMed (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/>) and Google Scholar (<https://scholar.google.fr/>) databases, combining the terms “TMS” with “mental imagery”, “motor imagery” or “mental practice”. We selected all articles that presented mental/motor imagery and mental practice studies that used TMS as a technique to probe the underlying neurophysiological mechanisms (see Table A.1 in Appendix). Eighty-three TMS papers on this topic, i.e. 50%, have been published since 2010, showing the significant growing interest for this research field. When placed over M1, TMS elicited MEPs in the contralateral effector, a probe of corticospinal excitability, mostly during explicit mental imagery (78% of the papers; see Fig. 1) and very few during implicit mental imagery (2.4%). To our knowledge, only five studies (3%) measured corticospinal excitability before and after mental practice with MI, controlling cortical plasticity (Pascual-Leone et al., 1995; Bassolino et al., 2013; Leung et al., 2013; Avanzino et al., 2015; Volz et al., 2015). Finally, TMS placed over non-M1 areas in mental imagery studies were used to disrupt activity in this area and to assess its relevance to the mental task or to further understand the neural network (e.g., Ganis et al., 2000; Lebon et al., 2012b).

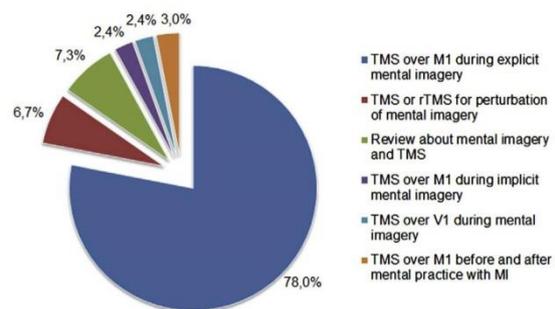


Fig. 1. Graphic distribution of transcranial magnetic stimulation (TMS) studies in mental imagery research. Mental imagery embraces motor imagery that includes all sensorimotor information that one can experience when interacting with the environment and non-motor imagery that involves any other activities that do not affect one's motor behavior (e.g., mental picturing or mental rotation of letters). Explicit and implicit mental imagery is the mental representation that one experiences consciously and unconsciously, respectively. Mental practice is the repetition of mental representations used for learning, training and rehabilitation. M1 = primary motor cortex; V1 = primary visual cortex; rTMS = repetitive TMS.

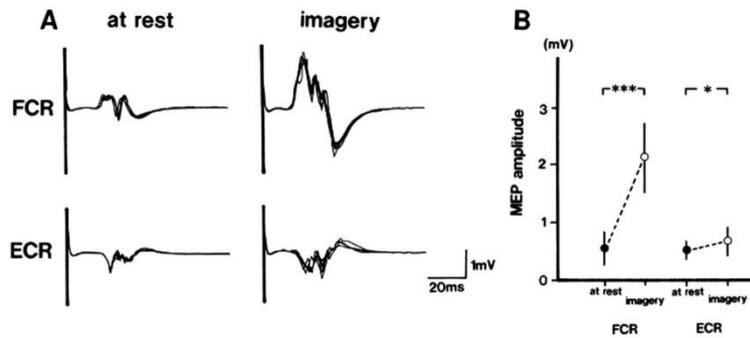


Fig. 2. Muscle-specificity of corticospinal excitability. Motor-evoked potentials increased in flexor carpi radialis (FCR), but not in extensor carpi radialis (ECR), during imagery of hand flexion (courtesy of Kasai et al. (1997)).

Single-pulse TMS over M1 is the main stimulation type used in this field of research. Peak-to-peak amplitude of the MEP is the most commonly reported measurement and is used as a marker of corticospinal excitability at the time of stimulation (Rossini et al., 1999). An increase in the amplitude of the MEP recorded in the relaxed contralateral muscle is generally observed during MI when compared to rest (Fig. 2). This increase reflects a facilitation of the corticospinal track, which is produced by a decrease in the cortical motor threshold of the corresponding muscle and/or a greater number of recruited motor neurons (Kasai et al., 1997; Yahagi and Kasai, 1998). These corticospinal facilitatory effects indicate that MI can induce online synaptic adaptations in M1, leading to rapid shifts in output representation patterns (Rossi and Rossini, 2004). It must be noted that this facilitation is muscle-specific (Fadiga et al., 1998; Yahagi and Kasai, 1998, 1999; Rossini et al., 1999; Tremblay et al., 2001; Facchini et al., 2002; Stinear and Byblow, 2003, 2004), time-specific (Fadiga et al., 1998; Hashimoto and Rothwell, 1999; Stinear and Byblow, 2003, 2004; Stinear et al., 2006b; Levin et al., 2004), and content-specific (Yahagi and Kasai, 1998; Li et al., 2004; Stinear et al., 2006a; Mizuguchi et al., 2013). Indeed, MEP amplitude increases only in the muscles that were functionally related to the imagined movement (Marconi et al., 2007) and for the period during which participants imagine the movement. This muscle and time specificity is even more pronounced when the imagery ability is greater (Lebon et al., 2012a), i.e. when behavioral and psychophysiological measurements during MI mimics those during actual execution. Furthermore, kinesthetic imagery is more often used in MI paradigms, since it activates the motor cortex to a greater extent than visual imagery (Stinear et al., 2006a). This is consistent with studies using different neurophysiological techniques (e.g., Guillot et al., 2009b for fMRI data and Stecklow et al., 2010 for EEG data).

Paired-pulse TMS was also used to assess short-interval intracortical inhibition during MI (SICI, described in Kujirai et al. (1993)). In this technique, two TMS pulses are triggered over M1 with a single coil. The first sub-threshold stimulus activates low-threshold inhibitory inter-neurons. It is followed by a second suprathreshold stimulus (between 1 and 5 ms) that makes the pyramidal

neurons fire. The percentage of SICI is measured by dividing the MEP amplitude elicited by the paired pulse with the MEP amplitude elicited by the single suprathreshold pulse. A decrease in SICI was observed when subjects imagined finger movements, although no contraction was recorded or expected (Abbruzzese et al., 1999; Stinear and Byblow, 2004; Kumru et al., 2008; Liepert and Neveling, 2009). This reduction of inhibition within M1 could explain corticospinal facilitation during MI (Ridding et al., 1995).

Recently, double-cone coil TMS protocols provided insights into inter-

hemisphere processes. For example, Lebon et al. (2012b) stimulated the right inferior parietal lobule (rIPL) 12 ms prior to the contralateral M1. The authors used the neuronavigated technique (TMS combined with MRI data) to spot rIPL and the optimal scalp position in M1 (motor hotspot). They observed during MI a decrease in MEP amplitude after the double stimulation, when compared to MEP amplitude after a single TMS over M1. These results support the idea that rIPL forms part of a distinct inhibitory network that may prevent unwanted movement during imagery tasks. However, this inhibitory process may also involve other cortical and subcortical areas (see Guillot et al., 2012 for a review). For example, Lotze et al. (1999) found a differential activation in the cerebellum during MI and actual execution: the greater activation of the posterior lobe during MI may be involved in movement inhibition while imagining.

Finally, another TMS technique, known as cortical mapping, is able to assess the cortical (re)organization of M1 during a specific task or after an event (motor learning or injury, see Tyc and Boyadjian, 2006, for a review). In this technique, a TMS map is generated by measuring the amplitude of MEPs evoked at an identified scalp site and quantifying the intensity and volume of the activation (e.g., Brasil-Neto et al., 1993; Thickbroom et al., 1999). A grid is positioned over M1 and centered on the motor hotspot of the targeted muscle. Each point of the grid is stimulated via the TMS coil and the potential response is measured at the periphery. Note that the number of, and the distance between, stimulation sites vary across studies. Up to now, very few studies have used this technique to assess cortical organization during MI (e.g., Vargas et al., 2004; Marconi et al., 2007; Bassolino et al., 2013). For example, Marconi et al. (2007) mapped out the cortical representation of hand and forearm muscles while imagining (or observing) repeated opposition of the thumb and the little finger. TMS mapping of the right and left hemisphere was performed when participants imagined or observed movements of the left and right hand, respectively. The authors used a grid, with 49 points equally spaced by 1.5 cm, along the medio-lateral and the antero-posterior axes. They measured the mean map area, defined as the number of scalp positions stimulation of which evoked

MEPs in the studied muscle, and the mean map volume, set as the sum of MEP amplitude from all sites showing MEPs in all participants. They found that MI and action observation increased map area and map volume, when compared to rest, in the prime mover (Opponens Pollicis) and in the synergist muscles (forearm muscles) only. The effect was even more marked in the left hemisphere. The authors also observed a functional overlap in the cortical representation of different muscles across tasks (rest, MI and action observation; see Fig. 6 in Marconi et al., 2007). They concluded that both MI and action observation do not change single muscle motor responses and that the hand/forearm muscle maps extensively overlap during motor-cognitive tasks. Interestingly, Vargas et al. (2004) demonstrated that the cortical map reflects the interference between the hand posture and the mental simulation of a hand movement. When the posture was compatible with the imagined movement, the cortical map area in M1 was more extended when compared to rest. The inverse pattern was observed for posture incompatible with MI. This modulation seems to result from the interaction between the facilitatory effects driven by MI and the hand-shaping effects driven by proprioceptive information (Vargas et al., 2004). This increase in excitability may relate to the fast phase of motor learning, when one explicitly focuses on the components of the movement.

The above-referenced papers suggest that the motor cortex integrates internal (e.g., kinesthetic, haptic) and external (e.g., visual, contextual) information to create a neural representation of the simulated action. These components may explain the benefits of MI during motor learning.

MOTOR LEARNING WITH MI TRAINING

The literature in sport psychology has provided several years ago relevant information about the positive effects of MI practice on motor performance (see Feltz and Landers, 1983; Driskell et al., 1994, for meta-analysis). Athletes and musicians extensively use mental practice, in addition to physical practice, to improve their dexterity (Jeannerod, 2006). Mental practice with MI improves several aspects of motor performance, such as muscle strength (see, Yue and Cole, 1992; Ranganathan et al., 2004), movement speed, accuracy and variability (Pascual-Leone et al., 1995; Gentili et al., 2006, 2010; Gentili and Papaxanthis, 2015). Recently, Schuster et al. (2011) reported the characteristics of successful MI interventions in five disciplines (sport, medicine, psychology, education and music) from 133 studies. Benefits after MI training occurred mostly in motor and strength-related tasks, and with participants of both genders, aged between 20 and 29 years (see Tables 3–7 in Schuster et al., 2011, for an overview of MI training studies). Interestingly, MI benefits rely on specific characteristics such as the imagery modality (kinesthetic or visual), the isochrony between imagined and actual execution, or the environment in which the intervention is performed. Several models offer a detailed description of the key-components of MI content (e.g., the PETTLEP model,

Holmes and Collins, 2001; the MIIMS model, Guillot and Collet, 2008). For example, Holmes and Collins (2001) introduced the PETTLEP framework, building on findings in the functional neuroscientific research literature and experience in sport psychology. This method aims to facilitate designing MI interventions for athletes, and comprises seven components (physical, environment, task, timing, learning, emotion and perspective). All published experiments using the PETTLEP model indicated a positive effect of MI practice on performance (e.g., Smith et al., 2008; Wakefield and Smith, 2009; Wright and Smith, 2009).

Despite the fact that extensive proof exists demonstrating the positive effects of mental training on motor performance, little is known about the neural origins of this benefit. The lack of information may be due to the complexity of the motor tasks (e.g., mostly whole-body movements) and the reported variables (such as successful attempts at basketball shoots, rather than analytical data from movement kinematics and EMG). To fill this gap, recent studies, especially over the past five years, have focused on simpler tasks involving distal muscle movements and have used behavioral and physiological recordings (e.g., mental chronometry, kinematics, electrooculography) to infer modulations of the nervous system. For example, Gentili et al. (2006, 2010) conducted a couple of experiments in which mental training aimed to improve movement speed. Both experimental designs involved a target-aiming sequence (from 1 to 11) that required arm movements. The aim of the experiment was to reach with the index the targets from 1 to 11 as fast as possible (Fig. 3A). Participants were instructed to actually perform the sequence (PP Group), to imagine themselves performing it (MP Group), to train their eyes on the target without moving their arm or imagining moving it (AC Group), or to remain at rest (PC Group). In post-test sessions, hand movement duration and peak acceleration decreased and increased, respectively, only after physical and MI practice (Fig. 3B). Interestingly, the authors also observed a partial learning generalization, namely an enhancement of motor performance for the non-training sequence (from target 10 to 1). Finally, trial-by-trial recordings showed that gains during mental practice followed a similar asymptotic learning curve as seen during physical training (Gentili et al., 2010). Recently, Gentili and Papaxanthis (2015) demonstrated the superiority of the dominant arm in motor learning with mental practice for the same speed/accuracy trade-off task. The performance increase was smaller in the non-dominant arm following acute MI training. The specific adaptations during motor learning with mental practice have to be considered in further MI research/intervention.

Optimal strategy for motor learning with MI

The different models (PETTLEP or MIIMS) consider the parameters for which MI is efficient (see above). Recent findings provided additional information aimed to perfect the optimal strategy for motor learning with MI. Heremans et al. (2011) investigated the functional role of eye movements during MI practice of a speed-

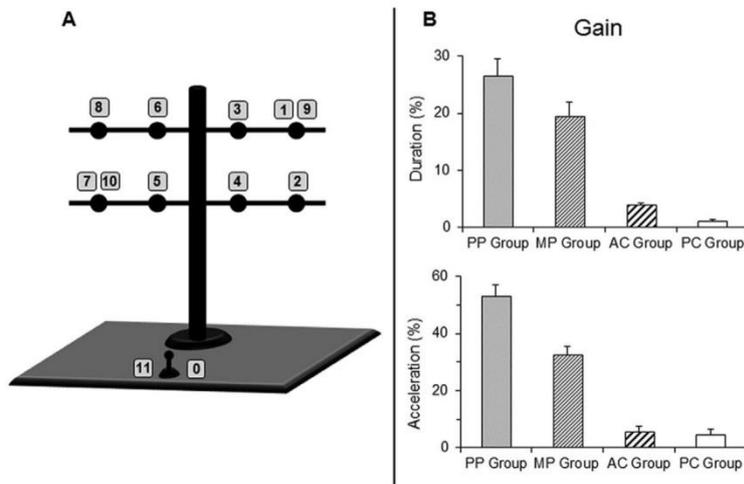


Fig. 3. Improvement of motor performance after motor imagery practice. The material and results of Gentili et al.'s study (2006) are graphically represented here. (A) Material: the aim of the study was to reach with the index the targets from 1 to 11 as fast as possible. (B) Results: the approximate gains observed in the study are represented. The authors found a decrease of movement duration and an increase of peak acceleration, only for the Physical (PP) and the Mental Practice (MP) group. AC: active control group; PC: passive control group.

accuracy task (Fitts' task). During a four-day training, participants were required to imagine themselves aiming at several targets with their non-dominant hand, either with their eyes fixed or with no particular instructions about eye movements in order to measure their spontaneous eye-movement behavior. A third control group received no training. The results showed that movement duration decreased over time in all groups. Task accuracy and efficiency, however, was enhanced to a greater extent after MI training, and even more when participants followed the trajectory with their eyes while imagining. The authors concluded that eye movements during MI practice affected the spatial parameters of the trained movement only, thus confirming previous results that reported no effects of eye movements on temporal parameters (Gueugneau et al., 2008; Debarnot et al., 2011). Indeed, Gueugneau et al. (2008) found that eye movements during MI were not necessary to preserve the temporal similarities with actual movement production. Interestingly, Heremans et al. (2011) tested the intermanual transfer of MI practice by measuring the performance of the untrained (dominant) hand. They found that the greatest performance gains appeared for the group of MI practice accompanied by eye movement. The authors concluded that eye movements during MI practice have an effect on the central movement representation of a coordination pattern. Altogether, during the learning process with MI practice, the central nervous system may integrate eye movements as an input to the internal predictive model, and thus facilitate the accuracy of MI. The benefits of mental practice may partially stem from the so-called efferent copy, reflected in the activations of the motor cortex. On the basis of an efferent copy of the motor command and the actual state of the limb, the brain can predict the future state of the limb – predicting the

consequences of a motor command is called a forward model – and thus improve motor performance and recall movement parameters once instructed to actually perform the action (Wolpert and Flanagan, 2001).

Interestingly, some studies highlighted the positive effects of sleep after MI practice on memory consolidation (Debarnot et al., 2009a, b, 2010, 2011). For example, Debarnot and colleagues found that a night's sleep (2009a) and a daytime nap following MI (2011) elicited improvement in performance (accuracy and movement duration) in a finger sequence task, reflecting a significant offline consolidation process. By contrast, a comparable interval of time during the daytime (without intervening sleep) did not result in any performance gains. Overall, these results reinforce the idea that performance improvement following MI are somewhat sleep-dependent, thus suggesting that a night's sleep after MI practice results

in similar motor memory consolidation as when following physical practice.

Another important parameter to consider before starting a mental training is the duration of the session. Indeed, Gentili et al. (2010) showed that the concentration of the subjects decreases after 60 imagined movements' repetitions. Although a mental training session does not appear to induce neuromuscular fatigue (Rozand et al., 2014), a recent study demonstrated that a prolonged motor imagery session decrease the motor imagery accuracy (Rozand et al., 2016). The authors observed an increase of imagined movement duration, after 100 repetitions, and this augmentation could be explained by the emergence of mental fatigue. Surprisingly, the fatigue was not observed when actual movements were inserted between imagined movements. These results provide valuable information on the maximum number of imagined repetitions and on the prevention of mental fatigue during MI practice.

