

**THESE DE DOCTORAT DE L'ETABLISSEMENT UNIVERSITE BOURGOGNE FRANCHE-COMTE
PREPAREE AU LABORATOIRE COGNITION, ACTION ET PLASTICITE SENSORIMOTRICE – INSERM UMR1093**

Ecole doctorale n°554
ENVIRONNEMENTS - SANTE

Doctorat en sciences et techniques des activités physiques et sportives

Par

Monsieur Rannaud Monany Dylan

Comprendre et optimiser les stratégies mentales au cours de l'apprentissage moteur

Thèse présentée et soutenue à Dijon, le 28 Juin 2022

Composition du Jury :

Mme Assaiante Christine
M Nougier Vincent
Mme Raffin Estelle
M Dominey Peter
M Lebon Florent
M Papaxanthis Charalambos

DR à l'Université d'Aix-Marseille
Pr. à l'Université Grenoble-Alpes
MCU à l'Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne
DR à l'Université Bourgogne Franche-Comté
MCU à l'Université Bourgogne Franche-Comté
Pr. à l'Université Bourgogne Franche-Comté

Rapporteure
Rapporteur
Examinatrice
Examineur et Président
Directeur de thèse
Codirecteur de thèse

Remerciements

J'adresse naturellement mes premiers remerciements à mes directeurs de thèse, Florent Lebon et Charalambos Papaxanthis. Merci à vous de m'avoir accueilli au sein de cette structure et de cette discipline, toutes deux alors nouvelles pour moi. Merci de m'avoir accordé votre confiance et de m'avoir donné l'opportunité d'apprendre à vos côtés durant ces dernières années. Je vous en suis sincèrement reconnaissant et, bien que je ne fasse pas le choix de l'académie, ce fut un privilège de pouvoir travailler sous votre supervision.

Je tiens à remercier très chaleureusement et respectueusement les membres du jury, Christine Assaiante, Vincent Nougier, Estelle Raffin et Peter Dominey pour le temps qu'ils ont accepté de consacrer à l'expertise et à la critique de ce travail.

Merci à Marie Barbiero et Olivier White, pour m'avoir offert une opportunité tout simplement extraordinaire ; si l'on m'avait dit, il y a quelques années, qu'un jour je ferais des loopings en combinaison bleue dans un avion du CNES, j'aurais certainement haussé un sourcil, voire trois. Ce fut un grand plaisir de travailler, mais surtout de partager ces quelques moments d'apesanteur avec vous ! Merci également à Gunnar Blohm, Jan Babič et Daichi Nozaki pour leur contribution au travail qui a découlé de cette fabuleuse expérience.

Merci également à Célia Ruffino et Cecilia Neige, pour m'avoir aidé à m'intégrer, pour m'avoir formé et pour m'avoir également permis de travailler et d'apprendre à vos côtés. Merci Jérémie Gaveau pour nos échanges, pour ta bienveillance et ton humilité, et pour l'opportunité d'avoir également collaborer avec toi sur l'un des travaux de cette thèse. Merci William pour ces moments d'expérience, de fous rires, et pour tes incontestables et démesurés talents de recruteur ! Merci aussi Clémence pour nos moments de délires salvateurs, ainsi que pour ton soutien.

J'adresse également mes remerciements aux autres personnes avec lesquelles j'ai eu l'opportunité de travailler ; merci à Aymeric Guillot, Pauline Hilt, Winston Byblow et Cathy Stinear pour ces collaborations.

J'aimerais également remercier Cyril Syrandré et Yves Ballay pour leur aide dans le développement de certains éléments des protocoles expérimentaux, sans lesquels ces derniers n'auraient pu être réalisés. De même, je remercie toutes les personnes qui, sous couvert d'anonymat, ont gracieusement accepté de participer aux différentes études constitutives de ce travail.

Enfin, j'adresse mes remerciements à Alexandra Elbakyan, sans qui la bibliographie associée à ce manuscrit aurait été bien plus maigre.

A ma famille,

Je suis convaincu d'être moniste la plupart du temps, mais ma part dualiste me pousse à espérer que tu pourras être fier de moi, papa. Tu m'as vu toucher le fond tant de fois, mais tu n'as jamais cessé de croire que j'étais capable de faire autre chose que de cultiver mon autodestruction. Cette thèse est pour toi. Si un autre "quelque part" existe, je garde espoir d'avoir pu te rendre fier de moi. Merci à toi maman, merci pour ton amour, pour avoir été derrière moi, pour m'avoir aidé dans les moments difficiles de ces neuf dernières années et pour tes *nombreuses* relectures sur ce manuscrit. Merci à mes frères et à mon parrain, Shami, Kevin et Jérôme ; merci d'être exactement tels que vous êtes.

Je dédie également cette thèse à mon grand-père, Marc, parti ce 17 Avril. Il était temps pour toi de retrouver ton fils. Repose en paix auprès de lui. Un jour qui sait, peut-être que nous nous retrouverons pour une partie d'échecs.

A Aurore,

En plus de m'avoir aimé, de m'avoir sauvé, tu m'as supporté durant ces presque quatre années, durant lesquelles je suis bien conscient d'avoir été... *légèrement* à cran. Tu as su trouver les mots, et les actes, pour me redonner le sourire et le courage nécessaire pour conclure cette étape de ma vie. Ce travail t'appartient aussi, même si je sais que tu mourrais certainement d'ennui en le lisant ! En trois mots comme en cent ; merci, pour tout.

A Psyko

Créer, non posséder ; œuvrer, non retenir ; accroître, non dominer.

Lao Tseu

Cette activité doctorale a fait l'objet des publications suivantes :
(# : co-premier auteur)

. Travaux expérimentaux présentés et associés à la thèse :

- Neige, C., **Rannaud Monany, D.**, Stinear, C.M., Byblow, W.D., Papaxanthis, C. & Lebon, F. (2020). Unravelling the Modulation of Intracortical Inhibition During Motor Imagery: An Adaptive Threshold-Hunting Study. *Neuroscience*, 434: 102-110.

doi: [10.1016/j.neuroscience.2020.03.038](https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2020.03.038)

- **Rannaud Monany, D.**, Lebon, F., Dupont, W. & Papaxanthis, C (2022). Mental practice modulates functional connectivity between the cerebellum and the primary motor cortex. *iScience*, 25(6), 104397.

doi: [10.1016/j.isci.2022.104397](https://doi.org/10.1016/j.isci.2022.104397)

- Ruffino, C. #, **Rannaud Monany, D.** #, Gaveau, J., Hilt, P.M., Papaxanthis, C. & Lebon, F. (2022). Smoothness discriminates motor performance improvement following mental and physical practices of arm-reaching movements. *Neuroscience*, 483: 24-31.

doi: [10.1016/j.neuroscience.2021.12.022](https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2021.12.022)

- **Rannaud Monany, D.**, Papaxanthis, C. & Lebon, F. (à soumettre). Effects of aerobic exercise on motor acquisition and consolidation following mental practice.

. Revue narrative associée au travail de thèse :

- **Rannaud Monany, D.**, Papaxanthis, C., Guillot, A. & Lebon, F. (2022). Motor Imagery and Action Observation following Immobilization-Induced Hypoactivity: A narrative review. *Annals of Physical and Rehabilitation Medicine*, 65(4): 101541.

doi: [10.1016/j.rehab.2021.101541](https://doi.org/10.1016/j.rehab.2021.101541)

. Publications annexes à la thèse :

- Neige, C. #, **Rannaud Monany, D.** # & Lebon, F. (2021). Exploring cortico-cortical interactions during action preparation using by means of dual-coil transcranial magnetic stimulation: A systematic review. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 128: 678-692.

doi: [10.1016/j.neubiorev.2021.07.018](https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2021.07.018)

- **Rannaud Monany, D.**, Barbiero, M., Lebon, F., Babič, J., Blohm, G., Nozaki, D. & White, O. (2022). Motor imagery helps updating internal models during exposure to microgravity. *Journal of Neurophysiology*, 127: 434-443.

doi: [10.1152/jn.00214.2021](https://doi.org/10.1152/jn.00214.2021)

. Article de conférence associé au travail de thèse :

- **Rannaud Monany, D.**, Lebon, F. & Papaxanthis, C. (2022). Impact de l'imagerie motrice contre l'hypoactivité. *48ème Entretiens de Médecine Physique et de Réadaptation, Montpellier, France.*

Ce travail a fait l'objet des communications orales suivantes :

Associées à la thèse :

- Neige, C., **Rannaud Monany, D.**, Papaxanthis, C. & Lebon, F. (2019). Unravelling the modulation of intracortical inhibition during motor imagery: An adaptive threshold-hunting study. *18ème Congrès International de l'ACAPS, Paris, France.*
- **Rannaud Monany, D.**, Ruffino, C., Papaxanthis, C., Gaveau, J. & Lebon, F. (2021). Movement smoothness discriminates motor performance improvement following mental and physical practices of arm-reaching movements. *19ème Congrès International de l'ACAPS, Montpellier, France.*
- Papaxanthis, C., Lebon, F. & **Rannaud Monany, D.** (2022). Place de l'imagerie motrice contre l'hypoactivité. *50èmes Entretiens de Médecine Physique et de Réadaptation, Montpellier, France.*

Annexes à la thèse :

- **Rannaud Monany, D.**, Barbiero, M., Lebon, F., Babič, J., Blohm, G., Nozaki, D. & White, O. (2019). Better live your dreams than dream your life: impact of microgravity on internal models. *Forum des Jeunes Chercheurs, Dijon, France.*
- **Rannaud Monany, D.**, Barbiero, M., Lebon, F., Babič, J., Blohm, G., Nozaki, D. & White, O. (2020). Better live your dreams than dream your life: impact of microgravity on internal models. *FENS 2020 Virtual Forum.*

Ce travail a fait l'objet de l'atelier de vulgarisation scientifique suivant :

- **Rannaud Monany, D.** (2020). Comment améliorer l'apprentissage d'un mouvement ? *Expérimentarium, Dijon, France.*

Résumé

Comprendre et optimiser les stratégies mentales au cours de l'apprentissage moteur

L'apprentissage moteur par imagerie motrice, aussi appelé pratique mentale, permet d'améliorer les performances motrices. Des interrogations demeurent cependant quant aux mécanismes impliqués dans la pratique mentale, aux niveaux neurophysiologique et comportemental. Dans une première étude, nous montrons une augmentation de l'inhibition intracorticale à courte latence durant l'imagerie motrice, supportant l'hypothèse selon laquelle l'imagerie motrice induirait la génération d'une commande motrice inhibée. Dans une seconde étude, nous montrons des modulations de la connectivité fonctionnelle entre le cervelet et le cortex moteur primaire suite à une session de pratique mentale, corroborant au niveau neurophysiologique l'hypothèse de l'implication et de la mise à jour des modèles internes suite à cette pratique. Dans une troisième étude, nous montrons des gains de performances spécifiques aux pratiques physique et mentale au regard de la fluidité du mouvement, et proposons l'absence de réafférences sensorielles pendant la pratique mentale comme une cause possible de cette distinction. Dans une quatrième et dernière étude, nous nous sommes intéressés aux effets d'un exercice de type aérobie sur l'acquisition et la consolidation motrices induite par pratique mentale. Les résultats indiquent un effet positif de l'exercice aérobie sur la consolidation motrice, suggérant donc que l'exercice aérobie permettrait d'optimiser les protocoles de pratique mentale.

Abstract

Understand and optimize mental strategies during motor learning

Motor imagery-based motor learning, also known as mental practice, can improve motor performance. However, questions remain concerning the mechanisms involved in mental practice, at the neurophysiological and behavioral levels. In a first study, we show an increase of short-interval intracortical inhibition during motor imagery, supporting the hypothesis that motor imagery induces the generation of an inhibited motor command. In a second study, we show modulations in functional connectivity between the cerebellum and the primary motor cortex following a mental practice session, corroborating at the neurophysiological level the hypothesis of the involvement and updating of internal models after practice. In a third study, we show specific motor gains between physical and mental practices with regards to movement smoothness, and suggest the absence of sensory feedback during mental practice as a possible cause of such distinction. In a fourth and final study, we investigated the effects of aerobic exercise on motor acquisition and consolidation induced by mental practice. The results show a positive effect of exercise on motor consolidation, suggesting that aerobic exercise could optimize mental practice protocols.