Finally, the design of MI intervention is of importance regarding the potential benefits of mental practice. Debarnot et al. (2015) compared variable and constant MI practice on visuomotor task performance. They found that alternating the test task with similar imagined movements but with different sequences induced a greater consolidation and a better transfer to novel sequence, after a night's sleep. In addition, motor learning with MI appears to provide greater benefit in complex tasks than in simple ones (Allami et al., 2008). These authors observed greater motor performance enhancement when the difficulty of the task increased, promoting greater potential gain.

A variable MI intervention oriented for complex motor tasks and performed preferentially during late morning or mid-afternoon may be the optimal strategy to achieve the greatest benefits. The consolidation process may be

prominent after a night's sleep, supporting the neural plasticity hypothesis induced by mental practice. To further support the benefits of MI training, it is of importance to probe the cognitive changes associated with behavioral modulations in healthy subjects and patients.

COMBINATION OF MI WITH OTHER INTERVENTIONS

Above, we reviewed the benefits of mental practice with MI on performance improvement. Some authors also focused on the combination of MI with different interventions, to further understand the contribution of such techniques to cortical reorganization and motor learning.

MI combined with physical practice

There is now growing evidence that a combination of MI and movement execution induces greater, if not equivalent, changes than mental or physical training alone (e.g. Jackson et al., 2004; Vergeer and Roberts, 2006; Allami et al., 2008; Avanzino et al., 2009; Smith et al., 2008, 2009). For example, Frank et al. (2014), studying novice golfers, compared their putting performances and their mental representation structures following physical, mental or combined training. The authors suggested that “mental practice promotes the cognitive adaptation process during motor learning, leading to more elaborate representations than physical practice only”. To provide important information about the repartition and the proportion of actual or imagined movements during motor learning, Allami et al. (2008) compared, for a fixed number of trials, different percentages of imagined movements (0%, 25%, 50%, and 75%) completed by actual execution for the remaining trials. The authors found that the greater the number of imagined movements (distribution of 50% and 75% imagined trials), the greater the motor improvement, especially when the task was difficult.

Such a combined intervention is predominant in rehabilitation studies, in which patients follow the conventional recovery process. In these studies, the experimental group is instructed to mentally rehearse the movements of their affected limb and the control group to perform a neutral cognitive task (Guillot et al., 2009a, with burn patients; Page et al., 2001; Jackson et al., 2004; Malouin et al., 2004, with stroke patients; see Braun et al., 2006, and Malouin et al., 2013a for reviews). In the majority of the studies mentioned above, combined intervention led to superior motor recovery. However, this positive outcome needs to be put into perspective. Malouin et al. (2013a) published a critical review of the factors influencing benefits derived from mental training, in terms of adherence to the training, the dose of MI intervention, the relaxation component, the outcomes measured, the group heterogeneity, the selection of patients and the nature of MI instructions. The benefits of MI delivery will only be relevant, especially in a clinical environment, once all the components have been clearly described and their respective efficacy understood. To

achieve a better performance with MI practice, Malouin et al. (2013a) recommended first familiarizing the participants with MI. It seems also interesting to associate MI with physical practice and to add sessions of self-practice to increase the number of repetitions.

MI combined with action observation

During the 90s, a group of Italian scientists discovered mirror neurons in the motor cortex of monkeys. These neurons are activated both during actual execution and during observation of the same task (Gallese et al., 1996; Rizzolatti et al., 1996). In human studies, it has been found that MEPs in hand muscles increased when subjects observed hand movements of another subject (e.g., Fadiga et al., 1995; Maeda et al., 2002). Interestingly, MI and action observation encompass similar neural processes, such as muscle-specificity. Gangitano et al. (2001) showed that an increase in MEPs was closely related to the different phases of hand flexion/extension: greater MEPs in hand flexor muscles only during observation of the flexion phase. Interestingly, Sakamoto et al. (2009) found that the combination of MI and observation increased MEPs to a greater extent. This effect was only observed when the two interventions were congruent. More recently, Wright et al. (2014) showed that the facilitation of corticospinal excitability during the combined condition was muscle-specific, i.e., only present in the muscle involved in the task.

In their review, Vogt et al. (2013) highlighted the benefits of combining MI and action observation for motor performance, but also noticed that only few studies explored their interaction. The authors suggested three kinds of combination. First, during congruent MI and action observation, the observer imagines the action, while observing a third person performing the same type of action. This combination may represent the most practically relevant scenario, and seems to induce stronger activations in a number of execution-related areas (Macuga and Frey, 2012). Secondly, one could imagine an action in response to an observed movement, a combination called coordinative MI and observation, also known as joint action. This approach would reflect, to a greater extent, daily interactions during which a reaction more than an imitation is expected. Finally, conflicting MI and action observation may be used to further understand the biases effect of MI on observed actions, and inversely. These different types of combination could offer a novel approach, with a view to finding other applications in sport, occupational therapy, and neurorehabilitation (Vogt et al., 2013).

MI combined with cortical stimulation

In the case of motor impairment following central or peripheral damage, functional rehabilitation through physical execution is challenging and demanding. One solution is to ‘boost’ activation of the motor network and to potentiate functional reorganization. Recent techniques, such as repetitive TMS and transcranial direct current stimulation (TDCS), are relevant enough to potentiate M1 and facilitate neuroplasticity during

motor (re)learning (Reis and Fritsch, 2011). TDCS is a non-invasive brain stimulation technique that applies a weak direct electrical current via the scalp to modulate cortical excitability in the human brain in a painless and reversible way (Nitsche and Paulus, 2000). The current can either hyperpolarize (cathodal stimulation) or depolarize (anodal stimulation) neuronal membranes. Foerster et al. (2013) investigated the association of MI practice and TDCS on motor performance improvement. MI sessions were accompanied with sham or active anodal stimulation over the right supplementary motor area, right premotor area, right cerebellum, right M1 or left dorsolateral prefrontal cortex. The authors observed greater motor improvement in the left (non-dominant) hemibody after mental practice with anodal stimulation only over right M1 and left dorsolateral prefrontal cortex. These findings highlight the importance of the activation of those areas in the long-term potentiation-like processes associated with motor learning following mental practice. More recently, Saimpont et al. (2016) also studied the combination between MI practice and TDCS, on a finger tapping task. As for the previous study, the application of electrical stimulation by TDCS during MI practice induced greater effect than MI practice alone or TDCS alone. More interestingly, these effects remained observable 90 min after the end of training. Although the combination of MI with cortical stimulation did not contribute to a larger number of publications, interest in this intervention may help to further understand the neural mechanisms underlying MI and to determine the most relevant way to enhance motor performance following mental practice with MI.

CORTICAL PLASTICITY FOLLOWING MI PRACTICE

Cortical representations over a lifetime are not fixed but highly dynamic (Sanes et al., 1988; Buonomano and Merzenich, 1998; Rossini et al., 2003). In response to peripheral and central inputs and outputs, the architecture of neural connections is continuously being reorganized. Therefore, experience can modify brain structure (Mulder, 2007) and constitutes an important component in learning and, more especially, during recovery after neural damage. The decrease of afferent information sent to the brain, following disuse or impairment (e.g. deaf-ferentation), induces a reduction in size of the muscle topographical representation in the somatosensory (Merzenich et al., 1983) and motor cortex (Avanzino et al., 2011). These findings have been replicated extensively (see Allard et al., 1991; Brasil-Neto et al., 1993; Merzenich and Jenkins, 1993). Sensorimotor adaptations during MI training reveal the integration of information from the environment to construct and modulate in real-time the motor program, even in the absence of voluntary movement. Michel et al. (2013) showed that prism adaptation also occurred when participants imagined arm pointing movements. This was testified by significant after-effects following prism exposure associated with mental practice. Using force field perturbation, Anwar et al. (2011), Anwar and Khan (2013) found that MI training induced greater after-effects and reduced muscle

co-contraction. The authors suggested that MI training may facilitate motor learning and could be used to increase the rate of adaptation. These findings indirectly demonstrate cortical plasticity due to mental practice. In this following section, we specifically focused on corticospinal reorganization related to mental practice in healthy participants and patients.

Cortical plasticity in the healthy population

Pascual-Leone et al. (1995) were the first to show cortical reorganization induced by mental practice. Their study is still widely quoted when reporting MI benefits on motor performance. The authors used the TMS technique to map the primary motor cortex area targeting the contralateral hand muscles before and after a 5-day learning period. The task relevant to our topic consisted in repeating a 5-finger exercise on the piano in time with a metronome. During 2-h practice sessions, participants were instructed to either actually perform the task or to visualize their fingers performing the exercise and to imagine the sound. The performance of each participant was tested daily and followed by TMS mapping. After 5 days of training, both groups showed progressive skill improvement, testified by the reduced number of errors and the reduced variability in the intervals between key presses. Similarly, cortical representation of long finger flexor and extensor muscles in contralateral M1 increased after actual and mental practice (Fig. 4). This finding suggests that mental training with MI produces cortical changes comparable to those elicited through physical practice (Pascual-Leone et al., 1995). An extension of this experiment is discussed below.

To support these findings, Avanzino et al. (2015) tested cortical plasticity in M1 following mental practice, using the paired associative stimulation (PAS) technique. This intervention consists in repeating the combination of peripheral nerve stimulation and TMS. The inter-stimulus interval of 10 and 25 ms reduces (long-term depression-like plasticity, LTD) and increases (long-term potentiation-like plasticity, LTP) corticospinal excitability, respectively (Stefan et al., 2000, 2002; Ziemann, 2004). Participants were instructed to actually or mentally repeat finger opposition as quickly as possible during an acute training session. Speed rate increased after both physical and MI practice. The authors observed a reversal of the PAS25 effect from LTP-like plasticity to LTD-like plasticity following physical and MI practice. Interestingly, LTD-like plasticity (PAS10 protocol) increased after physical practice, while it was occluded after MI practice. These results reveal that, in addition to cortical reorganization, MI practice strengthened the synaptic connectivity (see Rosenkranz et al., 2007 for actual motor learning).

Imaging studies (PET and fMRI) assessing the hemodynamic changes in the brain further support cortical reorganization following MI practice. For example, Jackson et al. (2003) used a PET scan to demonstrate that learning a sequential motor task through MI and physical practice induces similar cerebral functional changes, i.e., increased activation of the orbitofrontal cortex and a decrease in the cerebellum. Moreover, the findings concord with the hypothesis that MI practice

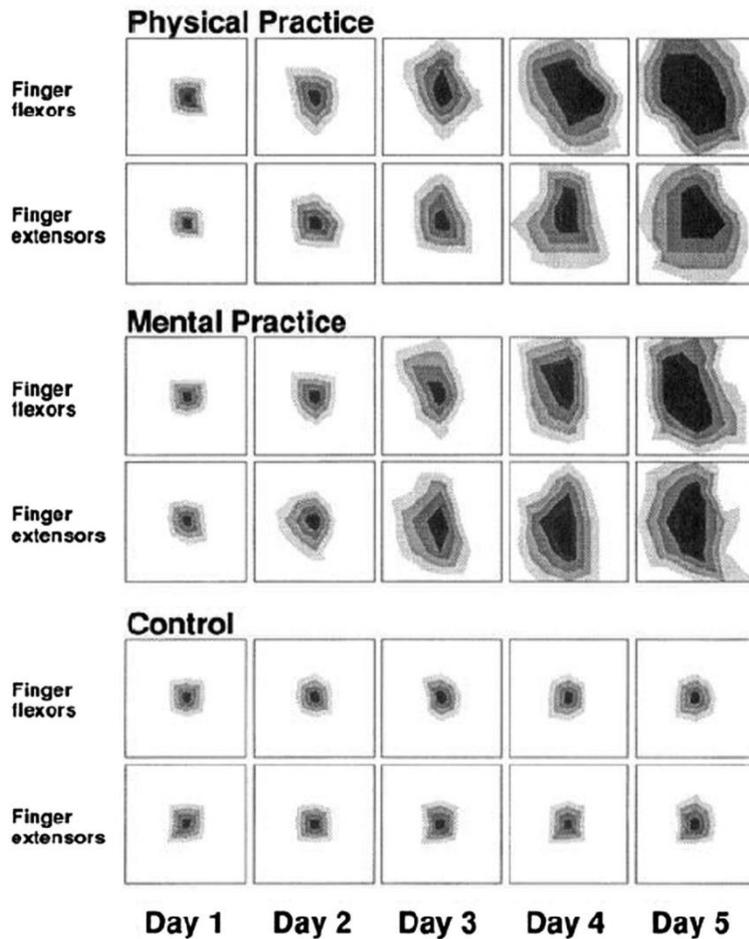


Fig. 4. M1 plasticity after mental practice measured by TMS. After physical and mental practice of finger-sequence task, the authors observed a larger cortical map representing the long finger flexor and extensor muscles in contralateral M1 (courtesy of Pascual-Leone et al. (1995)).

improves performance, at least initially, by acting on the preparation and anticipation of movements rather than on execution per se (Jackson et al., 2003). Interestingly, Lafleur et al. (2002) observed changes bilaterally in the dorsal premotor cortex and cerebellum, and in the left inferior parietal lobule during the early phase of physical learning. However, after the end of training, most of these brain regions (e.g., cerebellum and dorsal premotor cortex) were no longer significantly activated, suggesting that they are critical for establishing the cognitive strategies and motor routines involved in early sequence learning (Lafleur et al., 2002). On the contrary, cortical activation after practice increased bilaterally in the medial orbitofrontal cortex and striatum, as well as in the left rostral portion of the anterior cingulate and a different region of the inferior parietal lobule. The authors suggested that these structures play an important role in the development of a long-lasting representation of the movement sequence. Interestingly, a similar pattern of dynamic changes was observed in both phases of learning during MI practice. This latter finding

suggests that the cerebral plasticity occurring during incremental acquisition of a motor sequence executed physically is reflected in the covert production of this skilled behavior using MI (Lafleur et al., 2002). Similar results were observed by Lacourse et al. (2004). The authors compared the functional reorganization of the cortex after one week of intensive training of mental and physical sequential movements. Following MI practice, motor performance improvement was accompanied by activations of the cerebellar, premotor and striatal areas, while physical practice showed increased activation in the striatal area and decreased activation in the cerebellum. The principle of functional equivalence (Jeannerod, 1994) appears to extend from novel learning to skilled learning phases for both upper and lower limb movements (Lacourse et al., 2005).

Dynamic changes in motor behavior may be reinforced by sensorimotor inputs evoked by overt activation performed after mental practice. In the study by Pascual-Leone et al. (1995), the MI group showed a significant increase in performance after 5 days of training, but this improvement was even greater for the physical group. However, no neurophysiological differences were observed between the two groups after 5 days of training. The difference between behavioral and neurophysiological data might be explained by the limits of the TMS technique to identify fine neural changes that could explain

performance differences. Studies using PET (Lafleur et al., 2002; Jackson et al., 2003) or fMRI (Lacourse et al., 2004) observed small but distinct differences in intensity and location of brain activations between physical and MI training. These differences in activation and performance may arise from the absence of sensory feedback while imagining. Pascual-Leone et al. (1995) showed an equivalent performance between a physical and an MI group, when the latter performed a 2-h physical practice at the end of the fifth day of MI practice. This highlights the importance of additional sensory feedback for the consolidation of neural modifications induced by mental training. When participants were unable to move after imagining, no such cortical modulations were observed (Crews and Kamen, 2006). Bassolino et al. (2013) showed that the cortical map of the first dorsal interosseous muscle, assessed by TMS, was reduced after 10 h of immobilization of the hand and the forearm, even if participants imagined moving their hand during the immobilization period. This result supports the hypothesis of an

afference-dependent relationship between MI practice and cortical plasticity. In contrast, [Clark et al. \(2015\)](#) recently showed that MI training reduced strength loss and decreased the attenuation of voluntary activation normally induced by a four-week immobilization of the wrist. The difference in the results in the studies of [Bassolino et al. \(2013\)](#) and [Clark et al. \(2015\)](#) may be due to the type of movements, object grasping in the first and grip force with a high level of muscle contraction in the second study. Recent studies have shown gradual activation of the corticospinal track with an increasing level of imagined contractions ([Mizuguchi et al., 2013](#) and [Helm et al., 2015](#)). Activation of the motor cortical regions via strong imagined contractions may attenuate weakness and modulate neurophysiological responses, by maintaining normal levels of inhibition ([Clark et al., 2015](#)).

Cortical plasticity during motor recovery

[Richardson \(1964, 1967\)](#) first discussed the possibility of using mental practice through MI as a viable technique for physiotherapists in the motor rehabilitation process. Recently, several review articles listed MI interventions in various forms of neurological disorder (for example, stroke, Parkinson's disease, spinal cord injury, amputation) and discussed the benefits of mental training in motor performance improvement ([Jackson et al., 2001](#); [Braun et al., 2006](#); [Sharma et al., 2006](#); [de Vries and Mulder, 2007](#); [Dickstein and Deutsch, 2007](#); [Mulder, 2007](#); [Garrison et al., 2010](#); [Malouin et al., 2013b](#)) or presented changes in MI ability associated with motor impairment ([Simmons et al., 2008](#); [Malouin and Richards, 2010](#); [Guillot et al., 2012](#)). In numerous studies, MI rehearsals induced greater motor improvement or at least a reduction of the decline.