SOMMAIRE

Sommaire	1
Table des illustrations	3
Table des abréviations	8
Introduction générale	10
CADRE THEORIQUE.....	13
Chapitre 1 : L'imagerie motrice	14
1. Contexte et définition	15
2. Résultats comportementaux.....	16
3. Données neurophysiologiques	18
3.1. Neuroimagerie.....	18
3.2. Neuromodulation	21
3.2.1. Aparté méthodologique : la stimulation magnétique transcrânienne	21
3.2.1.1. La stimulation simple	21
3.2.1.2. Autres protocoles SMT	24
3.2.1.3. L'apport du threshold tracking.....	26
3.2.2. Durant l'imagerie motrice.....	27
3.2.3. L'imagerie motrice : une commande motrice inhibée.....	29
Chapitre 2 : Imagerie motrice et apprentissage moteur	32
1. L'usage de l'imagerie motrice dans l'apprentissage moteur	33
2. Adaptations neuronales induites par l'apprentissage	34
3. Apprentissage moteur : Différentes phases	35
3.1. Acquisition motrice : emphase sur les modèles internes	37
3.1.1. Le contrôleur	39
3.1.2. Le modèle interne prédictif.....	40
3.1.3. Modèle interne et apprentissage.....	42
3.1.4. Corrélats neurophysiologiques.....	43
3.2. Imagerie motrice et modèles internes.....	46
3.2.1. Implication des modèles internes durant l'imagerie motrice.....	46
3.2.2. Modèles internes et pratique mentale	47
3.2.2.1. Corroboration neurophysiologique.....	48
3.2.2.2. La réafférence sensorielle	50
3.3. Consolidation motrice	52
4. Optimiser l'usage de l'imagerie motrice dans l'apprentissage moteur	57
4.1. Couplage avec d'autres méthodes.....	57
4.2. Le cas de l'exercice aérobie.....	57
PROBLEMATIQUE GENERALE	60
CONTRIBUTION EXPERIMENTALE	63

Etude 1 : Unravelling the Modulation of Intracortical Inhibition During Motor Imagery: An Adaptive Threshold-Hunting Study	64
Etude 2 : Mental practice modulates functional connectivity between the cerebellum and the primary motor cortex	82
Etude 3 : Smoothness discriminates motor performance improvement following mental and physical practices of arm-reaching movements	100
Etude 4 : Effects of aerobic exercise on motor acquisition and consolidation following mental practice	116
DISCUSSION GENERALE	131
Conclusion	143
BIBLIOGRAPHIE	144
ANNEXES	167
<i>Annexe 1</i> : Exploring cortico-cortical interactions during action preparation using by means of dual-coil transcranial magnetic stimulation: A systematic review	168
<i>Annexe 2</i> : Motor imagery helps updating internal models during exposure to microgravity	169
<i>Annexe 3</i> : Motor Imagery and Action Observation following Immobilization-Induced Hypoactivity : A narrative review	170

TABLE DES ILLUSTRATIONS

Figure 1. Activations corticales lors de l'imagerie motrice de mouvements des membres supérieurs (A, en rouge) et inférieurs (A, en vert), obtenues en imagerie à résonance magnétique fonctionnelle. Tirée de Héту et al. (2013). Conformément à ce qui est observé lors de l'exécution de mouvements réels, l'imagination d'un mouvement réalisé avec le membre supérieur (e.g., pointer) tendra à solliciter les régions latérales du cortex moteur primaires, tandis que l'imagination d'un mouvement impliquant le membre inférieur (e.g., marcher) sollicitera davantage les régions apicales19

Figure 2. Illustration schématique de la stimulation magnétique transcrânienne (SMT). Adaptée de Klomjai et al. (2015). Appliquée au niveau du cortex moteur primaire, la SMT va induire une activation trans-synaptique des neurones pyramidaux. Le signal émis traversera alors le tractus corticospinal et atteindra le muscle contralatéral ciblé via la moelle épinière et les nerfs. L'amplitude pic-à-pic du potentiel évoqué moteur, recueillie par enregistrement électromyographique, renseignera alors sur l'excitabilité de la voie corticospinale.22

Figure 3. Exemple de courbe de recrutement obtenu via la stimulation magnétique transcrânienne, basée sur les travaux de Pellegrini et al. (2018). Nous retrouvons ici l'amplitude des potentiels évoqués moteur (PEM) en fonction de l'intensité des stimulations administrées. Cette courbe de recrutement permet d'accéder à différentes informations et notamment d'évaluer l'atteinte du plateau (en rouge) ainsi que la pente de la courbe (en bleu). rMT : Seuil moteur de repos ; mV : millivolt.....23

Figure 4. Amplitude des potentiels moteurs évoqués en fonction de l'intensité de la stimulation conditionnante, calculée en pourcentage du seuil moteur de repos (rMT). Adaptée de Kossev et al. (2003). Nous retrouvons ici la « forme en U » classiquement observée pour les mesures SICI. La SICI augmente parallèlement à l'augmentation de l'intensité de la stimulation conditionnante à partir de 50 % du rMT, atteignant son maximum pour des intensités d'environ 70% de ce seuil. Une diminution graduelle de la SICI peut être observée pour des intensités de stimulation supérieures, ce qui témoignerait d'une "contamination" des mesures SICI par le recrutement d'interneurones excitateurs (Wagle-Shukla et al., 2009). PEM : potentiel évoqué moteur ; SICI : Inhibition intracorticale à courte latence ; * : diminution significative de l'amplitude du PEM.....25

Figure 5. Illustration du paradigme de stimulation magnétique transcrânienne à double bobine. Le stimulus conditionnant (SC) est appliqué avant le stimulus test (ST), le plus souvent au niveau d'aires localisées sur l'hémisphère opposé au stimulus test (ici, le cervelet). La comparaison des amplitudes des potentiels évoqués moteurs dépendamment de la présence ou de l'absence de SC (en noir) permet de déterminer l'influence inhibitrice (en vert) ou excitatrice (en rouge) de la région ciblée sur M1 au regard de différentes tâches (e.g., repos, préparation motrice, contraction musculaire, imagerie motrice).....26

Figure 6. Illustration schématique de la méthode de chasse au seuil. L'objectif est ici de déterminer l'intensité de stimulation nécessaire (sur la gauche) à l'obtention de l'amplitude pic-à-pic cible (désignée par les traits oranges horizontaux sur la droite). Comparativement à une condition de référence (e.g., simple stimulation au repos), la nécessité de stimuler à plus ou moins haute intensité lors d'une condition de test témoignera de l'influence inhibitrice ou facilitatrice de cette condition sur l'excitabilité corticospinale. PEM : potentiel évoqué moteur.....27

Figure 7. Amplitudes des potentiels évoqués moteurs recueillis par enregistrement

électromyographique au repos (en bleu) et en imagerie (en rouge). Lorsque comparée à une condition de repos, l'augmentation de l'amplitude de la réponse recueillie lors de l'imagerie motrice témoigne d'une facilitation de l'excitabilité corticospinale.....28

Figure 8. Illustration représentant l'amélioration de la performance motrice au regard de l'acquisition (en bleu) et de la consolidation motrice (en rouge). Lors de l'acquisition, une amélioration rapide de la performance peut être observée au fil des essais (représentés par les cercles noirs), suivi d'une stabilisation. Un maintien du niveau de performance motrice atteint lors de la session de pratique physique peut être observé lors des sessions suivantes, témoignant alors d'une consolidation motrice.....36

Figure 9. Contribution relative des différentes stratégies d'apprentissage au cours de l'acquisition motrice. Adapté de Spampinato et al., (2021). Selon ces auteurs, la phase précoce de l'acquisition motrice reposerait principalement sur l'apprentissage basé sur l'erreur, tandis que les phases plus tardives impliquent davantage l'apprentissage par renforcement.....37

Figure 10. Illustration simplifiée représentant les modèles internes. En fonction du mouvement désiré et des conditions initiales du système, le contrôleur va programmer une commande motrice. Alors que la commande motrice sera transmise à l'effecteur, une copie de cette commande, appelée copie d'efférence, sera transmise aux modèles internes prédictifs. Sur la base de cette copie et des conditions initiales, le modèle interne prédictif génère une prédiction sur les conséquences sensorielles et dynamiques associées au mouvement. Cette prédiction sera comparée aux conséquences désirées du mouvement, mais surtout aux conséquences réelles de l'action via l'intégration des réafférences sensorielles. L'écart entre ces différents signaux, informant sur l'erreur, serait renvoyé du comparateur au contrôleur, permettant d'ajuster la commande motrice.....38

Figure 11. Paradigmes et illustration des résultats obtenus dans l'étude de Shadmehr et Mussa-Ivaldi (1994). **A.** Participant tenant le manipulandum. **B.** Trajectoires typiques de la main sans perturbation. **C.** Directions des perturbations exercées sur la main. **D.** Trajectoires de la main lors des premiers essais où la perturbation est appliquée. **E.** Trajectoires de la main lors des derniers essais où la perturbation est appliquée. **F.** Trajectoires de la main après retrait de la perturbation.....40

Figure 12. Illustration du paradigme et des résultats principaux obtenus dans l'étude de Shergill et collaborateurs (2003). Après l'application d'une force brève au niveau de la main du participant, ce dernier avait pour tâche de reproduire la force exercée selon deux conditions distinctes. Dans la première condition (représentée en haut), le participant devait exercer la pression directement sur le capteur de force avec son index. Dans la seconde (représentée en bas), le participant manipulait un joystick permettant de modifier la force exercée, évitant alors l'implication des boucles prédictives (Blackemore et al., 1998). Les résultats de la première condition (représentés en noir) montrent que les participants exercent une force nettement supérieure à celle leur ayant été présentée, témoignant de l'atténuation somatosensorielle induite par le processus de prédiction.....42

Figure 13. Organisation de la communication cérébello-corticale sous-tendant la mise à jour des modèles internes, basée sur les travaux d'Ishikawa et al. (2016). Des informations relatives aux conséquences désirées du mouvement (flèche orange) parviendrait à l'olive inférieure (OI) par l'intermédiaire du noyau rouge parvocellulaire (RNp). Cet influx, ainsi que celui associé aux réafférences sensorielles (REA), génèreraient des entrées excitatrices (respectivement

désignées par les flèches rouges pleine et pointillée) dans l'OI. En parallèle, la copie efférente (flèche verte) parviendrait aux noyaux cérébelleux profonds (NCP). Les NCP produisent alors une prédiction sur les conséquences du mouvement sur la base de cette copie et des conditions initiales (CI, flèche jaune), générant des entrées inhibitrices (flèche bleue) sur l'OI. Fonctionnant comme un comparateur, l'OI intégrerait ces entrées inhibitrices et excitatrices et induirait des adaptations neuronales *t*DLT au niveau des CP (flèche noire). L'influx inhibiteur (flèche rose) des CP vers les NCP, contenant le noyau dentelé, serait transitoirement réduit, participant à une levée d'inhibition du cervelet sur M1 (flèches violettes) via une action sur le thalamus (Th)..... 44

Figure 14. Illustration représentant l'implication des modèles internes pendant l'imagerie motrice. Pendant l'imagination d'un mouvement, une copie efférente serait transmise aux modèles prédictifs. La différence entre la prédiction (flèche bleue) et les conséquences désirées (flèche rouge) serait ici intégrée par le comparateur et servirait de signal d'erreur interne. Ce signal serait réinjecté en entrée du contrôleur, conduisant à une forme d'apprentissage « auto-supervisé », permettant à terme un ajustement de la commande motrice malgré l'absence de réafférence sensorielle.48