In this review, we have focused specifically on the engagement of the motor network during MI in patients and the cortical reorganization facilitated by mental practice after impairment. While it is well-established that MI training induces neural plasticity during the recovery period, less is known about the origin of this modulation and its link with motor rehabilitation. [Kaneko et al. \(2003\)](#) studied, in eight orthopedic patients, corticospinal and spinal excitability after immobilization with splints for 3–6 weeks, at rest, while imagining, or during 10% maximum voluntary contraction. After immobilization, the authors reported a decrease of MEP amplitude during MI, without changes in spinal excitability. This result suggests that a cortical reorganization following immobilization may impact the capacity to reactivate M1 during MI. More recently, [Hovington and Brouwer \(2010\)](#) assessed the engagement of the corticospinal network in stroke patients during MI accompanied by visual or auditory cues, or both. The authors showed that cued MI facilitated MEPs associated with healthy and paretic muscles related to the imagined task. These findings suggest that MI may integrate the feedbacks induced by sensory cues to facilitate the cortical reorganization.

To better understand the plasticity of the corticospinal network, [Cicinelli et al. \(2006\)](#) mapped out finger representation in the affected and unaffected hemispheres (after stroke), at rest and while imagining. The authors found that MI induced an enhancement of the finger map area and volume in both hemispheres in a way that partly corrected the abnormal asymmetry between affected and non-affected hands seen in the rest condition. These findings indicate that these patients were able to recruit the corticospinal circuit relative to the prime mover when imagining, whatever the stroke lesion location. However, an inability to image any movement after stroke has been reported in specific patient cases. This cognitive impairment is known as 'chaotic motor imagery' ([Sharma et al., 2006](#)). The authors defined it "as an inability to perform motor imagery accurately or, if having preserved accuracy, demonstration of temporal uncoupling". Chaotic motor imagery may be limb-specific, affecting distal but not proximal movement in patients with parietal damage ([Sirigu et al., 1996](#)). It would be of interest to determine whether the inability to imagine movements in these patients reflects inactivation of the motor neural network. Indeed, it might be essential to determine the capacity of patients to generate properly actual movements and to evaluate the potential for cortical reorganization before integrating these patients into rehabilitation programs based on mental practice.

Few studies demonstrated the reorganization of M1 with TMS mapping at rest following disuse with no intervention. [Liepert et al. \(1995\)](#) showed a decrease in map areas at rest after disuse of the targeted muscle. The area reduction was correlated to the duration of immobilization. In contrast, [Zanette et al. \(1997\)](#) observed enhanced motor excitability (in area and volume) after upper limb immobilization in patients with unilateral wrist fracture. They hypothesized that the discrepancy between the two studies may be related to the persistence of pain, to the different durations of immobilization, or to the body part affected. In those cases, impairment at the periphery induces changes centrally. In the same way, injuries at the central level (such as stroke) induce reorganization of M1 and impairments at the periphery, even if the anatomical structures of the muscles are not damaged. Mapping M1 with TMS supplies valuable information about the motor cortical reorganization after stroke and the functional effects of rehabilitation programs ([Traversa et al., 1997](#)).

To our knowledge, no TMS experiment has reported the reorganization of the cortical map following mental practice in patients with motor impairments. Only [Bassolino et al. \(2013\)](#) mapped cortical changes after mental practice and action observation in healthy participants whose hand joints were immobilized for ten hours (see above for details). In contrast, studies using fMRI focused on these neurophysiological changes in patients (see [Butler and Page, 2006](#); [Page et al., 2009](#)). One possible reason is that cortical mapping with TMS design is time-consuming (about 2 h) and, due to the demanding level of arousal and concentration, it might not be advisable for patients.

CONCLUSION AND PERSPECTIVES

This review provided relevant information, based on the latest researches, to optimize the benefits of mental practice with MI in motor learning. Such motor improvements were associated to brain modulation. While the TMS technique is presented as a reliable technique to evaluate cortical reorganization, one has to keep in mind its limitations (Burke and Pierrot-Deseilligny, 2010). The peripheral response elicited by TMS is an indicator of corticospinal excitability at a specific time point, under defined conditions. It is worth noting that the projection from M1 to motoneurons is influenced by other projections, cortical and/or spinal. The results from TMS studies give a partial picture of the activated neurophysiological network during the mental simulation of action. To fully understand the general essence of MI, the association with other techniques is important (fMRI, PET, magnetoencephalography, oculometry, electroencephalography, etc.) and the interdisciplinary is essential (e.g., neurophysiology, neuropsychology).

In this review, we have illustrated motor improvement following MI practice and the concomitant reorganization of cortical structures. Interestingly, recent findings open up new prospects regarding neural adaptations occurring at the spinal level. Grosprêtre et al. (2016) showed that, during MI, a subliminal motor output was driven along the corticospinal track to reach spinal structures without activating alpha-motoneurons. While previous studies found disparate results regarding spinal excitability modulation (facilitation for Bonnet et al., 1997; Cowley et al., 2008; inhibition for Oishi et al., 1994), Grosprêtre et al. (2016) used two types of stimulation and two reliable techniques to ensure the potential effects of MI on spinal structures. Cervico-medullary-evoked potentials (CMEP) and Hoffmann (H) reflexes were elicited by stimulating the descending axons at the cervicomedullary junction and the peripheral nerve, respectively. Although both responses probe spinal excitability, CMEP is a direct measurement of the pyramido-motoneuronal junction (Taylor, 2006), and H-reflex provides information about the transmission between Ia afferences and alpha-motoneurons. When the targeted limb was kept in a constant position, CMEPs, but not H-reflexes, increased during MI in comparison to rest. This ensured that descending cortico-spinal tracks, but not alpha-motoneurons, were activated. Then, two techniques (passive muscle lengthening and H-reflex conditioning) were used to activate low-threshold presynaptic interneurons (e.g., Daniele and MacDermott, 2009; Duclay et al., 2011), known to reduce the amplitude

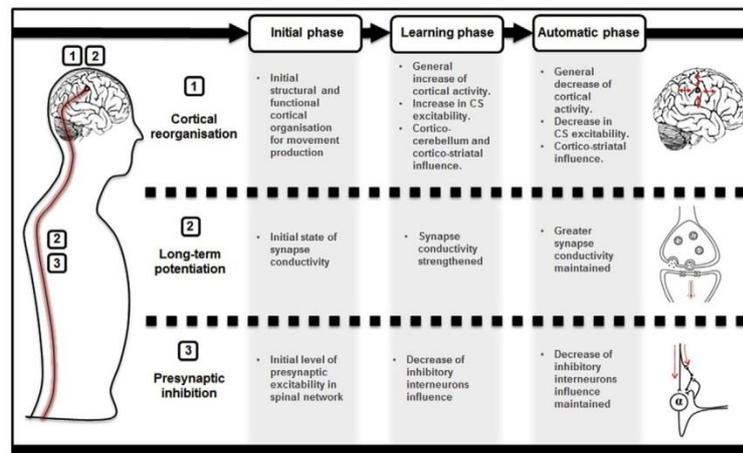


Fig. 5. Neural adaptation model of mental practice with motor imagery. The chart describes the three phases related to learning, from the initial phase to the automatic phase, in relation to three potential neurophysiological processes (cortical reorganization, long-term potentiation and presynaptic inhibition). The graphical representations on the right depict the three processes occurring at the cortical (1 and 2) and spinal (2 and 3) levels. The first picture shows the cortical map modulation (increase and decrease) within the primary motor cortex. The second picture shows the greater synapse sensitivity through the conduction of neurotransmitters. The third picture shows the decrease of presynaptic inhibition at the alpha-motoneuron level. The dotted red arrows illustrate the subliminal motor output generated during motor imagery and its influence on presynaptic interneurons.

of H-reflex at rest (Mizuno et al., 1971; Pinniger et al., 2001). In both conditions, the reduction of H-reflex was suppressed during MI, highlighting the effect of a subliminal motor output activating low-threshold spinal structures. The inhibition induced by pre-synaptic interneuron activation during lengthening is removed by the descending volleys generated during MI via other inhibitory interneurons (see Fig. 5 in Grosprêtre et al., 2016).

With this new evidence, we should consider neural adaptation following MI practice at a broader level. In addition to neural plasticity at the cortical level, the reinforcement of synapse conductivity and the decrease of pre-synaptic inhibition at the spinal level might also be part of neural modulation after MI practice. We suggest here a neural adaptation model for MI (Fig. 5):

- At the cortical level, both the cortical map representing trained muscles and the corticospinal excitability would increase during the first weeks of learning, then would decrease with performance stabilization in the automatic phase. At first, cortico-cerebellum and cortico-striatal networks are activated in the learning phase, while only the second one recalls the motor patterns when the movement is automatized, as confirmed by the different cortical activations associated with MI expertise (Guillot et al., 2008).
- At both cortical and spinal levels, the neural process of long-term potentiation may occur to strengthen the synapse (for review, see Nicoll et al., 1988). This mechanism is observed following rTMS in humans and animals (e.g., Wang et al., 1996; Post et al., 1999) or following high frequency stimulation and pairing in single neurons (e.g., Paulsen, 2000). The

subliminal motor output generated during MI may reinforce the sensibility and conductivity of synapses in the corticospinal tracks involved (Avanzino et al., 2015).

- At the spinal level, the decrease in presynaptic inhibition may also facilitate signal conductivity. The increasing influence of descending volleys on spinal structures is a key-component of motor expertise in specific activity (Tahayori and Koceja, 2012). After actual eccentric training, which exacerbates the influence of cortical volleys on presynaptic inhibitory interneurons, Duclay et al. (2008) showed a decrease in H-reflex amplitude. The descending motor output elicited during MI might induce similar changes in presynaptic inhibition.

In reference to most recent publications, we discussed the potential neural adaptations following mental practice with MI. Both cortical and spinal modulations may play a role in the motor learning process. While most studies focused on macroscopic cortical activations, a perspective of research would be to give considerations to synapse adaptation and spinal excitability during MI practice. Further investigation of these mechanisms may improve the understanding of MI benefits on motor performance.

Acknowledgement—C.R. is a doctoral research fellow supported by a grant from the French Ministry of Education and Research. This work was supported by grants from the University of Burgundy and the Regional Funds of Burgundy (FABER/FEDER project), awarded to F.L.

REFERENCES

- Abbruzzese G, Assini A, Buccolieri A, Marchese R, Trompetto C (1999) Changes of intracortical inhibition during motor imagery in human subjects. *Neurosci Lett* 263:113–116.
- Allami N, Paulignan Y, Brovelli A, Boussaoud D (2008) Visuo-motor learning with combination of different rates of motor imagery and physical practice. *Exp Brain Res* 184:105–113.
- Allard T, Clark SA, Jenkins WM, Merzenich MM (1991) Reorganization of somatosensory area 3b representations in adult owl monkeys after digital syndactyly. *J Neurophysiol* 66:1048–1058.
- Amador N, Fried I (2004) Single-neuron activity in the human supplementary motor area underlying preparation for action. *J Neurosurg* 100:250–259.
- Anderson WS, Weiss N, Lawson HC, Ohara S, Rowland L, Lenz FA (2011) Demonstration of motor imagery movement and phantom movement-related neuronal activity in human thalamus. *NeuroReport* 22:88–92.
- Anwar MN, Khan SH (2013) Trial-by-trial adaptation of movements during mental practice under force field. *Comput Math Methods Med* 2013:109497.
- Anwar MN, Tomi N, Ito K (2011) Motor imagery facilitates force field learning. *Brain Res* 1395:21–29.
- Avanzino L, Giannini A, Tacchino A, Pelosin E, Ruggeri P, Bove M (2009) Motor imagery influences the execution of repetitive finger opposition movements. *Neurosci Lett* 466:11–15.
- Avanzino L, Gueugneau N, Bisio A, Ruggeri P, Papaxanthis C, Bove M (2015) Motor cortical plasticity induced by motor learning through mental practice. *Front Behav Neurosci* 9:105.
- Avanzino L, Tacchino A, Abbruzzese G, Quartarone A, Ghilardi MF, Bonzano L, Ruggeri P, Bove M (2011) Recovery of motor performance deterioration induced by a demanding finger motor task does not follow cortical excitability dynamics. *Neuroscience* 174:84–90.
- Barker AT, Jalinous R, Freeston IL (1985) Non-invasive magnetic stimulation of human motor cortex. *Lancet* 325:1106–1107.
- Bassolino M, Campanella M, Bove M, Pozzo T, Fadiga L (2013) Training the motor cortex by observing the actions of others during immobilization. *Cereb Cortex*:1–9.
- Bonnet M, Decety J, Jeannerod M, Requin J (1997) Mental simulation of an action modulates the excitability of spinal reflex pathways in man. *Cogn Brain Res* 5:221–228.
- Brasil-Neto JP, Valls-Solé J, Pascual-Leone A, Cammarota A, Amassian VE, Cracco R, Maccabee P, Cracco J, Hallett M, Cohen LG (1993) Rapid modulation of human cortical motor outputs following ischaemic nerve block. *Brain* 116(Pt 3):511–525.
- Braun SM, Beurskens AJ, Borm PJ, Schack T, Wade DT (2006) The effects of mental practice in stroke rehabilitation: a systematic review. *Arch Phys Med Rehabil* 87:842–852.
- Buccino G, Binkofski F, Fink GR, Fadiga L, Fogassi L, Gallese V, Seitz RJ, Zilles K, Rizzolatti G, Freund HJ (2001) Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: An fMRI study. *Eur J Neurosci* 13:400–404.
- Buonomano DV, Merzenich MM (1998) Cortical plasticity: from synapses to maps. *Annu Rev Neurosci* 21:149–186.
- Burke D, Pierrot-Deseilligny E (2010) Caveats when studying motor cortex excitability and the cortical control of movement using transcranial magnetic stimulation. *Clin Neurophysiol* 121:121–123.
- Butler AJ, Page SJ (2006) Mental practice with motor imagery: evidence for motor recovery and cortical reorganization after stroke. *Arch Phys Med Rehabil* 87:2–11.
- Cicinelli P, Marconi B, Zaccagnini M, Pasqualetti P, Filippi MM, Rossini PM (2006) Imagery-induced cortical excitability changes in stroke: a transcranial magnetic stimulation study. *Cereb Cortex* 16:247–253.
- Clark BC, Mahato NK, Nakazawa M, Law TD, Thomas JS, Clark BC, Mahato NK, Nakazawa M, Law TD, Thomas JS (2015) The power of the mind : the cortex as a critical determinant of muscle strength / weakness The power of the mind : the cortex as a critical determinant of muscle strength / weakness. *J Neurophysiol* 112:3219–3226.
- Cowley P, Clark B, Ploutz-Snyder L (2008) Kinesthetic motor imagery and spinal excitability: the effect of contraction intensity and spatial localization. *Clin Neurophysiol* 119:1849–1856.
- Crews RT, Kamen G (2006) Motor-evoked potentials following imagery and limb disuse. *Int J Neurosci* 116:639–651.
- Daniele C, MacDermott A (2009) Low-threshold primary afferent drive onto GABAergic interneurons in the superficial dorsal horn of the mouse. *J Neurosci* 29:686–695.
- de Vries S, Mulder T (2007) Motor imagery and stroke rehabilitation: a critical discussion. *J Rehabil Med* 39:5–13.
- Debarnot U, Abichou K, Kalenzaga S, Sperduti M, Piolino P (2015) Variable motor imagery training induces sleep memory consolidation and transfer improvements. *Neurobiol Learn Mem* 119:85–92.
- Debarnot U, Castellani E, Valenza G, Sebastiani L, Guillot A (2011) Daytime naps improve motor imagery learning. *Cogn Affect Behav Neurosci* 11:541–550.
- Debarnot U, Creveaux T, Collet C, Doyon J, Guillot A (2009a) Sleep contribution to motor memory consolidation: a motor imagery study. *Sleep* 32:1559–1565.
- Debarnot U, Creveaux T, Collet C, Gemignani A, Massarelli R, Doyon J, Guillot A (2009b) Sleep-related improvements in motor learning following mental practice. *Brain Cogn* 69:398–405.
- Debarnot U, Maley L, Rossi DD, Guillot A (2010) Motor interference does not impair the memory consolidation of imagined movements. *Brain Cogn* 74:52–57.
- Dickstein R, Deutsch JE (2007) Motor imagery in physical therapist practice. *Phys Ther* 87:942–953.
- Doyon J, Benali H (2005) Reorganization and plasticity in the adult brain during learning of motor skills. *Curr Opin Neurobiol* 15:161–167.