Figure 15. Illustration de l'hypothèse faite quant à l'implication du cervelet dans la pratique mentale et la mise à jour des modèles internes. Si la pratique mentale induit une mise à jour des modèles internes, alors celle-ci devrait induire des adaptations fonctionnelles au niveau des voies reliant le cervelet et M1, menant à une diminution de l'inhibition exercée par le cervelet sur M1. Cela suppose également que les informations internes transmises au comparateur (i.e., en l'absence d'entrées liées aux réafférences sensorielles) suffisent à induire de telles adaptations. CI : Conditions initiales ; CP : Cellules de Purkinje ; M1 : Cortex moteur primaire ; NCP : Noyaux cérébelleux profonds ; OI : Olive inférieure ; REA ; réafférence sensorielle ; RNp : Noyau rouge parvocellulaire ; Th : Thalamus..... 49

Figure 16. Illustration représentant des profils de vitesse associés à un mouvement fluide (en rouge) ou à un mouvement plus erratique (en noir) lors d'une tâche d'atteinte de cible. Un mouvement parfaitement fluide et précis comporte une phase d'accélération et de décélération permettant l'atteinte de la cible sans dépassement. En cas d'imprécision, des mouvements correctifs sont nécessaires pour atteindre la cible, reflétés par l'apparition de pics de vitesse supplémentaires (encadré noir en pointillé).....51

Figure 17. Adaptée de Pascual Leone et al. (1995). Réorganisation corticale induite par un protocole d'apprentissage moteur de séquences motrices manuelles par pratique physique (en haut), mentale (au milieu) et en l'absence de pratique (en bas). Les cartographies corticales ci-dessus ont été obtenues via la stimulation magnétique transcrânienne. L'accroissement des zones corticales susceptibles d'évoquer la réponse électromyographique attendue suite aux pratiques physique et mentale témoignerait ici d'adaptations neuronales communes à ces deux formes de pratique.....55

Figure 18. Illustration présentant de manière simplifiée la contribution relative des différentes régions cérébrales au cours de l'acquisition et de la consolidation motrices, telle qu'abordée dans ce chapitre. Les phases précoces de l'acquisition motrice sont marquées par une implication du cervelet, fortement impliqué dans l'apprentissage par erreur et la mise à jour des modèles internes via une plasticité de type dépression à long-terme. Il est proposé que les stades plus tardifs de l'acquisition, ainsi que la consolidation motrice, fassent intervenir des mécanismes de plasticité de type potentialisation à long-terme au niveau du cortex moteur

primaire (M1), de même que des interactions fonctionnelles entre M1, le striatum et l'hippocampe.....56

Figure 19. Illustration de l'hypothèse faite quant à l'implication et à la mise à jour des modèles internes lors de la pratique mentale. Le rectangle noir en pointillé marque la différence entre pratiques physique (où sont intégrées les conséquences réelles de l'action) et mentale. Lors de la pratique mentale, la comparaison des signaux internes par l'olive inférieure résulterait en une plasticité de type dépression à long-terme (*t*DLT) au niveau des projections issues des cellules de Purkinje, diminuant leur influence inhibitrice sur les noyaux cérébelleux profonds, ce qui augmenterait l'influence facilitatrice de ces derniers sur M1 (flèches vertes pointillées). M1 : Cortex moteur primaire.....135

Figure 20. Illustration de l'interprétation proposée des résultats au regard des paramètres de vitesse maximale et du nombre de pics de vitesse. Deux phases distinctes sont proposées, à savoir la phase initiale du mouvement, dépendante des boucles prédictives et la phase d'atteinte, où les réafférences sensorielles liées au mouvement joueraient un rôle important dans la correction de ce dernier. Le groupe contrôle, représenté en noir, demeure lent dans son approche et imprécis dans son atteinte. Le groupe pratique mentale, en bleu, se rapprocherait rapidement de la cible mais demeurerait relativement imprécis dans son atteinte. Le groupe pratique physique, en rouge, se rapprocherait rapidement de la cible et serait plus fluide dans son atteinte.....139

Figure 21. Illustration de l'hypothèse faite quant à la relation entre exercice aérobic, SICI et adaptations neuronales pendant les pratiques physique (à gauche) et mentale (à droite). La réalisation d'une session d'exercice aérobic avant la pratique physique permet une diminution de la SICI, facilitant la plasticité de type potentialisation à long-terme au niveau du cortex moteur primaire (M1). Pour la pratique mentale, nous spéculons quant au fait que l'augmentation de la SICI lors de l'imagerie motrice ait diminué les effets facilitateurs de l'exercice sur ces adaptations. SICI : Inhibition intracorticale à courte latence..... 141

TABLE DES ABRÉVIATIONS

BDNF : Facteur neurotrophique dérivé du cerveau
CI : Conditions initiales
CP : Cellules de Purkinje
EMG : Electromyographie
GABA : Acide gamma-aminobutyrique
M1 : Cortex moteur primaire
mV : millivolt
NCP : Noyaux cérébelleux profonds
OI : Olive inférieure
PEM : Potentiel évoqué moteur
rMT : Seuil moteur de repos
REA : Réafférence sensorielle
RNp : Noyau rouge parvocellulaire
SC : Stimulus conditionnant
SICI : Inhibition intracorticale à courte latence
SMT : Stimulation magnétique transcrânienne
ST : Stimulus test
***t*DLT** : Plasticité de *type* dépression à long terme
Th : Thalamus
***t*PLT** : Plasticité de *type* potentialisation à long terme

INTRODUCTION GENERALE

L'apprentissage moteur est un terme général regroupant une importante diversité de phénomènes et de mécanismes comportementaux et neurophysiologiques, en faisant intrinsèquement un objet d'étude pluridisciplinaire et multi-échelle. Nous pourrions cependant tenter de le définir comme un ensemble de processus qui, par le biais de l'entraînement ou de l'expérience, mène à l'acquisition et à la rétention d'une habileté motrice, conduisant à une amélioration durable de la performance (Schmidt et Lee, 1999). Il apparaît assez clairement qu'une compréhension approfondie des processus sous-tendant l'apprentissage moteur revêt une importance sur les plans fondamental et appliqué. En effet, comprendre l'apprentissage moteur ouvre des perspectives quant à son optimisation, dans le cadre des performances sportives mais également de la réhabilitation motrice fonctionnelle. Parmi les manières permettant d'apprendre et d'optimiser le mouvement, la meilleure demeure la pratique réelle basée sur la répétition du geste à apprendre, aussi appelée pratique physique. Celle-ci permet en effet une intégration optimale des réafférences sensorielles et participe au développement des représentations internes des actions que nous apprenons, via un ensemble d'adaptations neuronales affectant l'ensemble du système sensorimoteur.