- Driskell JE, Copper C, Moran A (1994) Does mental practice enhance performance? *J Appl Psychol* 79:481–492.
- Duclay J, Martin A, Robbe A, Pousson M (2008) Spinal reflex plasticity during maximal dynamic contractions after eccentric training. *Med Sci Sports Exerc* 40:722–735.
- Duclay J, Pasquet B, Martin A, Duchateau J (2011) Specific modulation of corticospinal and spinal excitabilities during maximal voluntary isometric, shortening and lengthening contractions in synergist muscles. *J Physiol* 589:2901–2916.
- Facchini S, Muellbacher W, Battaglia F, Boroojerdi B, Hallett M (2002) Focal enhancement of motor cortex excitability during motor imagery: a transcranial magnetic stimulation study. *Acta Neurol Scand* 105:146–151.
- Fadiga L, Buccino G, Craighero L, Fogassi L, Gallese V, Pavesi G (1998) Corticospinal excitability is specifically modulated by motor imagery: a magnetic stimulation study. *Neuropsychologia* 37:147–158.
- Fadiga L, Fogassi L, Pavesi G, Rizzolatti G (1995) Motor facilitation during action observation: a magnetic stimulation study. *J Neurophysiol* 73:2608–2611.
- Feltz DL, Landers DM (1983) The effects of mental practice on motor skill learning and performance: an article. *J Sport Psychol* 5:25–57.
- Foerster A, Rocha S, Wiesiolek C, Chagas AP, Machado G, Silva E, Fregni F, Monte-Silva K (2013) Site-specific effects of mental practice combined with transcranial direct current stimulation on motor learning. *Eur J Neurosci* 37:786–794.
- Frank C, Land WM, Popp C, Schack T (2014) Mental representation and mental practice: experimental investigation on the functional links between motor memory and motor imagery. *PLoS ONE* 9:e95175.
- Gallese V, Fadiga L, Fogassi L, Rizzolatti G (1996) Action Recognition in the Premotor Cortex. *Brain* 119:593–609.
- Gangitano M, Mottaghy FM, Pascual-Leone A (2001) Phase-specific modulation of cortical motor output during movement observation. *NeuroReport* 12:1489–1492.
- Ganis G, Keenan JP, Kosslyn SM, Pascual-Leone A (2000) Transcranial magnetic stimulation of primary motor cortex affects mental rotation. *Cereb Cortex* 10:175–180.
- Garrison KA, Winstein CJ, Aziz-Zadeh L (2010) The mirror neuron system: a neural substrate for methods in stroke rehabilitation. *Neurorehabil Neural Repair* 24:404–412.
- Genilli R, Han CE, Schweighofer N, Papaxanthis C (2010) Motor learning without doing: trial-by-trial improvement in motor performance during mental training. *J Neurophysiol* 104:774–783.
- Genilli R, Papaxanthis C, Pozzo T (2006) Improvement and generalization of arm motor performance through motor imagery practice. *Neuroscience* 137:761–772.
- Genilli R, Papaxanthis C (2015) Laterality effects in motor learning by mental practice in right-handers. *Neuroscience* 297:231–242.
- Grosprêtre S, Lebon F, Papaxanthis C, Martin A (2016) New evidence of corticospinal network modulation induced by motor imagery. *J Neurophysiol* 115:1279–1288.
- Gueugneau N, Crognier L, Papaxanthis C (2008) The influence of eye movements on the temporal features of executed and imagined arm movements. *Brain Res* 1187:95–102.
- Guillot A, Lebon F, Vernay M, Girbon JP, Doyon J, Collet C (2009a) Effect of motor imagery in the rehabilitation of burn patients. *J Burn Care Res* 30:686–693.
- Guillot A, Collet C, Nguyen VA, Malouin F, Richards C, Doyon J (2009b) Brain activity during visual versus kinesthetic imagery: an fMRI study. *Hum Brain Mapp* 30:2157–2172.
- Guillot A, Collet C (2005) Duration of mentally simulated movement: a review. *J Mot Behav* 37:10–20.
- Guillot A, Collet C (2008) Construction of the Motor Imagery Integrative Model in Sport: a review and theoretical investigation of motor imagery use. *Int Rev Sport Exerc Psychol* 1:31–44.
- Guillot A, Collet C, Nguyen VA, Malouin F, Richards C, Doyon J (2008) Functional neuroanatomical networks associated with expertise in motor imagery. *Neuroimage* 41:1471–1483.
- Guillot A, Di Rienzo F, MacIntyre T, Moran A, Collet C (2012) Imagining is not doing but involves specific motor commands: a review of experimental data related to motor inhibition. *Front Hum Neurosci* 6:247.
- Halsband U, Lange RK (2006) Motor learning in man: a review of functional and clinical studies. *J Physiol Paris* 99:414–424.
- Hashimoto R, Rothwell JC (1999) Dynamic changes in corticospinal excitability during motor imagery. *Exp Brain Res* 125:75–81.
- Helm F, Marinovic W, Krüger B, Munzert J, Riek S (2015) Corticospinal excitability during imagined and observed dynamic force production tasks: effortfulness matters. *Neuroscience* 290:398–405.
- Heremans E, Smits-Engelsman B, Caeyenberghs K, Vercruyse S, Nieuwboer A, Feys P, Helsen WF (2011) Keeping an eye on imagery: the role of eye movements during motor imagery training. *Neuroscience* 195:37–44.
- Hétu S, Grégoire M, Saimpont A, Coll MP, Eugène F, Michon PE, Jackson PL (2013) The neural network of motor imagery: an ALE meta-analysis. *Neurosci Biobehav Rev* 37:930–949.
- Holmes PS, Collins DJ (2001) Journal of applied sport the PETTLEP approach to motor imagery: a functional equivalence model for sport psychologists. *Appl Sport Psychol* 13:60–83.
- Hovington CL, Brouwer B (2010) Guided motor imagery in healthy adults and stroke: does strategy matter? *Neurorehabil Neural Repair* 24:851–857.
- Iacoboni M, Woods RP, Brass M, Bekkering H, Mazziotta JC, Rizzolatti G (1999) Cortical mechanisms of human imitation. *Science* 286:2526–2528.
- Jackson PL, Doyon J, Richards CL, Malouin F (2004) The efficacy of combined physical and mental practice in the learning of a foot-sequence task after stroke: a case report. *Neurorehabil Neural Repair* 18:106–111.
- Jackson PL, Lafleur MF, Malouin F, Richards C, Doyon J (2001) Potential role of mental practice using motor imagery in neurologic rehabilitation. *Arch Phys Med Rehabil* 82:1133–1141.
- Jackson PL, Lafleur MF, Malouin F, Richards CL, Doyon J (2003) Functional cerebral reorganization following motor sequence learning through mental practice with motor imagery. *Neuroimage* 20:1171–1180.
- Jeannerod M (1994) The representing brain: neural correlates of motor intention and imagery. *Behav Brain Sci* 17:187.
- Jeannerod M (2006) The origin of voluntary action. History of a physiological concept. *C R Biol* 329:354–362.
- Kaneko F, Murakami T, Onari K, Kurumadani H, Kawaguchi K (2003) Decreased cortical excitability during motor imagery after disuse of an upper limb in humans. *Clin Neurophysiol* 114:2397–2403.
- Kasai T, Kawai S, Kawanishi M, Yahagi S (1997) Evidence for facilitation of motor evoked potentials (MEPs) induced by motor imagery. *Brain Res* 744:147–150.
- Kujirai T, Caramia MD, Rothwell JC, Day BL, Thompson PD, Ferbert A, Wroe S, Asselman P, Marsden CD (1993) Corticocortical inhibition in human motor cortex. *J Physiol* 471:501–519.
- Kumru H, Soto O, Casanova J, Valls-Sole J (2008) Motor cortex excitability changes during imagery of simple reaction time. *Exp Brain Res* 189:373–378.
- Lacourse MG, Orr EL, Cramer SC, Cohen MJ (2005) Brain activation during execution and motor imagery of novel and skilled sequential hand movements. *Neuroimage* 27:505–519.
- Lacourse MG, Turner JA, Randolph-Orr E, Schandler SL, Cohen MJ (2004) Cerebral and cerebellar sensorimotor plasticity following motor imagery-based mental practice of a sequential movement. *J Rehabil Res Dev* 41:505–524.
- Lafleur MF, Jackson PL, Malouin F, Richards CL, Evans AC, Doyon J (2002) Motor learning produces parallel dynamic functional changes during the execution and imagination of sequential foot movements. *Neuroimage* 16:142–157.
- Lebon F, Byblow WD, Collet C, Guillot A, Stinear CM (2012) The modulation of motor cortex excitability during motor imagery depends on imagery quality. *Eur J Neurosci* 35:323–331.

- Lebon F, Lotze M, Stinear CM, Byblow WD (2012b) Task-dependent interaction between parietal and contralateral primary motor cortex during explicit versus implicit motor imagery. *PLoS One* 7.
- Leung M, Spittle M, Kidgell D (2013) Corticospinal Excitability Following Short-Term Motor Imagery Training of a Strength Task. *J Imag Res Sport Phys Act* 8:35–44.
- Leuthardt EC, Schalk G, Wolpaw JR, Ojemann JG, Moran DW (2004) A brain-computer interface using electrocorticographic signals in humans. *J Neural Eng* 1:63–71.
- Levin O, Steyvers M, Wenderoth N, Li Y, Swinnen SP (2004) Dynamical changes in corticospinal excitability during imagery of unimanual and bimanual wrist movements in humans: a transcranial magnetic stimulation study. *Neurosci Lett* 359:185–189.
- Li S, Latash ML, Zatsiorsky VM (2004) Effects of motor imagery on finger force responses to transcranial magnetic stimulation. *Cogn Brain Res* 20:273–280.
- Liepert J, Neveling N (2009) Motor excitability during imagination and observation of foot dorsiflexions. *J Neural Transm* 116:1613–1619.
- Liepert J, Tegenthoff M, Malin JP (1995) Changes of cortical motor area size during immobilization. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 97:382–386.
- Loporto M, McAllister C, Williams J, Hardwick R, Holmes PS (2011) Investigating central mechanisms underlying the effects of action observation and imagery through transcranial magnetic stimulation. *J Mot Behav* 43:361–373.
- Lotze M, Montoya P, Erb M, Hülsmann E, Flor H, Klose U, Birbaumer N, Grodd W (1999) Activation of cortical and cerebellar motor areas during executed and imagined hand movements: an fMRI study. *J Cogn Neurosci* 11:491–501.
- Macuga KL, Frey SH (2012) Neural representations involved in observed, imagined, and imitated actions are dissociable and hierarchically organized. *Neuroimage* 59:2798–2807.
- Maeda F, Kleiner-Fisman G, Pascual-Leone A (2002) Motor facilitation while observing hand actions: specificity of the effect and role of observer's orientation. *J Neurophysiol* 87:1329–1335.
- Malouin F, Jackson PL, Richards CL (2013a) Towards the integration of mental practice in rehabilitation programs. A critical review. *Front Hum Neurosci* 7:576.
- Malouin F, Saimpont A, Jackson PL, Richards CL (2013b) Optimiser la récupération locomotrice par l'imagerie motrice. *Mov Sport Sci - Sci Mot* 141:129–141.
- Malouin F, Richards CL (2010) Mental practice for relearning locomotor skills. *Phys Ther* 90:240–251.
- Malouin F, Richards CL, Desrosiers J, Doyon J (2004) Bilateral slowing of mentally simulated actions after stroke. *NeuroReport* 15:1349–1353.
- Marconi B, Pecchioli C, Koch G, Caltagirone C (2007) Functional overlap between hand and forearm motor cortical representations during motor cognitive tasks. *Clin Neurophysiol* 118:1767–1775.
- Mattar AA, Gribble PL (2005) Motor learning by observing. *Neuron* 46:153–160.
- Merzenich MM, Jenkins WM (1993) Reorganization of cortical representations of the hand following alterations of skin inputs induced by nerve injury, skin island transfers, and experience. *J Hand Ther* 6:89–104.
- Merzenich MM, Kaas JH, Wall J, Nelson RJ, Sur M, Felleman D (1983) Topographic reorganization of somatosensory cortical areas 3b and 1 in adult monkeys following restricted deafferentation. *Neuroscience* 8:33–55.
- Michel C, Gaveau J, Pozzo T, Papaxanthis C (2013) Prism adaptation by mental practice. *Cortex* 49:2249–2259.
- Mizuguchi N, Umehara I, Nakata H, Kanosue K (2013) Modulation of corticospinal excitability dependent upon imagined force level. *Exp Brain Res* 230:243–249.
- Mizuno Y, Tanaka R, Yanagisawa N (1971) Reciprocal group I inhibition on triceps surae motoneurons in man. *J Neurophysiol* 34:1010–1017.
- Mulder T (2007) Motor imagery and action observation: cognitive tools for rehabilitation. *J Neural Transm* 114:1265–1278.
- Naish K, Houston-Price C, Bremner A, Holmes N (2014) Effects of action observation on corticospinal excitability: muscle specificity, direction, and timing of the mirror response. *Neuropsychologia* 64:331–348.
- Nicoll R, Kauer J, Malenka R (1988) The current excitement in long term potentiation. *Neuron* 1:97–103.
- Nitsche MA, Paulus W (2000) Excitability changes induced in the human motor cortex by weak transcranial direct current stimulation. *J Physiol* 527(Pt 3):633–639.
- Oishi K, Kimura M, Yasukawa M (1994) Amplitude reduction of H-reflex during mental movement simulation in elite athletes. *Behav Brain Res* 62:55–61.
- Page SJ, Levine P, Sisto SA, Johnston MV (2001) Mental practice combined with physical practice for upper-limb motor deficit in subacute stroke. *Phys Ther* 81:1455–1462.
- Page SJ, Szafarski JP, Eliassen JC, Pan H, Cramer SC (2009) Cortical plasticity following motor skill learning during mental practice in stroke. *Neurorehabil Neural Repair* 23:382–388.
- Pascual-Leone A, Nguyet D, Cohen LG, Brasil-Neto JP, Cammarota A, Hallett M (1995) Modulation of muscle responses evoked by transcranial magnetic stimulation during the acquisition of new fine motor skills. *J Neurophysiol* 74:1037–1045.
- Paulsen O (2000) Natural patterns of activity and long-term synaptic plasticity. *Curr Opin Neurobiol* 10:172–180.
- Pinniger GJ, Nordlund MM, Steele JR, Cresswell AG (2001) H-reflex modulation during passive lengthening and shortening of the human triceps surae. *J Physiol* 534:913–923.
- Post RM, Kimbrell TA, McCann UD, Dunn RT, Osuch EA, Speer AM, Weiss SR (1999) Repetitive transcranial magnetic stimulation as a neuropsychiatric tool: present status and future potential. *J ECT* 15:39–59.
- Pozzo T, Papaxanthis C, Petit JL, Schweighofer N, Stucchi N (2006) Kinematic features of movement tunes perception and action coupling. *Behav Brain Res* 169:75–82.
- Ranganathan VK, Siemionow V, Liu JZ, Sahgal V, Yue GH (2004) From mental power to muscle power - Gaining strength by using the mind. *Neuropsychologia* 42:944–956.
- Reis J, Fritsch B (2011) Modulation of motor performance and motor learning by transcranial direct current stimulation. *Curr Opin Neurol* 24:590–596.
- Richardson A (1967) Mental practice: a review and discussion. Part II. *Res Q Assoc Heal Phys Educ Recreat* 38:263–273.
- Richardson A (1964) Has Mental Practice Any Relevance To Physiotherapy? *Physiotherapy* 50:148–151.
- Ridding M, Taylor J, Rothwell J (1995) The Effect of Voluntary Contraction on Corticocortical Inhibition in Human Motor Cortex. *Physiology* 487:541–548.
- Rizzolatti G, Fadiga L, Gallese V, Fogassi L (1996) Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cogn Brain Res* 3:131–141.
- Robertson EM, Pascual-Leone A, Miall RC (2004) Current concepts in procedural consolidation. *Nat Rev Neurosci* 5:576–582.
- Rosenkranz K, Kacar A, Rothwell JC (2007) Differential modulation of motor cortical plasticity and excitability in early and late phases of human motor learning. *J Neurosci* 27:12058–12066.
- Rossi S, Rossini PM (2004) TMS in cognitive plasticity and the potential for rehabilitation. *Trends Cogn Sci* 8:273–279.
- Rossini PM, Calautti C, Pauri F, Baron JC (2003) Post-stroke plastic reorganisation in the adult brain. *Lancet Neurol* 2:493–502.
- Rossini PM, Rossi S, Pasqualetti P, Tecchio F (1999) Corticospinal excitability modulation to hand muscles during movement imagery. *Cereb Cortex* 9:161–167.
- Rozand V, Lebon F, Stapley PJ, Papaxanthis C, Lepers R (2016) A prolonged motor imagery session alter imagined and actual movement durations: potential implications for neurorehabilitation. *Behav Brain Res* 297:67–75.
- Rozand V, Pageaux B, Marcora SM, Papaxanthis C, Lepers R (2014) Does mental exertion alter maximal muscle activation? *Front Hum Neurosci* 8:755.