Bien que la pratique physique soit la meilleure manière d'apprendre, des pratiques alternatives existent, permettant d'améliorer la performance motrice et ce, même sans exécution physique du mouvement (e.g., observation d'action, stimulation cérébrale, imagination du mouvement). Parmi celles-ci, nous nous focaliserons sur l'imagerie motrice, correspondant à la simulation mentale volontaire du mouvement sans la réalisation de ce mouvement. Il a été proposé que l'imagerie motrice induise la création d'une commande motrice, inhibée au niveaux cortical et spinal, mais malgré tout susceptible de moduler l'excitabilité corticospinale. Cette assertion est corroborée sur les plans comportemental, anatomique et fonctionnel. En outre, un certain nombre d'études a permis de montrer que l'apprentissage moteur basé sur l'imagination du mouvement permettait d'améliorer la performance motrice. Pour cette raison, l'imagerie motrice est actuellement utilisée pour améliorer les performances motrices, mais aussi pour aider au réapprentissage moteur lorsque la possibilité de réaliser physiquement le mouvement est compromise, par exemple dans le cadre d'immobilisations. De manière comparable (non identique) à ce qui est observé pour la pratique physique, l'apprentissage moteur par imagerie motrice, aussi appelé pratique mentale, a été associé à des adaptations neuronales au niveau du système sensorimoteur.

Bien que nous disposions actuellement d'informations riches sur la pratique mentale, de nombreuses interrogations restent en suspens. Le travail de cette thèse a pour objectif de contribuer à développer les connaissances dont nous disposons sur l'imagerie motrice et la pratique mentale, sur les versants neurophysiologique et comportemental. La première partie de ce travail aura pour fonction de synthétiser le contexte théorique dans lequel s'axe ce travail doctoral. Nous reviendrons en premier lieu sur l'imagerie motrice et ses corrélats neurophysiologiques. Dans un second temps, nous aborderons l'utilisation de l'imagerie motrice lors de l'apprentissage moteur, en axant notamment la discussion sur la relation entre la pratique mentale et la mise à jour des modèles internes.

La seconde partie du document sera consacrée à la contribution expérimentale, dans laquelle seront détaillées les quatre études associées à ce travail de thèse. Dans la première étude, nous apportons des éléments de réponse quant à la modulation de l'inhibition intracorticale induite par l'imagerie motrice, suggérant l'existence d'un mécanisme d'inhibition de la commande motrice au niveau intracortical lors de l'imagination du mouvement. Dans la seconde étude, nous nous intéressons au rôle du cervelet dans la pratique mentale. Nous montrons des modulations de la connectivité fonctionnelle entre le cervelet et le cortex moteur primaire suite à cette pratique, corroborant au niveau neurophysiologique l'hypothèse de la mise à jour des modèles internes suite à la pratique mentale. Dans une troisième étude, nous avons cherché à déterminer si les pratiques physique et mentale étaient susceptibles de mener à des gains de performances distincts au regard de plusieurs paramètres temporels, cinématiques, spatiaux et de fluidité lors d'une tâche d'atteinte de cibles. Nous montrons ici une distinction notable entre ces pratiques au regard de la fluidité du mouvement, et proposons l'absence de réafférence sensorielle durant la pratique mentale comme cause de cette distinction. Dans la quatrième étude, nous nous sommes intéressé aux effets de l'exercice aérobic sur l'acquisition et la consolidation motrice induite par pratique mentale. Les résultats suggèrent que l'exercice aérobic permette notamment de potentialiser la consolidation motrice, faisant de l'exercice aérobic un candidat prometteur au regard de l'optimisation des protocoles de pratique mentale.

La troisième et dernière partie de ce manuscrit sera dédiée à une discussion des résultats obtenus dans un cadre plus général.

CADRE THEORIQUE

Chapitre 1 : L'imagerie motrice

1. Contexte et définition

L'imagerie motrice peut être définie comme la simulation interne et consciente d'un mouvement ou d'une séquence de mouvements sans sortie motrice associée (Jeannerod, 1994). Autrement dit, l'imagerie motrice correspond à la capacité de simuler mentalement et explicitement une action réelle. La première définition de l'imagerie motrice nous vient de Ribot, définissant l'imagerie motrice de la manière suivante : « En termes psychologiques, c'est la reviviscence spontanée ou provoquée de sensations kinesthésiques simples ou complexes éprouvées antérieurement. En termes physiologiques, c'est l'excitation des zones corticales (quelles qu'elles soient) où aboutissent les sensations du mouvement. Ces images ne peuvent être que des mouvements qui commencent, mais restent internes, sans se réaliser en mouvement objectif » (Ribot, cité par Michotte et al., 1912).

Au regard du versant psychologique, cette définition désigne donc l'imagerie motrice comme une faculté de simulation consciente d'un mouvement, dont la qualité dépendra des souvenirs, ou mémoires motrices, dont nous disposons vis-à-vis de ce mouvement. Il découle de cela qu'il nous est difficile d'imaginer un mouvement peu familier (Paris-Alemany et al., 2019). Il convient par ailleurs de noter que deux modalités principales caractérisent l'imagerie motrice telle qu'appréhendée actuellement, à savoir l'imagerie motrice visuelle et l'imagerie motrice kinesthésique. La première fera davantage appel à une visualisation de l'événement, reposant sur une perspective à la première ou à la troisième personne tandis que la seconde, reposant sur une perspective à la première personne, nécessitera de se représenter les forces musculaires à mobiliser et les sensations générées lors de l'exécution du mouvement (Ruffino et al., 2017).