- Saimpont A, Mercier C, Malouin F, Guillot A, Collet C, Doyon J, Jackson PL (2016) Anodal transcranial direct current stimulation enhances the effects of motor imagery training in a finger tapping task. *Eur J Neurosci* 43:113–119.
- Sakamoto M, Muraoka T, Mizuguchi N, Kanosue K (2009) Combining observation and imagery of an action enhances human corticospinal excitability. *Neurosci Res* 65:23–27.
- Sanes JN, Suner S, Lando JF, Donoghue JP (1988) Rapid reorganization of adult rat motor cortex somatic representation patterns after motor nerve injury. *Proc Natl Acad Sci U S A* 85:2003–2007.
- Schuster C, Hilfiker R, Amft O, Scheidhauer A, Andrews B, Butler J, Kischka U, Ettlin T (2011) Best practice for motor imagery: a systematic literature review on motor imagery training elements in five different disciplines. *BMC Med* 9:75.
- Sciutti A, Demougeot L, Berret B, Toma S, Sandini G, Papaxanthis C, Pozzo T (2012) Visual gravity influences arm movement planning. *J Neurophysiol* 107:3433–3445.
- Shadmehr R, Smith MA, Krakauer JW (2010) Error correction, sensory prediction, and adaptation in motor control. *Annu Rev Neurosci* 33:89–108.
- Sharma N, Pomeroy VM, Baron JC (2006) Motor imagery: a backdoor to the motor system after stroke? *Stroke* 37:1941–1952.
- Simmons L, Sharma N, Baron J-C, Pomeroy VM (2008) Motor imagery to enhance recovery after subcortical stroke: who might benefit, daily dose, and potential effects. *Neurorehabil Neural Repair* 22:458–467.
- Sirigu A, Duhamel JR, Cohen L, Pillon B, Dubois B, Agid Y (1996) The mental representation of hand movements after parietal cortex damage. *Science* 273:1564–1568.
- Smith D, Wright CJ, Allsopp A, Westhead H (2009) It's all in the mind: PTTLEP-based imagery and sports performance. *J Appl Sport Psychol* 19:80–92.
- Smith D, Wright CJ, Cantwell C (2008) Beating the bunker: the effect of PTTLEP imagery on golf bunker shot performance. *Res Q Exerc Sport* 79:385–391.
- Stecklow MV, Infantosi AFC, Cagy M (2010) EEG changes during sequences of visual and kinesthetic motor imagery. *Arq Neuropsiquiatr* 68:556–561.
- Stefan K, Kunesch E, Benecke R, Cohen LG, Classen J (2002) Mechanisms of enhancement of human motor cortex excitability induced by interventional paired associative stimulation. *J Physiol* 543:699–708.
- Stefan K, Kunesch E, Cohen LG, Benecke R, Classen J (2000) Induction of plasticity in the human motor cortex by paired associative stimulation. *Brain* 123(Pt 3):572–584.
- Stinear CM, Byblow WD (2003) Motor imagery of phasic thumb abduction temporally and spatially modulates corticospinal excitability. *Clin Neurophysiol* 114:909–914.
- Stinear CM, Byblow WD (2004) Modulation of corticospinal excitability and intracortical inhibition during motor imagery is task-dependent. *Exp Brain Res* 157:351–358.
- Stinear CM, Byblow WD, Steyvers M, Levin O, Swinnen SP (2006a) Kinesthetic, but not visual, motor imagery modulates corticospinal excitability. *Exp Brain Res* 168:157–164.
- Stinear CM, Fleming MK, Byblow WD (2006b) Lateralization of unimanual and bimanual motor imagery. *Brain Res* 1095:139–147.
- Tahayori B, Kocēja DM (2012) Activity-dependent plasticity of spinal circuits in the Developing and mature spinal cord. *Neural Plast* 2012:964843.
- Taylor JL (2006) Stimulation at the cervicomedullary junction in human subjects. *J Electromyogr Kinesiol* 16:215–223.
- Thickbroom GW, Byrnes ML, Mastaglia FL (1999) A model of the effect of MEP amplitude variation on the accuracy of TMS mapping. *Clin Neurophysiol* 110:941–943.
- Traversa R, Cicinelli P, Bassi A, Rossini PM, Bernardi G (1997) Mapping of motor cortical reorganization after stroke. A brain stimulation study with focal magnetic pulses. *Stroke* 28:110–117.
- Tremblay F, Tremblay LE, Colcer DE (2001) Modulation of corticospinal excitability during imagined knee movements. *J Rehabil Med* 33:230–234.
- Tyc F, Boyadjian A (2006) Cortical plasticity and motor activity studied with transcranial magnetic stimulation. *Rev Neurosci* 17:469–495.
- Vargas CD, Olivier E, Craighero L, Fadiga L, Duhamel JR, Sirigu A (2004) The influence of hand posture on corticospinal excitability during motor imagery: a transcranial magnetic stimulation study. *Cereb Cortex* 14:1200–1206.
- Vergeer I, Roberts J (2006) Movement and stretching imagery during flexibility training. *J Sports Sci* 24:197–208.
- Vogt S, Di Rienzo F, Collet C, Collins A, Guillot A (2013) Multiple roles of motor imagery during action observation. *Front Hum Neurosci* 7:807.
- Volz MS, Suarez-Contreras V, Portilla ALS, Fregni F (2015) Mental imagery-induced attention modulates pain perception and cortical excitability. *BMC Neurosci* 16:15.
- Wakefield CJ, Smith D (2009) Impact of differing frequencies of PTTLEP imagery on netball shooting performance. *J Imag Res Sport Phys Act* 4.
- Wang H, Wang X, Scheich H (1996) LTD and LTP induced by transcranial magnetic stimulation in auditory cortex. *NeuroReport* 7:521–525.
- Wolpert DM, Flanagan JR (2001) Motor prediction. *Curr Biol* 11:R729–R732.
- Wright CJ, Smith D (2009) The effect of PTTLEP imagery on strength performance. *Int J Sport Exerc Psychol* 7:18–31.
- Wright DJ, Williams J, Holmes PS (2014) Combined action observation and imagery facilitates corticospinal excitability. *Front Hum Neurosci* 8:951.
- Yahagi S, Kasai T (1998) Facilitation of motor evoked potentials (MEPs) in first dorsal interosseous (FDI) muscle is dependent on different motor images. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol - Electromyogr Mot Control* 109:409–417.
- Yahagi S, Kasai T (1999) Motor evoked potentials induced by motor imagery reveal a functional asymmetry of cortical motor control in left- and right-handed human subjects. *Neurosci Lett* 276:185–188.
- Yue G, Cole KJ (1992) Strength increases from the motor program: comparison of training with maximal voluntary and imagined muscle contractions. *J Neurophysiol* 67:1114–1123.
- Zanette G, Tinazzi M, Bonato C, Di Summa A, Manganotti P, Polo A, Fiaschi A (1997) Reversible changes of motor cortical outputs following immobilization of the upper limb. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol - Electromyogr Mot Control* 105:269–279.
- Ziemann U (2004) TMS induced plasticity in human cortex. *Rev Neurosci* 15:253–266.

APPENDIX

Table A.1. List of publications using TMS to study mental imagery

TMS over M1 during explicit mental imagery

- 1995 Izumi et al. Facilitatory effect of thinking about movement on motor-evoked potentials to transcranial magnetic stimulation of the brain. *Am J Phys Med Rehabil.* 74:207–13.
- 1996 Abbruzzese et al. The excitability of the human motor cortex increases during execution and mental imagination of sequential but not repetitive finger movements. *Exp Brain Res.* 111:465–72.
- Yahagi et al. An increase in cortical excitability with no change in spinal excitability during motor imagery. *Percept Mot Skills.* 83:288–29.

- 1997 Kiers et al. Facilitatory effect of thinking about movement on magnetic motor-evoked potentials. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol.* 105:262–68.
Kasai et al. Evidence for facilitation of motor evoked potentials (MEPs) induced by motor imagery. *Brain Res.* 744:147–50.
- 1998 Yahagi et Kasai. Facilitation of motor evoked potentials (MEPs) in first dorsal interosseous (FDI) muscle is dependent on different motor images. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol.* 109:409–17.
Rossi et al. Corticospinal excitability modulation during mental stimulation of wrist movements in human subjects. *Neurosci Lett.* 243:147–51.
- 1999 Fadiga et al. Corticospinal excitability is specifically modulated by motor imagery: a magnetic stimulation study. *Neuropsychologia.* 37:147–58.
Rossini et al. Corticospinal excitability modulation to hand muscles during movement imagery. *Cereb. Cortex* 9:161–67.
Jeannerod et Frak. Mental imaging of motor activity in humans. *Curr Opin in Neurobiol.* 9:735–39.
Abbruzzese et al. Changes of intracortical inhibition during motor imagery in human subjects. *Neurosci Lett.* 236:113–16.
Hashimoto et Rothwell. Dynamic changes in corticospinal excitability during motor imagery. *Exp Brain Res.* 125:75–81.
Yahagi et Kasai. Motor evoked potentials induced by motor imagery reveal a functional asymmetry of cortical motor control in left-and right-handed human subjects. *Neurosci Lett.* 276:185–88.
Cincotta et al. Motor imagery in locked-in patient: evidence from transcranial magnetic stimulation. *Ital J Neurol Sci.* 20:37–41.
- 2001 Filippi et al. Effects of motor imagery on motor cortical output topography in Parkinson's disease. *Neurology* 57:55–61.
Tremblay et al. Modulation of corticospinal excitability during imagined knee movements. *J Rehab Med* 33:230–34.
- 2002 Facchini et al. Focal enhancement of motor cortex excitability during motor imagery: a transcranial magnetic stimulation study. *Acta Neurol Scand* 105:146–51.
- 2003 Stinear et Byblow. Motor imagery of phasic thumb abduction temporally and spatially modulates corticospinal excitability. *Clin Neurophysiol.* 114:909–14.
Sohn et al. Suppression of corticospinal excitability during negative motor imagery. *J Neurophysiol.* 90:2303–09.
Kuhntz-Buschbeck et al. Effector-independent representations of simple and complex imagined finger movements: a combined fMRI and TMS study. *Eur J Neurosci.* 18:3375–87.
Kaneko et al. Decreased cortical excitability during motor imagery after disuse of an upper limb in humans. *Clin Neurophysiol* 114:2397–03
Patuzzo et al. Modulation of motor cortex excitability in the left hemisphere during action observation: a single- and paired-pulse transcranial magnetic. *Neuropsychologia* 41:1272–78.
- 2004 Vargas et al. The influence of hand posture on corticospinal excitability during motor imagery: a transcranial magnetic stimulation study. *Cereb Cortex.* 14:1200–06.
Li et al. Effects of motor imagery on finger force responses to transcranial magnetic stimulation. *Brain Res Cogn Brain Res.* 20:273–80.
Stinear et Byblow. Modulation of corticospinal excitability and intracortical inhibition during motor imagery is task-dependent. *Exp Brain Res* 157:351–58.
Quartarone et al. Long lasting effects of transcranial direct current stimulation on motor imagery. *Neuroreport.* 15:1287–91.
Clark et al. Differential modulation of corticospinal excitability during observation, mental imagery and imitation of hand actions. *Neuropsychologia* 42:105–12.
Levin et al. Dynamical changes in corticospinal excitability during imagery of unimanual and bimanual wrist movements in humans: a transcranial magnetic stimulation study. *Neurosci Lett.* 359:185–90.
Takahashi et al. Excitability changes in human hand motor area dependent on afferent inputs induced by different motor tasks. *Exp Brain Res.* 158:527–32.
- 2005 Quartarone et al. Corticospinal excitability during motor imagery of a simple tonic finger movement in patients with writer's cramp. *Mov Disord.* 20:1488–95.
Niyazov et al. Functional magnetic resonance imaging and transcranial magnetic stimulation: effects of motor imagery, movement and coil orientation. *Clin Neurophysiol.* 116:1601–10.
Takahashi et al. Physical practice induces excitability changes in human hand motor area during motor imagery. *Exp Brain Res* 163:132–36.
Pelgrims et al. Motor imagery while judging object-hand interactions. *Neuroreport.* 16:1193–96.
Pitcher et al. Facilitation of cortically evoked potentials with motor imagery during post-exercise depression. *Exp Brain Res.* 160:409–17.
- 2006 Stinear et al. Kinesthetic, but not visual, motor imagery modulates corticomotor excitability. *Exp Brain Res.* 168:157–64.
Stinear et al. Lateralization of unimanual and bimanual motor imagery. *Brain Res.* 1095:139–47.
Sharma et al. Motor imagery a backdoor to the motor system after stroke. *Stroke.* 37:1941–52.
Battaglia et al. Unilateral cerebellar stroke disrupts movement preparation and motor imagery. *Clin Neurophysiol.* 117:1009–16.
Fourkas et al. Corticospinal facilitation during first and third person imagery. *Exp Brain Res.* 168:143–51.
Fourkas et al. Influence of imagined posture and imagery modality on corticospinal excitability. *Behav Brain Res.* 168:190–96.
Cicinelli et al. Imagery-induced cortical excitability changes in stroke: a transcranial magnetic stimulation study. *Cereb. Cortex.* 16:247–53.
Crews et Kamen. Motor-evoked potentials following imagery and limb disuse. *Int J Neurosci.* 116:639:51.

(continued on next page)

- 2007 Stinear et al. Lateralization of motor imagery following stroke. *Clin Neurophysiol.* 118:1794–01.
 Li. Movement-specific enhancement of corticospinal excitability at subthreshold levels during motor imagery. *Exp Brain Res.* 179:517–24.
 Fukumura et al. Influence of mirror therapy on human motor cortex. *Int J Neurosci.* 117:1039–48.
 Liang et al. Effects of motor imagery are dependent on motor strategies. *Neuroreport.* 18:1241–45.
 Léonard et Tremblay. Corticomotor facilitation associated with observation, imagery and imitation of hand actions: a comparative study young and old adult. *Exp Brain Res.* 117:167–75.
 Marconi et al. Breakdown of inhibitory effects induced by foot motor imagery on hand area in lower-limb amputees. *Clin Neurophysiol.* 118:2468–78.
 Marconi et al. Functional overlap between hand and forearm motor cortical representations during motor cognitive tasks. *Clin Neurophysiol.* 118:1767–75.
- 2008 Tomasino et al. Action verbs and the primary motor cortex: a comparative TMS study of silent reading, frequency judgments, and motor imagery. *Neuropsychologia.* 46:1915–26.
 De Lange et al. Motor imagery: a window into the mechanisms and alterations of the motor system. *Cortex.* 44:494–06.
 Mercier et al. Vision without proprioception modulates cortico-spinal excitability during hand motor imagery. *Cereb Cortex.* 18:272–77.
 Bakker et al. Motor imagery of foot dorsiflexion and gait: effects on corticospinal excitability. *Clin Neurophysiol.* 119:2519–27.
 Kumru et al. Motor cortex excitability changes during imagery of simple reaction time. *Exp Brain Res.* 189:373–78.
 Fourkas et al. Kinesthetic imagery and tool-specific modulation of corticospinal representations in expert tennis players. *Cereb Cortex.* 18:2382–90.
 Tremblay et al. Corticomotor facilitation associated with observation and imagery of hand actions is impaired in Parkinson's disease. *Exp Brain Res.* 185:249–57.
 Taniguchi et al. Effect of motion imagery to counter rest-induced suppression of F-waves as a measure of anterior horn cell excitability. *Clin Neurophysiol.* 119:1346–52.
 Liang et al. Further evidence for excitability changes in human primary motor cortex during ipsilateral voluntary contractions. *Neurosci Lett.* 433:135–40.
 Oathes et al. Worry facilitates corticospinal motor response to transcranial magnetic stimulation. *Depress Anxiety.* 25:969–76.
- 2009 Mizuguchi et al. Influence of touching an object on corticospinal excitability during motor imagery. *Exp Brain Res.* 196:529–35.
 Liepert et Neveling. Motor excitability during imagination and observation of foot dorsiflexions. *J Neural Transm.* 116:1613–19.
 Li et al. Interactions between imagined movement and the initiation of voluntary movement: a TMS study. *Clin Neurophysiol.* 120:1154–60.
- Sakamoto et al. Combining observation and imagery of an action enhances human corticospinal excitability. *Neurosci Res.* 65:23–27.
 Liepert et al. Abnormal motor excitability in patients with psychogenic paresis. A TMS study. *J Neurol.* 256:121–6.
 Liepert et al. Electrophysiological correlates of motor conversion disorder. *Mov Disord.* 23:2171–76.
- 2010 Roosink et al. Corticospinal excitability during observation and imagery of simple and complex hand tasks: implications for motor rehabilitation. *Behav Brain Res.* 213:35–41.
 Hovington et Brouwer. Guided motor imagery in healthy adults and stroke: does strategy matter? *Neurorehabil Neural Repair.* 24:851–57.
 Bufalari et al. Motor imagery beyond the joint limits: a transcranial magnetic stimulation study. *Biol Psychol.* 85:283–90.
 Hara et al. Effect of volitional relaxation and motor imagery on F wave and MEP: Do these tasks affect excitability of the spinal or cortical motor neurons? *Clin Neurophysiol.* 122:1405–10.
- 2011 Pelgrims et al. Contribution of the primary motor cortex to motor imagery: a subthreshold TMS study. *Hum Brain Mapp.* 32:1471:82.
 Park et Li. No graded responses of finger muscles to TMS during motor imagery of isometric finger forces. *Neurosci Lett.* 494:255–59.
 Feurra et al. Frequency-dependent tuning of the human motor system induced by transcranial oscillatory potentials. *J Neurosci.* 31:12165–70.
 Mizuguchi et al. The modulation of corticospinal excitability during motor imagery of actions with objects. *PLoS One.* 6:e26006.
 Fujisawa et al. Effect of volitional relaxation and motor imagery on F wave and MEP: Do these tasks affect excitability of the spinal or cortical motor neurons? *Clin Neurophysiol.* 122:1405–10.
 Liepert et al. Motor excitability during movement imagination and movement observation in psychogenic lower limb paresis. *J Psychosom Res.* 70:59–65.
 Kang et al. Facilitation of corticospinal excitability according to motor imagery and mirror therapy in healthy subjects and stroke patients. *Ann Rehabil Med.* 35:747–58.
 Liang et al. Effects of unilateral voluntary movement on motor imagery of the contralateral limb. *Clin Neurophysiol.* 122:550–57.
 Ohno et al. Excitability changes in the human primary motor cortex during observation with motor imagery of chopstick use. *J Phys Therapy Sci.* 23:703–06.
 Battaglia et al. Corticomotor excitability during observation and imagination of a work of art. *Front Hum Neurosci.* 23:5:79.
 Feurra et al. Cortico-cortical connectivity between right parietal and bilateral primary motor cortices during imagined and observed actions: a combined. *Front Neural Circuits.*
 Cesari et al. Grip-dependent cortico-spinal excitability during grasping imagination and

- execution. *Neuropsychologia* 49:2121–30.
- Pichiorri et al. Sensorimotor rhythm-based brain-computer interface training: the impact on motor cortical responsiveness. *J Neural Eng* 8:025020.
- 2012 Williams et al. The relationship between corticospinal excitability during motor imagery and motor imagery ability. *Beh Brain Res.* 226:369–75.
- Liepert et al. Reduced upper limb sensation impairs mental chronometry for motor imagery after stroke clinical and electrophysiological findings. *Neurorehabil Neural Repair.* 26:470–78.
- Lebon et al. The modulation of motor cortex excitability during motor imagery depends on imagery quality. *Eur J Neurosci.* 35:323–31.
- Tsukazaki et al. Effect of observation combined with motor imagery of a skilled hand-motor task on motor cortical excitability: difference between novice and expert. *Neurosci Lett.* 518:96–100.
- Mizuguchi et al. Influence of somatosensory input on corticospinal excitability during motor imagery. *Neurosci Lett.* 514:127–30.
- Pizzolato et al. Motor system modulation for movement direction and rotation angle during motor imagery. *Neuroscience.* 30:154–60.
- Bianco et al. Bi-hemispheric effects on corticospinal excitability induced by repeated sessions of imagery versus observation of actions. *Restor Neurol Neurosci.* 30:481–90.
- Sugawara et al. Functional plasticity of surround inhibition in the motor cortex during single finger contraction training. *Neuroreport.* 23:663–67.
- Kluger et al. Motor evoked potential depression following repetitive central motor initiation. *Exp Brain Res.* 216:585–90.
- 2013 Saito et al. Combined effect of motor imagery and peripheral nerve electrical stimulation on the motor cortex. *Exp Brain Res.* 227:333–42.
- Mokienko et al. Increased motor cortex excitability during motor imagery in brain-computer interface trained subjects. *Front Comput Neurosci.* 22:7:168.
- Aono et al. Changes in cortical excitability during and just before motor imagery. *Tokai J Exp Clin Med.* 2:38:1–6.
- Mizuguchi et al. Modulation of corticospinal excitability dependent upon imagined force level. *Exp Brain Res.* 230:243–49.
- Gueugneau et al. Interhemispheric inhibition during mental actions of different complexity. *PLoS One.* 8: e56973.
- Gandrey et al. Dominant vs. nondominant arm advantage in mentally simulated actions in right hands. *J Neurophysiol.* 110:2887–94.
- Feurra et al. State-dependent effects of transcranial oscillatory currents on the motor system: what you think matters. *J Neurosci.* 33:17483–89.
- Takemi et al. Event-related desynchronization reflects downregulation of intracortical inhibition in human primary motor cortex. *J Neurophysiol.* 110:1158–66.
- 2014 Rao et al. A direct brain-to-brain interface in humans. *PLoS One.* 5:e111332.
- Kaneko et al. Motor imagery and electrical stimulation reproduce corticospinal excitability at levels similar to voluntary muscle contraction. *J Neuroeng Rehabil.* 11:94.
- Gharabaghi et al. Coupling brain-machine interfaces with cortical stimulation for brain state dependent stimulation: enhancing motor cortex excitability for neurorehabilitation. *Front Hum Neurosci.* 5:112.
- Van Velzen et al. Motor cortical activity during motor tasks is normal in patients with complex regional pain syndrome. *J Pain.* 16:87–94.
- Kato et al. Motor imagery of voluntary muscle relaxation induces temporal reduction of corticospinal excitability. *Neurosci Res.* 92:39–45.
- Burianova et al. Adaptive motor imagery: a multimodal study of immobilization-induced brain plasticity. *Cereb Cortex.*
- Wright et al. Combined action observation and imagery facilitates corticospinal excitability. *Front Hum Neurosci.* 27:951.
- 2015 Rozand et al. Effect of mental fatigue on speed accuracy trade-off. *Neuroscience.* 25:219–30.
- Majid et al. Training voluntary motor suppression with real-time feedback of motor evoked potentials. *J Neurophysiol.* 113:3446–52.
- Kato et al. Motor imagery of voluntary muscle relaxation induces temporal reduction of corticospinal excitability. *Neurosci Res.* 92:39–45.
- Gunduz et al. F-Wave and motor evoked potential during motor imagery and observation in apraxia of Parkinson disease. *Muscle Nerve.*
- Helm et al. Cortical excitability during imagined and observed dynamic force production task: effortfulness matters. *Neuroscience.* 2:398–05.
- Hanselmann et al. Transcranial magnetic stimulation for individual identification of the best electrode position for a motor imagery-based brain-computer interface. *J Neuroeng Rehabil.* 12:71.
- Mouthon et al. Task-dependent changes of corticospinal excitability during observation and motor imagery of balance tasks. *Neuroscience.* 303:535–43.
- Blefari et al. Improvement in precision grip force control with self-modulation of primary motor cortex during motor imagery. *Front Behav Neurosci.* 13:9:18.
- Tanaka et al. Effect of tactile stimulation on primary motor cortex excitability during action observation combined with motor imagery. *Neurosci Lett.* 600:1–5.
- Karabanov et al. The resting motor threshold - Restless or resting? A repeated Threshold hunting technique to track dynamic changes in resting motor threshold. *Brain Stimul.*
- TMS or rTMS for perturbation of mental imagery*
- 2000 Ganis et al. Transcranial magnetic stimulation of primary motor cortex affects mental rotation. *Cereb Cortex* 10:175–80.
- 2002 Bestmann et al. Parietal magnetic stimulation delays visuomotor mental rotation at increased processing demands. *Neuroimage.* 17:1512–20.

(continued on next page)

- 2005 Sack et al. The dynamics of interhemispheric compensatory processes in mental imagery. *Science*. 29:702–04.
- 2006 Feredoes et Sachdev. Differential effects of transcranial magnetic stimulation of left and right posterior parietal cortex on mental rotation tasks. *Cortex*. 42:750–54.
- 2009 De Vries et al. Changes in cerebral actions during execution and imagery after parietal cortex TMS interleaved with 3T MRI. *Brain Res*. 18:58–68.
- Pelgrims et al. Double dissociation between motor and visual imagery in the posterior parietal cortex. *Cereb Cortex*. 19:2298–07.
- 2010 Fleming et al. Bilateral parietal cortex function during motor imagery. *Exp Brain Res*. 201:499–08.
- 2011 Cattaneo et al. Cross-adaptation combined with TMS reveals a functional overlap between vision and imagery in the early visual cortex. *Neuroimage*. 59:3015–20.
- 2012 Mizuguchi et al. Motor imagery and sport performance. *Journal Phys Fitness and Sports Med*. 1:103–11.
- Lebon et al. Task-dependent interaction between parietal and contralateral primary motor cortex during explicit versus implicit motor imagery. *PLoS One*. 7: e37850.
- Review about mental imagery and TMS*
- 2001 Kosslyn et al. Neural foundations of imagery. *Nat Rev Neurosci*. 2:635–42.
- 2009 Munzert et al. Cognitive motor processes: the role of motor imagery in the study of motor representations. *Brain Res Rev*. 60:306–26.
- 2010 Stinear. Corticospinal facilitation during motor imagery. *The Neurophysiological Foundations of Mental and Motor Imagery*. Chapter 4.
- 2011 Loporto et al. Investigating central mechanisms underlying the effects of action observation and imagery through transcranial magnetic stimulation. *J Mot Behav*. 43:361–73.
- 2012 Guillot et al. Imagining is not doing but involves specific motor commands: a review of experimental data related to motor inhibition. *Front Hum Neurosci*. 6:247.
- 2013 Lebon et al. Stimulation magnétique transcrânienne et imagerie motrice: corrélats neurophysiologiques de l'action mentalement simulées. *Movement Sport Sci*.
- Causer et al. Congruency of gaze metrics in action, imagery and action observation. *Front Hum Neurosci*. 24:604.
- 2014 Mokienco et al. Motor imagery and its practical application. *Neurosci and Behav Physiol*. 44:482–89.
- 2015 Grosprêtre et al. Motor imagery and cortico-spinal excitability: a review. *Eur J Sport Sci*. 1:1–8.
- TMS over M1 during implicit mental imagery*
- 2005 Tomasino et al. The role of the primary motor cortex in mental rotation: a TMS study. *Cogn Neuropsychol*. 22:348–63.
- 2006 Sauner et al. No evidence for a substantial involvement of primary motor hand area in handedness judgements: a transcranial magnetic stimulation study. *Eur J Neurosci*. 23:2215–24.
- Bode et al. Different strategies do not moderate primary motor cortex involvement in mental rotation: a TMS study. *Behav Brain Funct*. 3:38.
- 2007 Eisenegger et al. The involvement of primary motor cortex in mental rotation revealed by transcranial magnetic stimulation. *Eur J Neurosci*. 25:1240–44.
- TMS over V1 during mental imagery*
- 1999 Kosslyn et al. The role of area 17 in visual imagery: convergent evidence from PET and rTMS. *Science*. 2:167–70.
- 2002 Sparing et al. Visual cortex excitability increases during visual mental imagery- a TMS study in healthy human subjects. *Brain Res*. 31:92–7.
- 2009 Cattaneo et al. Contrasting early visual cortical activation states causally involved in visual imagery and short-term memory. *Eur J Neurosci*. 30:1393–400.
- 2014 Grau et al. Conscious Brain-to-Brain communication in humans using non-invasive technologies. *PLoS One*. 9:e105225.
- TMS over M1 before and after mental practice with MI*
- 1995 Pascual-Leone et al. Modulation of muscle responses evoked by transcranial magnetic stimulation during the acquisition of new fine motor skills. *J Neurophysiol*. 74:1037–45.
- 2013 Leung et al. Corticospinal excitability following short-term motor imagery training of a strength task. *J Imagery Res Sport Phys Activ*. 8:35–44.
- Bassolino et al. Training the motor cortex by observing the actions of others during immobilization. *Cereb Cortex*. 24:3268–76.
- 2015 Avanzino et al. Motor cortical plasticity induced by motor learning through mental practice. *Front Behav Neurosci*. 28:105.
- Volz et al. Mental-imagery induced attention modulates pain perception and cortical excitability. *BMC Neurosci*. 16:15.

We classified the publications into 5 themes: (1) TMS over M1 during explicit mental imagery; (2) TMS or rTMS for perturbation of mental imagery; (3) Review about mental imagery and TMS; (4) TMS over M1 during implicit mental imagery; (5) TMS over V1 during mental imagery. TMS = transcranial magnetic stimulation; rTMS = repetitive TMS; M1 = primary motor cortex; V1 = primary visual cortex.

(Received 9 May 2016, Accepted 17 November 2016)
(Available online 25 November 2016)

Annexe 2

The influence of imagery capacity in motor performance improvement



RESEARCH ARTICLE

The influence of imagery capacity in motor performance improvement

Célia Ruffino¹ · Charalambos Papaxanthis¹ · Florent Lebon¹Received: 21 February 2017 / Accepted: 19 July 2017
© Springer-Verlag GmbH Germany 2017

Abstract Motor imagery (MI) training improves motor performance, but the inter-individual variability of this improvement remains still unexplored. In this study, we tested the influence of imagery ability on the performance improvement following MI training. Twenty participants were randomly distributed into the MI or control group. They actually performed, at pre- and post-test sessions, a revisited version of the Nine Hole Peg Test, a speed-accuracy trade-off task, commonly used in clinics. Between the tests, the MI group mentally trained on the task (5 blocks of 10 trials), while the control group watched a non-emotional documentary. Before and during MI training, we tested the imagery ability of the MI group, by the revised version of Movement Imagery Questionnaire and by the estimation of vividness for the movement task at each block (subjective evaluation—SE). In the post-test, the MI group significantly decreased the movement duration by $-12.1 \pm 5.7\%$ ($P < 0.001$), whereas the control group did not ($-2.68 \pm 5\%$, $P = 0.68$). For the MI group, the percentage of improvement was correlated neither to the MIQ-R nor to the SE reported after block 1. However, we observed an evolution of the SE during training, with a positive correlation between performance improvement and SE at block 4 ($R = 0.61$, $P = 0.03$) and at block 5 ($R = 0.68$, $P = 0.04$). The current study shows that motor performance may be positively influenced, whilst not predicted, by the capacity to form vivid movement images throughout the mental training. These findings are of interest for clinical

interventions using MI as a complementary rehabilitation tool.

Keywords Motor imagery · Mental practice · Motor performance improvement · Imagery capacity

Introduction

Motor imagery (MI) is the mental simulation of an action without any corresponding motor output (Jeannerod 1994; Decety and Grèzes 1999). Behavioral and neurophysiological studies have shown many similarities between executed and imagined movements. At the behavioral level, by means of the mental chronometry paradigm, it has been observed a temporal congruence between the production of a movement and its mental simulation (Decety et al. 1989; Guillot and Collet 2005; Gueugneau et al. 2008; Papaxanthis et al. 2012). Concerning the neurophysiological level, many investigations have confirmed a common neural support between mental and actual states. Notably, similar activations have been found in the premotor cortex, the supplementary area, the inferior and superior parietal lobule, the cerebellum, the basal ganglia, and the prefrontal cortex (Héту et al. 2013). In addition, transcranial magnetic stimulation studies have shown corticospinal facilitation during MI (Rossini et al. 1999; Yahagi and Kasai 1999; Lebon et al. 2012; Avanzino et al. 2015). This facilitation is muscle- (Facchini et al. 2002), time- (Fadiga et al. 1998), arm- (Gandrey et al. 2013), and content- (Mizuguchi et al. 2013) specific. Recently, Grosprêtre et al. (2016) showed that during MI, a subliminal motor output was driven along the corticospinal track to reach spinal structures without activating alpha-motoneurons.

✉ Florent Lebon
florent.lebon@u-bourgogne.fr

¹ Cognition, Action et Plasticité Sensorimotrice (CAPS), INSERM UMR1093, UFR STAPS, Université de Bourgogne Franche-Comté, 21000 Dijon, France

Mental practice with MI, which is the mental repetition of a movement, can improve several aspects of motor performance. For instance, MI practice can increase muscular strength (Yue and Cole 1992; Ranganathan et al. 2004; Lebon et al. 2010), prevent the loss of muscle force during immobilization (Clark et al. 2015), and enhance movement speed and accuracy (Yágüez et al. 1998; Gentili et al. 2006; Allami et al. 2008; Gentili et al. 2010; Gueugneau and Papaxanthis 2010; Gentili and Papaxanthis 2015; Gueugneau et al. 2016). Similar positive results have been found in sports (Driskell et al. 1994) and motor rehabilitation (Jackson et al. 2001; Malouin and Richards 2010; Malouin et al. 2013). Frank et al. (2014, 2015) showed the positive influence of MI practice on the representation structure of complex actions. A combination of physical and mental practice would lead to better structure and elaborate representations, compared to physical practice alone.

Albeit the proven effects of MI practice on motor performance, how inter-individual differences regarding the capacity to imagine a movement influence motor performance improvement by MI practice is still under debate (Goss et al. 1986; Lovell and Collins 2001; Lebon et al. 2010; Avanzino et al. 2015). For example, in a flexibility training study, Guillot et al. (2010) observed no correlation between individual imagery ability measured by questionnaires at the beginning of the training and improvement in flexibility. On the contrary, Vergeer and Roberts (2006a, b) showed a positive correlation between imagery vividness, measured throughout the intervention, and improvement in movement flexibility. The time to which imagery vividness is measured, i.e. at the beginning or at the end of training, may be of importance. Watt et al. (2002) defined imagery ability 'as the capacity of the individual to create images, and is typically evaluated in terms of generational, sensorial, and emotional qualities'. The subjective evaluation of imagery quality by means of questionnaires has been a central concern in MI investigations. These questionnaires aimed at auto-evaluating the vividness of MI through different items (McAvinue and Robertson 2008) and revealed important inter-individual differences (Hall 1985; Madan and Singhal 2012). These differences are also noticeable at the neural level. For instance, Guillot et al. (2008) observed greater activations of the parietal and ventrolateral premotor regions (regions strongly involved in the generation of mental images) for the subjects with better motor imagery abilities, measured via physiological (skin conductance and heart rate), behavioral (mental chronometry), and psychological (questionnaires) variables. Likewise, Lebon et al. (2012) demonstrated that the modulation of corticospinal excitability during MI depends on imagery quality; the muscle and time-specificity of MI is more pronounced for individuals with greater imagery ability. Interestingly, some studies showed a positive effect of MI practice on imagery

capacities, assessed with questionnaires (Rodgers et al. 1991; Calmels et al. 2004; McAvinue and Robertson 2009; Williams et al. 2013; Anuar et al. 2016).

Whether imagery ability is determinant for motor performance improvement by MI practice is a central question in neuro-rehabilitation. The concern relies on the selection or not of patients in clinical trials based on this subjective estimation of imagery quality. Several studies used the score at questionnaires to allow patients to follow the mental training program (Malouin et al. 2013). The purpose of the present study was to determine whether the imagery capacity in healthy individuals could influence motor performance improvement following mental practice. Do individuals qualified as best imagers have better chances to improve their motor performance following MI practice, and inversely? In the previous studies, the authors divided the subjects, at least, into two groups: 'good' and 'poor' imagers. In the current study, we studied the continuum between imagery capacities and performance improvement following MI practice, without assigning a subject to a group. We focused on a dexterity manual task commonly used in clinical practice, the Nine Hole Peg Test (NHPT), to estimate the influence of imagery ability on motor performance after a pure MI practice. We asked the participants to perform as fast as possible sequences of movements in a pre-determined order, before and after mental practice. With different subjective evaluations, we measured the individual capacity to imagined movements. We hypothesized that a greater self-estimation of MI ability could lead to a better performance improvement after the training.

Experimental procedures

Participants

Twenty right-handed healthy participants (mean age 27 ± 5 years old, 10 females), without neurological or physical disorders, were recruited for the current experiment after giving their consent. They were distributed into two groups: the mental training with motor imagery (MI) group ($n = 13$) and the control group ($n = 7$). Experimental protocol and procedures were approved by the local Ethics Committee of the Université de Bourgogne.