Si nous devons reformuler le versant physiologique de la définition proposée, celle-ci implique que l'imagerie motrice sollicite tout ou partie des aires corticales impliquées dans l'exécution du mouvement. Cette idée a depuis été reprise et approfondie par des auteurs tels que Decety et Jeannerod (Decety, 1996 ; Jeannerod et Decety, 1995 ; Jeannerod, 1995, 2001), proposant que l'imagerie motrice implique les processus de programmation et de génération motrice, mais sans exécution de l'action. Aussi, selon Jeannerod (2001), l'imagerie motrice prendrait part à un processus plus large lié à l'intention et à la préparation de l'action. Toujours selon cet auteur, la principale différence entre imagerie motrice et exécution de l'action tiendrait finalement dans l'inhibition, aux étages cortical et spinal, de la commande motrice lors de

l'imagerie motrice. Cela signifie qu'outre cette inhibition, imagerie motrice et exécution d'action seraient des processus équivalents, ou du moins fortement similaires. Considérer l'imagerie motrice et l'exécution de l'action comme dépendante des mêmes représentations motrices implique l'impossibilité de penser l'imagerie motrice comme un épiphénomène dans le processus de génération motrice.

2. Résultats comportementaux

L'imagerie motrice est, par définition, un processus interne. En conséquence, l'étude des relations entre imagerie motrice et mouvement réel est limitée. Il est cependant possible d'estimer certaines propriétés des mouvements imaginés (e.g., durée du mouvement) via, par exemple, l'utilisation du paradigme de chronométrie mentale (i.e., comparaison des durées nécessaires à l'exécution et à l'imagination d'une même tâche). Adaptée à l'étude de l'imagerie motrice, cette comparaison a pu fournir des informations intéressantes quant aux similarités temporelles existant entre mouvements imaginés et exécutés (Decety et Michel, 1989 ; Parsons, 1994). Dans l'étude de Decety et Michel (1989), les participants devaient réaliser ou imaginer deux mouvements différents, à savoir écrire une phrase ou dessiner un cube. Ces actions devaient être réalisées ou imaginées avec la main droite ou gauche selon deux amplitudes de tracés possibles (i.e., larges ou petites). Pour un même participant, les auteurs ont observé une similarité forte entre les durées de mouvements réel et imaginé, variant conjointement en fonction de la main sollicitée et de l'amplitude exigée. L'interprétation proposée est que cette similarité temporelle, appelée isochronie, et sa stabilité au travers de différentes conditions, manifestent l'engagement d'un « programme moteur commun » entre mouvements exécutés et imaginés. Cette conservation des durées entre mouvements réels et imaginés a été observée lors de tâches expérimentales visant à étudier l'impact de la distance sur le temps d'exécution ou d'imagination, mais également de la direction du mouvement (Papaxanthis et al., 2002). Bien que plusieurs facteurs, tels que la durée du mouvement et sa complexité, peuvent moduler la qualité de cette isochronie, cette dernière n'en demeure pas moins une propriété robuste de l'imagerie motrice.

Ces résultats ont été enrichis par les travaux de Decety et Jeannerod, (1996). Dans cette étude, les auteurs ont testé l'isochronie entre mouvements réels et imaginés au regard de la loi de Fitts. En effet, si l'on considère que les mouvements réels et imaginés reposent sur un programme commun, alors, similairement à ce qui est observé pour l'exécution du mouvement,

le temps nécessaire à l'imagination d'un mouvement devrait croître proportionnellement en fonction de la distance à parcourir et de la difficulté relative à la tâche. Cette acception a été corroborée par plusieurs études (Maruff et Velakoulis, 2000 ; Watson et Rubin, 1996) montrant que les durées relatives aux mouvements imaginés et exécutés variaient de manière cohérente en fonction de la distance à parcourir et de la difficulté de la tâche considérée.

Le postulat de l'engagement d'un programme moteur commun à l'imagerie motrice et l'exécution d'action a été également renforcé par les travaux de Karklinsky et Flash (2015), portant sur l'intégration de la loi de puissance^{2/3} dans le mouvement imaginé. Cette loi décrit une liaison robuste entre la vitesse de déplacement et la courbure de la trajectoire du mouvement réel ; la vitesse associée au mouvement étant plus importante lorsque la courbure est faible et inversement. Les participants avaient ici pour instruction d'imaginer un mouvement de dessin, présenté devant eux, jusqu'à la demande d'arrêt de l'expérimentateur. Les participants devaient ensuite indiquer, sur le dessin présenté, la position à laquelle ils s'étaient arrêtés. L'analyse réalisée par les auteurs tend à montrer que la distribution des positions d'arrêts associée aux mouvements imaginés s'explique davantage via la loi de puissance^{2/3} que via une vitesse constante ou d'autres lois de puissance. Ces résultats supportent l'hypothèse de mécanismes de planification communs aux mouvements réels et imaginés.

Pour conclure, ces résultats comportementaux montrent que l'imagination du mouvement se fait de manière cohérente avec les caractéristiques temporelles et spatiales du mouvement réel correspondant. L'intégration de lois associées au mouvement réel, telles que la loi de Fitts ou la loi de puissance^{2/3}, corrobore également l'idée selon laquelle imagerie motrice et exécution engagent un programme moteur commun. Certains auteurs, tels que Jeannerod, proposeront par ailleurs l'hypothèse d'une équivalence fonctionnelle entre imagerie motrice et exécution de l'action (Jeannerod, 2001). L'imagerie motrice serait ici considérée comme une simulation interne de l'action considérée, et impliquerait la génération d'une commande motrice, programmée de manière comparable à ce qui est observé pour l'exécution de l'action. Une conséquence de ce postulat est que ces deux processus devraient engager des ressources neurocognitives communes, et ce, notamment au niveau du système sensorimoteur.

Nous aborderons, dans la partie suivante, l'apport des données issues des domaines de la neuroimagerie et de la neuromodulation dans le traitement de cette question et ce respectivement via l'identification des corrélats neurophysiologiques associés à l'imagerie

motrice et de ses effets sur l'excitabilité de la voie corticospinale.