Experimental device and procedure

The participants were comfortably seated on a chair in front of a table; the distance between the participants' chest and the table was 20 cm. They were asked to perform a revisited version of the NHPT. The NHPT is broadly used in clinical practice to measure the ability of patients to perform a fine motor task. We modified the original task to increase

its difficulty and duration. The revisited version required moving the nine sticks as fast as possible into nine holes in a pre-determined order and then removing them back into a specific box (see Fig. 1a). Each hole corresponded to a specific letter.

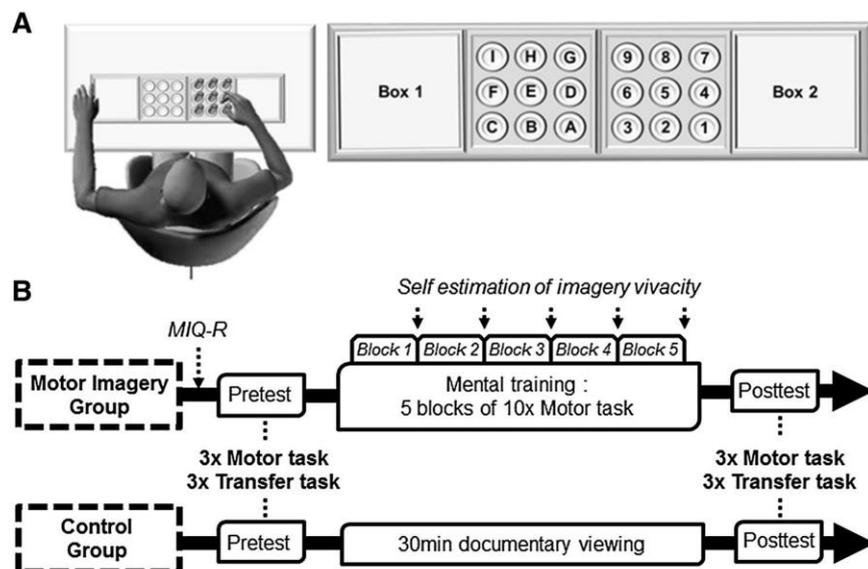
In our protocol, there were two test sessions (pre-test and post-test) and two tasks (the motor task and the transfer task). In the motor task, the participants started moving the stick from the hole 1 to the hole A, then from the hole 2 to the hole B, etc. Once all sticks were placed into the corresponding holes, the participants had to immediately put them, one-by-one, into the Box 1, starting with the stick positioned in the hole A. We called this task 'motor', because the participants of the MI group mentally repeated this task during the training session (see below). In the transfer task, we measured the potential transfer of performance improvement by mental practice from the motor task into another task, which was the mirror image of the first task; namely, the participants were instructed to move the sticks from the letters to the corresponding numbers (from A to 1, B to 2, etc.), and then back into the Box 2. Note that none of the groups was trained in this task.

The participants of the two groups performed three actual trials for each task in the pre-test and post-test sessions (see Fig. 1b). Note that each trial included 9 arm movements; therefore, participants carried out 36 movements in the pre-test and post-test sessions. We recorded the duration for each trial. The experimenter started the timer when the participant touched the first stick and stopped it when the last stick was put in the box.

The MI group was mentally trained on the motor task for about 30 min. The participants were instructed to imagine themselves performing the task as fast as possible, combining the kinesthetic and visual (first-person perspective) modality. To ensure that all participants carried out the training phase correctly, we provided the following instructions: "try to imagine yourself performing the motor task, by feeling the body sensation as if you were doing it and perceiving the different movements just as if you had a camera on your head". They performed five blocks of ten trials, with 1-min rest between blocks to avoid mental fatigue (Rozand et al. 2016). The experimenter recorded the duration of each imagined movement; the participant gave a verbal signal when he/she started and finished imagining. After each block of imagined trials, the participants reported the subjective estimation (SE) of the imagined movement quality by means of a 7-point Likert scale (1: very hard to feel and see the movement, 7: very easy to feel and see the movement, 2–6: intermediate score).

Before the beginning of the experimental session, the participants in the MI group completed the revised version of the Motor Imagery Questionnaire (MIQ-R; Hall and Martin 1997), which assess the visual and kinesthetic movement imagery abilities on four different movements (minimum score 8; maximum score 56). The control group only watched a non-emotional documentary ("Home", directed by Y. Arthus-Bertrand, 2009), for 30 min (the approximate time of the mental training). The control experiment was performed to test whether this non-demanding cognitive task could reduce the duration of the speed-accuracy trade-off task (Rozand et al. 2015).

Fig. 1 Experimental design (a) and experimental procedure (b). *MIQ-R* revised version of the Movement Imagery Questionnaire



Statistical analysis

First, the normality of the data was verified by the Shapiro–Wilk test. As duration of actual movements in pre-test and post-test sessions did not follow normal distribution ($P < 0.05$), we used non-parametric tests. We first compared the initial performance (pre-test) of each group, for each task separately, with Mann–Whitney U tests. To test the performance improvement between pre-test and post-test, we conducted Wilcoxon tests, for each task (motor and transfer) and each group (MI and control). We tested the correlation between performance improvement [(Post – Pre)/Pre \times 100] of the motor and the transfer task with a linear regression analysis. Cohen’s effect size (ES) was calculated for each condition.

Imagined movement durations during mental training followed normal distribution ($P > 0.05$) and sphericity was respected (Mauchly’s test, $P > 0.05$). We analyzed the evolution of MI duration during training using a one-way repeated-measurement ANOVA, with *BLOCKS* as within-subject factor (block 1–5). We used post hoc tests with Bonferroni correction when appropriated. We tested the correlation between the motor performance improvement and the evolution of MI duration during training [(MI duration block 1 – MI duration block 5)/MI duration block 1 \times 100].

To determine whether the subjective estimation of imagery quality at the beginning of the training could predict the performance improvement, we used linear regression analysis to correlate the percentage of performance enhancement with the MIQ-R score and with the SE score of the first training block. Then, to test the influence of SE on motor performance throughout the training, we correlated the percentage of performance enhancement with SE measured after each other block.

Statistical analysis was performed using STATISTICA (8.0 version; Stat-Soft, Tulsa, OK, USA). The level of significance was accepted at $P < 0.05$. Data are presented as mean (SD) with 95% confidence intervals (CI).

Results

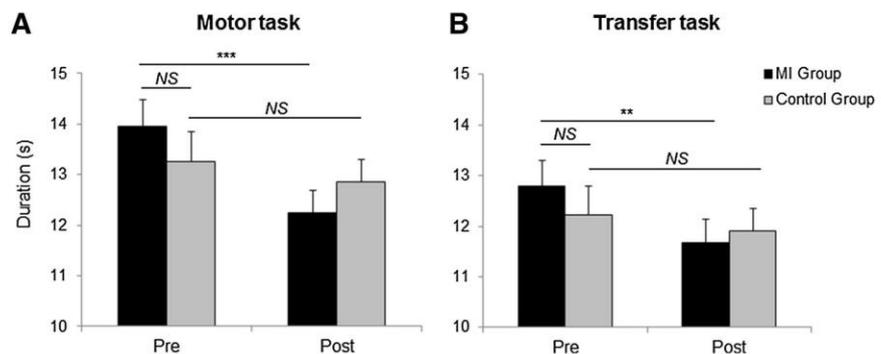
Motor performance improvement after MI practice

Figure 2 illustrates mean durations (+SE) for both groups and both motor tasks in pre-test and post-test sessions. Regarding the initial performance (pre-test), the Mann–Whitney U test revealed no significant difference between the MI and the control group for both the motor task ($P = 0.61$; $Z = 0.515$) and the transfer ($P = 0.72$; $Z = 0.357$) task. When comparing the motor improvement between the pre-test and post-test sessions, we found that the MI Group significantly decreased the duration of actual movements (motor task: $-12.1 \pm 5.7\%$, 95% CI $[-15.5; -8.7]$, $Z = 3.33$, $P < 0.001$, $ES = 0.99$; transfer task: $-7.1 \pm 7.5\%$, 95% CI $[-11.6; -2.5]$, $Z = 2.77$, $P < 0.01$, $ES = 0.61$). On the contrary, we did not observe any improvement (less than 3%) for the control group in both tasks ($-2.7 \pm 5.0\%$, 95% CI $[-7.3; 1.9]$, $Z = 0.41$; $P = 0.68$; $ES = 0.29$ for the motor task and $-2.3 \pm 4.8\%$, 95% CI $[-6.8; 2.2]$, $Z = 1.51$; $P = 0.13$; $ES = 0.26$ for the transfer task). Furthermore, we observed a positive correlation between the percentages of improvement for the motor and the transfer task ($R = 0.61$, $P = 0.03$).

Evolution of MI duration during the training period

Figure 3 shows mean durations of imagined movements for the five blocks during mental training. The repeated-measurements ANOVA revealed a progressive decrease of imagined movement duration during the mental training period ($F_{4,48} = 4.81$, $P < 0.01$). Bonferroni post hoc analysis showed differences between block 1 and 3 ($P = 0.03$) and block 1 and 5 ($P < 0.01$). However, the percentage of MI duration decrease did not significantly correlate with the percentage of motor performance improvement ($R = 0.41$, $P = 0.16$).

Fig. 2 Mean duration and SD for the Nine Hole Peg Test. Duration decreased between the pre-test and post-test for the MI Group (mental training group), but not for the control group, for both the motor and transfer tasks. ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, *NS* non-significant



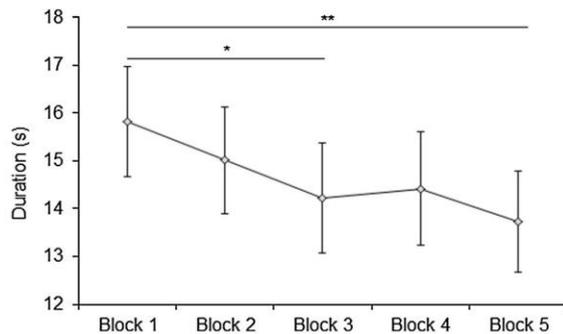


Fig. 3 Mean duration and SD of imagined movements for each block. Imagined durations progressively decreased with blocks. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

Influence of imagery ability on motor performance

Table 1 presents scores of imagery quality (MIQ-R and SE) before and during mental training. At first, we wanted to determine whether these scores could predict the improvement in movement speed in the motor task. We did not find any correlation between the MIQ-R score and the percentage of performance improvement ($R = 0.41$; $P = 0.17$; Fig. 4a). Similarly, we did not find any correlation between the SE measured at the beginning of the training (block 1) and the percentage of performance improvement ($R = 0.44$; $P = 0.13$; Fig. 4b).

Finally, we aimed at determining the influence of SE score during the training on performance (Fig. 4c). Interestingly, we found that the correlation between SE and performance improvement progressively increased for block 2 ($R = 0.48$; $P = 0.1$) and block 3 ($R = 0.49$; $P = 0.09$), and became significant for block 4 ($R = 0.61$, $P = 0.03$) and block 5 ($R = 0.58$, $P = 0.04$).

Discussion

The main purpose of this study was to investigate whether self-estimation of imagery capacity could influence the performance enhancement following mental practice. The

results showed that the subjective evaluation of imagery quality measured at the beginning of the training was not a reliable predictor of the increase of movement speed observed after MI training. However, it appeared that the dynamic evolution of the self-estimation throughout the training could influence motor performance.

Motor imagery practice improves motor performance

The decrease of actual movement duration for the MI group suggests a beneficial effect of MI training in motor performance. This result is in accordance with the previous studies, demonstrating the positive impact of MI practice on motor performance improvement (Yue and Cole 1992; Yáñez et al. 1998; Gentili et al. 2006; Robin et al. 2007; Allami et al. 2008; Avanzino et al. 2009; Gentili et al. 2010; Lebon et al. 2010; Gentili and Papaxanthis 2015). The absence of motor improvement for the control group further confirms the specific effect of MI practice on performance improvement. Interestingly, we also observed a transfer of learning for the transfer task, in which participants realized a mirror movement of the motor task. Indeed, movement duration in the post-test session was significantly faster than in the pre-test session, only for the MI group. Moreover, we found a positive correlation between the performance improvements observed in both tasks: the better the performance in the motor task, the better the performance in the transfer task. This result corroborates the generalization of motor performance improvement through MI practice observed by Gentili et al. (2006). In their study, the subjects were instructed to point with the whole arm toward several targets following two different paths (right and left paths), but they were trained only on the right path. Note that arm dynamics (inertial and gravity forces) dramatically differed between the two pointing paths. The results showed a significant decrease of movement duration after mental practice for both the right and the left paths, indicating that arm dynamics are taken into account during MI training. Our study further corroborates this finding by showing the transfer of motor performance improvement by MI practice in a clinical task.

Table 1 Scores of imagery quality before and during mental training

	MIQ-R	SE				
	Before training	Block 1	Block 2	Block 3	Block 4	Block 5
Mean (SD)	46.9 (5.3)	4.8 (0.8)	5.5 (0.8)	5.3 (1.1)	5.4 (0.9)	5.2 (1.2)
95% CI	43.7, 50.1	4.3, 5.3	5.1, 6.0	4.6, 6.0	4.9, 5.9	4.4, 5.9
Max	54	6	7	7	6	7
Min	38	4	4	3	4	3

MIQ-R revised version of the Movement Imagery Questionnaire, SE self-estimation of imagery quality of the motor task after each training block

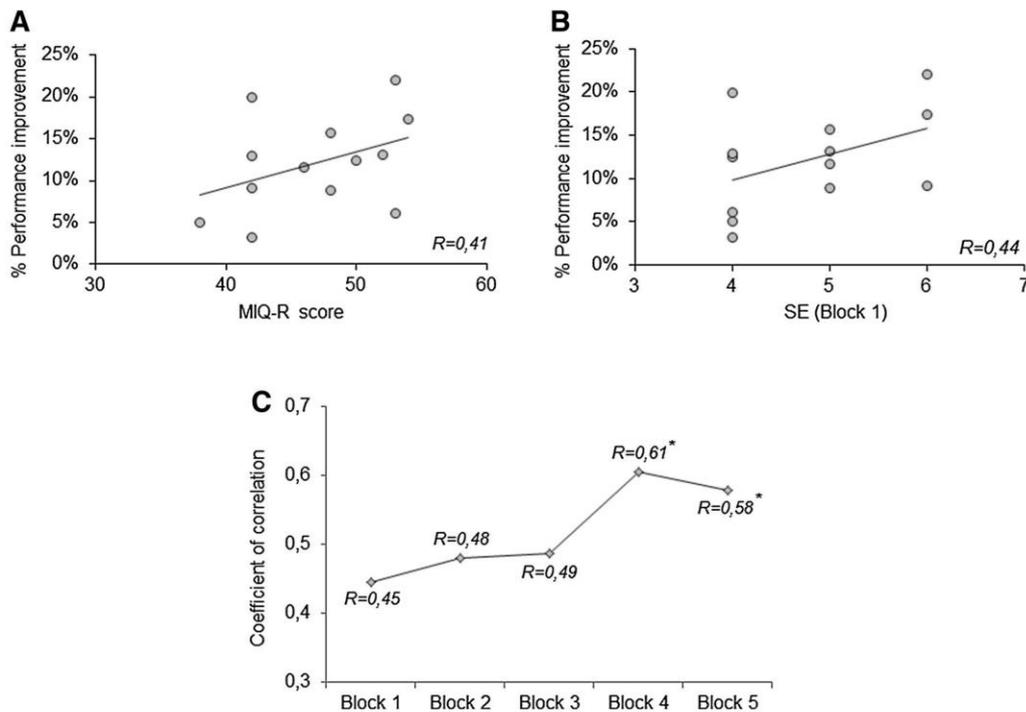


Fig. 4 **a** Correlation between MIQ-R score and percentage of performance improvement. **b** Correlation between SE score at the block 1 and percentage of performance improvement. **c** Evolution of the

correlation between SE score during the training and %performance improvement. * $P < 0.05$

This aspect confirms the common neurocognitive mechanisms between physical and mental practices. Generalization is a well-known mechanism of actual motor learning (Shadmehr and Mussa-Ivaldi 1994; Goodbody and Wolpert 1998; Shadmehr et al. 2010): the central nervous system develops a new sensorimotor map that associates the desired hand trajectory, the external or internal forces, and the corresponding motor commands, thus allowing a transfer of motor learning to other contexts.

The concept of internal models offers the theoretical basis for understanding the performance enhancement following mental practice (Miall and Wolpert 1996; Wolpert and Flanagan 2001; Wolpert et al. 2011). During physical practice, the internal forward model receives a copy of the motor command (the efferent copy) and the sensory information concerning the initial state of the arm and predicts the future states. During MI, subjects prepare but inhibit the motor command before it reaches the muscular level; however, the efferent copy and the initial state are still available to the motor system for sensorimotor predictions. These predictions during MI practice may contribute to the performance enhancement observed during subsequent movement execution.

Influence of imagery ability on motor performance

Although internal model theory nicely explains the underlined neural mechanisms of motor performance improvement by mental practice, the subjective evaluation of the imagery capacity may be of importance in motor performance improvement for complex tasks. Here, we evaluated the imagery capacity with a general and well-accepted questionnaire, the MIQ-R (Hall and Martin 1997). Participants were ranked with the score which they obtained when self-estimating their imagery quality for generic movements. As demonstrated in the previous studies using subjective evaluations of imagery capacities (Vergeer and Roberts 2006a, b; Guillot et al. 2010), we did not find any correlation between the MIQ-R score and the performance enhancement observed after the mental training. The participants considered as 'best imagers' at the MIQ-R did not necessarily show the best performance increase. However, this result remains questionable. Indeed, in their study on finger opposition movements, Avanzino et al. (2015) showed a positive correlation between speed improvement and MIQ-R score. A possible explanation would consider the type of movement to be learned. For the current task, a

speed-accuracy trade-off task, the participants had to integrate several motor components to be efficient. Indeed, they had to prepare the movement taking into account the spatial characteristics of the targets and the kinematics components of the movement (multi-joint action with several phases of acceleration/deceleration). In contrast, in Avanzino et al.'s study, participants had to repeatedly tap the thumb with the index finger as fast as possible.

Concerning our study, one could argue that the components of generic movements in the MIQ-R were too different from the movement learned in the experimental task (NHPT). Thus, we also analyzed the possible correlation between the performance improvement on the trained task and the self-estimation of the imagery capacity on the same task (by means of a 7-point Likert scale, the same as MIQ-R). Nonetheless, as for the correlation with the MIQ-R, performance improvement was not correlated to the self-estimation measured at the beginning of MI training, i.e., at block 1. These findings demonstrate that the self-estimation of imagery capacity, for generic and specific movements, is not a reliable predictor of performance improvement following mental practice for this task.

Interestingly, in the current study, we observed a progressive positive correlation between the performance improvement and the score of the subjective estimation of each block throughout the training, being significant from Block 4. At the first training block, participants who presented the better estimation of their imagery capacity were not necessarily those who finally had better performance increase. However, at the last training block, the participants with the better estimation of their imagery capacity showed the greatest performance improvement. This progressive correlation is supported by neurophysiological data, which showed that "good" imagers respect muscle- and time-specificity of MI, while "poor" imagers increase the level of corticospinal excitability in a general manner (Lebon et al. 2012). With practice, the neural network during MI seems to become more specific. A distinct cortical pattern has been identified between "good" and "poor" imagers, with greater activations in the motor network for the formers (Guillot et al. 2008). One study showed that high kinesthetic imagers have a greater learning rate, but when combining physical and kinesthetic imagined movements (Goss et al. 1986). This study did not predict motor performance with imagery ability but demonstrated that individuals with greater imagery ability better used the sensory feedbacks provided by each actual trial to reproduce the motor pattern of the task. The current findings suggest that the evolution of imagery ability may influence the benefits associated with MI practice through an increase in neural specificity. As a dynamic process, the content of the imagined movement evolved during MI training. This concept refers to the Learning component of the

PETTLEP model in which the content of the image should be adapted to the changing skills of individuals during practice (Wakefield and Smith 2012). For a practical point of view, the imagers should adapt the content of the imagined movement to the expected sensorimotor consequences of the skilled movement.

Conclusions

In this study, we confirmed that MI practice increased motor performance in a motor task used in clinical practice. The subjective estimation measured before the training did not predict the performance improvement, and should not be an exclusion criterion in MI training studies, though the evolution of the subjective estimation throughout the training may positively influence this improvement. This result suggests that individuals with moderate imagery ability can improve their performance after a single session of MI practice. Furthermore, it seems that MI training is a dynamic process: improvement in imagery ability during the training leads to better improvement after the training. Therefore, focusing on the quality of motor images during mental training is more important than the initial level of imagery ability. We suggest this parameter to be emphasized in MI training protocols. A limit of this study is that it was addressed to healthy individuals with moderate-to-good imagery abilities (mean score at MIQ-R = 46.9 (5.3), min = 38, max = 54; for a maximal possible score of 56). To further explore the question, it would be of interest to test the influence of imagery ability in patients with cognitive and/or motor impairments and during multiple sessions of MI training.

Acknowledgements This research received no specific grant from any funding agency in the public, commercial, or not-for-profit sectors.

Compliance with ethical standards

Conflict of interest The authors declare that there is no conflict of interest.

References

- Allami N, Paulignan Y, Brovelli A, Boussaoud D (2008) Visuo-motor learning with combination of different rates of motor imagery and physical practice. *Exp Brain Res* 184:105–113. doi:[10.1007/s00221-007-1086-x](https://doi.org/10.1007/s00221-007-1086-x)
- Anuar N, Cumming J, Williams SE (2016) Effects of applying the PETTLEP model on vividness and ease of imaging movement. *J Appl Sport Psychol* 28:185–198. doi:[10.1080/10413200.2015.1099122](https://doi.org/10.1080/10413200.2015.1099122)

- Avanzino L, Giannini A, Tacchino A et al (2009) Motor imagery influences the execution of repetitive finger opposition movements. *Neurosci Lett* 466:11–15. doi:10.1016/j.neulet.2009.09.036
- Avanzino L, Gueugneau N, Bisio A et al (2015) Motor cortical plasticity induced by motor learning through mental practice. *Front Behav Neurosci*. doi:10.3389/fnbeh.2015.00105
- Calmels C, Holmes P, Berthoumieux C, Singer RN (2004) The development of movement imagery vividness through a structured intervention in Softball. *J Sport Behav* 27:307–322
- Clark BC, Mahato NK, Nakazawa M et al (2015) The power of the mind: the cortex as a critical determinant of muscle strength/weakness. *J Neurophysiol* 112:3219–3226. doi:10.1152/jn.00386.2014
- Decety J, Grèzes J (1999) Neural mechanisms subserving the perception of human actions. *Trends Cogn Sci* 3:172–178. doi:10.1016/S1364-6613(99)01312-1
- Decety J, Jeannerod M, Prablanc C (1989) The timing of mentally represented actions. *Behav Brain Res* 34:35–42
- Driskell JE, Copper C, Moran A (1994) Does mental practice enhance performance? *J Appl Psychol* 79:481–492. doi:10.1037/0021-9010.79.4.481
- Facchini S, Muellbacher W, Battaglia F et al (2002) Focal enhancement of motor cortex excitability during motor imagery: a transcranial magnetic stimulation study. *Acta Neurol Scand* 105:146–151. doi:10.1034/j.1600-0404.2002.10004.x
- Fadiga L, Buccino G, Craighero L et al (1998) Corticospinal excitability is specifically modulated by motor imagery: a magnetic stimulation study. *Neuropsychologia* 37:147–158. doi:10.1016/S0028-3932(98)00089-X
- Frank C, Land WM, Popp C, Schack T (2014) Mental representation and mental practice: experimental investigation on the functional links between motor memory and motor imagery. *PLoS One* 9:e95175. doi:10.1371/journal.pone.0095175
- Frank C, Land WM, Schack T (2015) Perceptual-cognitive changes during motor learning: the influence of mental and physical practice on mental representation, gaze behavior, and performance of a complex action. *Front Psychol* 6:1981. doi:10.3389/fpsyg.2015.01981
- Gandrey P, Paizis C, Karathanasis V et al (2013) Dominant vs. nondominant arm advantage in mentally simulated actions in right handers. *J Neurophysiol* 110:2887–2894. doi:10.1152/jn.00123.2013
- Gentili RJ, Papaxanthis C (2015) Laterality effects in motor learning by mental practice in right-handers. *Neuroscience* 297:231–242. doi:10.1016/j.neuroscience.2015.02.055
- Gentili R, Papaxanthis C, Pozzo T (2006) Improvement and generalization of arm motor performance through motor imagery practice. *Neuroscience* 137:761–772. doi:10.1016/j.neuroscience.2005.10.013
- Gentili R, Han CE, Schweighofer N, Papaxanthis C (2010) Motor learning without doing: trial-by-trial improvement in motor performance during mental training. *J Neurophysiol* 104:774–783. doi:10.1152/jn.00257.2010
- Goodbody S, Wolpert D (1998) Temporal and amplitude generalization in motor learning. *J Neurophysiol* 79:1825–1838
- Goss S, Hall C, Buckolz E, Fishburne G (1986) Imagery ability and the acquisition and retention of movements. *Mem Cognit* 14:469–477. doi:10.3758/BF03202518
- Grosprêtre S, Lebon F, Papaxanthis C, Martin A (2016) New evidence of corticospinal network modulation induced by motor imagery. *J Neurophysiol* 115:1279–1288. doi:10.1152/jn.00952.2015
- Gueugneau N, Papaxanthis C (2010) Time-of-day effects on the internal simulation of motor actions: psychophysical evidence from pointing movements with the dominant and non-dominant arm. *Chronobiol Int* 27:620–639. doi:10.3109/07420521003664205
- Gueugneau N, Crognier L, Papaxanthis C (2008) The influence of eye movements on the temporal features of executed and imagined arm movements. *Brain Res* 1187:95–102. doi:10.1016/j.brainres.2007.10.042
- Gueugneau N, Schweighofer N, Papaxanthis C et al (2016) Daily update of motor predictions by physical activity. *Sci Rep* 5:17933. doi:10.1038/srep17933
- Guillot A, Collet C (2005) Duration of mentally simulated movement: a review. *J Mot Behav* 37:10–20. doi:10.3200/JMBR.37.1.10-20
- Guillot A, Collet C, Nguyen VA et al (2008) Functional neuroanatomical networks associated with expertise in motor imagery. *Neuroimage* 41:1471–1483. doi:10.1016/j.neuroimage.2008.03.042
- Guillot A, Tolleran C, Collet C (2010) Does motor imagery enhance stretching and flexibility? *J Sports Sci* 28:291–298. doi:10.1080/02640410903473828
- Hall CR (1985) Individual differences in the mental practice and imagery of motor skill performance. *Can J Appl Sport Sci* 10:17S–21S
- Hall CR, Martin KA (1997) Measuring movement imagery abilities: a revision of the Movement Imagery Questionnaire. *J Ment Imag* 21:143–154
- Héту S, Grégoire M, Saimpont A et al (2013) The neural network of motor imagery: an ALE meta-analysis. *Neurosci Biobehav Rev* 37:930–949. doi:10.1016/j.neubiorev.2013.03.017
- Jackson PL, Lafleur MF, Malouin F et al (2001) Potential role of mental practice using motor imagery in neurologic rehabilitation. *Arch Phys Med Rehabil* 82:1133–1141. doi:10.1053/apmr.2001.24286
- Jeannerod M (1994) The representing brain: neural correlates of motor intention and imagery. *Behav Brain Sci* 17:187. doi:10.1017/S0140525X00034026
- Lebon F, Collet C, Guillot A (2010) Benefits of motor imagery training on muscle strength. *J Strength Cond Res* 24:1680–1687. doi:10.1519/JSC.0b013e3181d8e936
- Lebon F, Byblow WD, Collet C et al (2012) The modulation of motor cortex excitability during motor imagery depends on imagery quality. *Eur J Neurosci* 35:323–331. doi:10.1111/j.1460-9568.2011.07938.x
- Lovell G, Collins D (2001) Speed of image manipulation, imagery ability and motor skill acquisition. *Int J Sport Psychol* 32:355–368
- Madan CR, Singhal A (2012) Motor imagery and higher-level cognition: four hurdles before research can sprint forward. *Cogn Process* 13:211–229. doi:10.1007/s10339-012-0438-z
- Malouin F, Richards CL (2010) Mental practice for relearning locomotor skills. *Phys Ther* 90:240–251. doi:10.2522/ptj.20090029
- Malouin F, Jackson PL, Richards CL (2013) Towards the integration of mental practice in rehabilitation programs. A critical review. *Front Hum Neurosci* 7:576. doi:10.3389/fnhum.2013.00576
- McAvinue L, Robertson I (2008) Measuring motor imagery ability: a review. *Eur J Cogn Psychol* 20:232–251. doi:10.1080/09541440701394624
- McAvinue L, Robertson I (2009) An evaluation of a movement imagery training scheme. *Imagin Cognit Pers* 29:99–114
- Miall R, Wolpert D (1996) Forward models for physiological control. *Neural Netw* 9:1265–1279. doi:10.1016/S0893-6080(96)00035-4
- Mizuguchi N, Umehara I, Nakata H, Kanosue K (2013) Modulation of corticospinal excitability dependent upon imagined force level. *Exp Brain Res* 230:243–249. doi:10.1007/s00221-013-3649-3
- Papaxanthis C, Paizis C, White O et al (2012) The relation between geometry and time in mental actions. *PLoS One*. doi:10.1371/journal.pone.0051191
- Ranganathan VK, Siemionov V, Liu JZ et al (2004) From mental power to muscle power—gaining strength by using the mind. *Neuropsychologia* 42:944–956. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2003.11.018

- Robin N, Dominique L, Toussaint L et al (2007) Effects of motor imagery training on service return accuracy in tennis: the role of imagery ability. *Int J Sport Exerc Psychol* 5:175–186. doi:10.1080/01612197X.2007.9671818
- Rodgers W, Hall C, Buckolz E (1991) The effect of an imagery training program on imagery ability, imagery use, and figure skating performance. *J Appl Sport Psychol* 3:109–125. doi:10.1080/10413209108406438
- Rossini PM, Rossi S, Pasqualetti P, Tecchio F (1999) Corticospinal excitability modulation to hand muscles during movement imagery. *Cereb Cortex* 9:161–167. doi:10.1093/cercor/9.2.161
- Rozand V, Lebon F, Papaxanthis C, Lepers R (2015) Effect of mental fatigue on speed-accuracy trade-off. *Neuroscience* 297:219–230. doi:10.1016/j.neuroscience.2015.03.066
- Rozand V, Lebon F, Stapley PJ et al (2016) A prolonged motor imagery session alter imagined and actual movement durations: potential implications for neurorehabilitation. *Behav Brain Res* 297:67–75. doi:10.1016/j.bbr.2015.09.036
- Shadmehr R, Mussa-Ivaldi F (1994) Adaptive representation of dynamics during learning of a motor task. *J Neurosci* 14:3208–3224
- Shadmehr R, Smith MA, Krakauer JW (2010) Error correction, sensory prediction, and adaptation in motor control. *Annu Rev Neurosci* 33:89–108. doi:10.1146/annurev-neuro-060909-153135
- Vergeer I, Roberts J (2006a) Movement and stretching imagery during flexibility training. *J Sports Sci* 24:197–208. doi:10.1080/02640410500131811
- Vergeer I, Roberts J (2006b) Movement and stretching imagery during flexibility training. *J Sports Sci* 24:197–208. doi:10.1080/02640410500131811
- Wakefield C, Smith D (2012) Perfecting practice: applying the PET-TLEP model of motor imagery. *J Sport Psychol Action* 3:1–11
- Watt AP, Spittle M, Morris T (2002) Evidence related to the evaluation of measures of sport imagery. *J Sci Med Sport* 5:29
- Williams SE, Cooley SJ, Cumming J (2013) Layered stimulus response training improves motor imagery ability and movement execution. *J Sport Exerc Psychol* 35:60–71. doi:10.1123/jsep.35.1.60
- Wolpert DM, Flanagan JR (2001) Motor prediction. *Curr Biol* 11:R729–R732. doi:10.1016/S0960-9822(01)00432-8
- Wolpert D, Diedrichsen J, Flanagan JR (2011) Principles of sensorimotor learning. *Nat Rev* 12:739. doi:10.1038/nrn3112
- Yáguiez L, Nagel D, Hoffman H, Canavan A (1998) A mental route to motor learning: improving trajectorial kinematics through imagery training. *Behav Brain* 90:95–106. doi:10.1016/S0166-4328(97)00087-9
- Yahagi S, Kasai T (1999) Motor evoked potentials induced by motor imagery reveal a functional asymmetry of cortical motor control in left- and right-handed human subjects. *Neurosci Lett* 276:185–188. doi:10.1016/S0304-3940(99)00823-X
- Yue G, Cole KJ (1992) Strength increases from the motor program: comparison of training with maximal voluntary and imagined muscle contractions. *J Neurophysiol* 67:1114–1123



« Le miracle n'est pas que j'ai terminé. Le miracle est que j'ai eu le courage de commencer. »

- John Bingham -

Dans la littérature, de nombreuses recherches dans le domaine du contrôle moteur, des sciences du sport ou encore de la rééducation se sont intéressées à l'apprentissage moteur consécutif à un entraînement mental. Cependant, plusieurs mécanismes, qu'ils soient comportementaux ou neurophysiologiques, demeurent encore aujourd'hui peu étudiés. Dans notre première étude, nous avons montré qu'il était impossible de prédire la future amélioration de la performance suite à un entraînement mental aigu, sur une tâche de vitesse-précision, par la simple évaluation subjective des capacités d'imagerie chez une population jeune. Il apparaît cependant essentiel de produire des images claires et précises tout au long de l'entraînement pour obtenir de meilleures performances *in fine*. De plus, par l'analyse fine de la performance, nos résultats ont montré, dans notre seconde étude, les véritables effets des répétitions imaginées sur la mémorisation des habiletés motrices. L'entraînement mental est également apparu efficace pour compenser le déficit de mémoire motrice rapidement observable dans la population âgée. Enfin, une troisième étude a révélé que les répétitions d'un mouvement imaginé pouvaient modifier, de façon transitoire, le codage des réseaux neuronaux impliqués dans le processus de mémoire motrice.

Mots clefs : Imagerie motrice, entraînement mental, apprentissage moteur, capacité d'imagerie, mémoire motrice, plasticité cérébrale

For many years, research in motor control, sport science and rehabilitation focused on the performance improvement following mental practice. However, some mechanisms, behavioral and neurophysiological, remain insufficiently understood. In our first study, we demonstrated the impossibility to predict the future performance improvement following imagined repetitions of a speed accuracy trade-off task, with a subjective evaluation of imagery ability of young healthy individuals. However, it is essential to produce clear and vivid mental simulations throughout the training to obtain a better performance improvement. Besides, by a further analysis of performance, the results of our second study have shown the real impact of mental training on the memorization of motor skills. Motor imagery training also appeared to be effective to compensate the motor memory deficit observed in the elderly. Finally, a third study revealed that the repetitions of imagined movements could modify, temporarily, the coding of neural networks involved in the motor memory process.

Keywords: Motor imagery, mental training, motor learning, imagery capacity, motor memory, cerebral plasticity