3. Données neurophysiologiques

L'étude des structures cérébrales impliquées dans l'imagerie motrice ainsi que dans l'exécution du mouvement a été rendue possible, entre autres, grâce aux progrès de la neuroimagerie anatomique et fonctionnelle au cours des trois dernières décennies. Le recueil de données observationnelles par l'imagerie à résonance magnétique fonctionnelle et la tomographie par émission de positrons, disposant toutes deux d'une bonne résolution spatiale, a permis l'identification de structures corticales et sous-corticales impliquées dans l'imagination du mouvement. De même, l'essor des méthodes de neuromodulation, telles que la stimulation magnétique transcrânienne, a mené à une compréhension plus approfondie des effets de l'imagerie motrice sur la voie corticospinale et son excitabilité.

3.1. Neuroimagerie

L'essor des méthodes de neuroimagerie fonctionnelle a donc permis d'identifier les corrélats neurophysiologiques de l'imagerie motrice (Hétu et al., 2013). Cette méta-analyse révèle en premier lieu que, lorsque considérée de manière globale (i.e., indépendamment de la modalité d'imagerie et de l'effecteur sollicité), l'imagerie motrice sollicite un réseau fronto-pariétal étendu, ainsi que des aires sous-corticales et cérébelleuses fortement associées à la planification et à l'exécution du mouvement réel. Ces régions comprennent plus spécifiquement le cortex moteur primaire, ou M1, l'aire motrice supplémentaire, le lobe pariétal, ainsi que le cervelet (Ehrsson et al., 2003 ; Fleming et al., 2010 ; Lotze et al., 1999). Les substrats neuronaux communs à l'exécution et à l'imagination de l'action indiquent un engagement de ressources neurocognitives communes, renforçant ainsi l'idée d'une équivalence fonctionnelle, au moins partielle, au regard de l'imagerie motrice et de l'exécution du mouvement.

Au regard, maintenant, de la modalité d'imagerie, l'imagerie fonctionnelle permet de suggérer l'existence de points communs et de spécificités concernant les réseaux sollicités par les imageries motrices visuelle et kinesthésique. Si ces deux modalités d'imagerie sollicitent les aires pariétales et motrice supplémentaire de manière consistante, l'imagerie motrice kinesthésique apparaît induire des activations plus robustes des aires motrices, pré-motrices et pariétales inférieures, tandis que l'imagerie motrice visuelle solliciterait davantage les aires

occipitales et pariétales supérieures (Solodkin et al., 2004 ; Guillot et al., 2009). Selon ces auteurs, ces résultats suggèrent que l'imagerie motrice visuelle reposerait sur des aspects perceptifs liés au mouvement, tandis que l'imagerie motrice kinesthésique impliquerait davantage les aspects moteurs (e.g., durée du mouvement, contraintes biomécaniques du système). Lorsque l'effecteur associé au mouvement imaginé est considéré (i.e., membre supérieur ou inférieur), les travaux de Héту et al. (2013) suggèrent également que l'activation observée de M1 se fait dans le respect du principe d'organisation somatotopique observé lors de l'exécution réelle du mouvement. En d'autres termes, l'imagination de mouvements des membres supérieurs, tels que la saisie d'objet, ou inférieurs tels que la marche, aura tendance à solliciter les zones du cortex moteur primaire responsables du contrôle de ces mêmes effecteurs, corroborant également la notion d'équivalence évoquée précédemment (voir Figure 1).

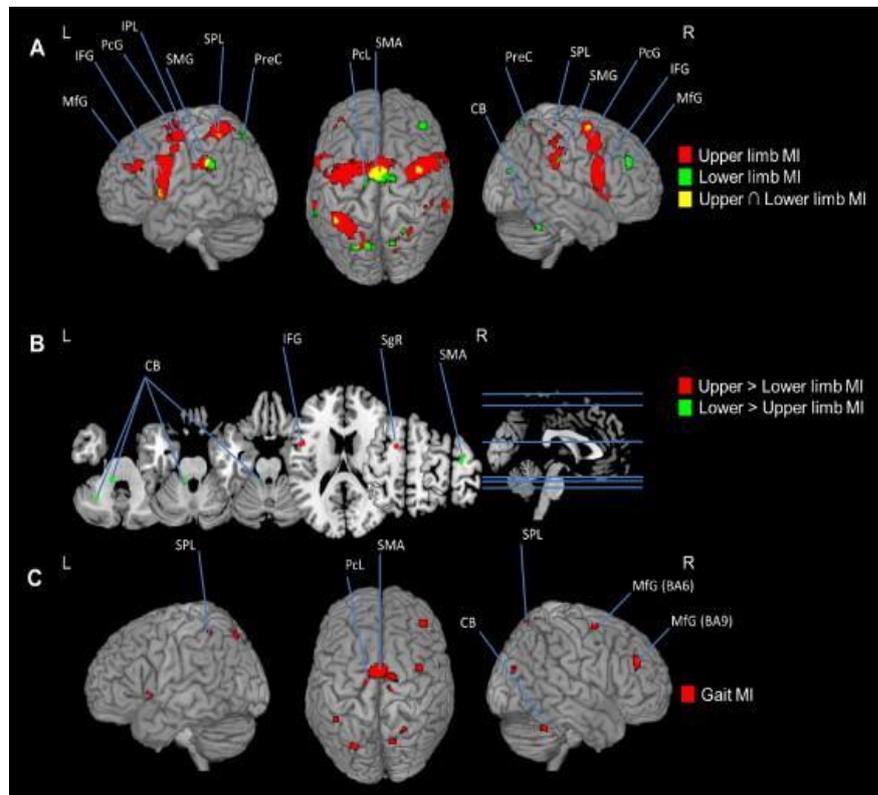


Figure 1. Activations corticales lors de l'imagerie motrice de mouvements des membres supérieurs (A, en rouge) et inférieurs (A, en vert), obtenues en imagerie à résonance magnétique fonctionnelle. Tirée de Héту et al. (2013). Conformément à ce qui est observé lors de l'exécution de mouvements réels, l'imagination d'un mouvement réalisé avec le membre supérieur (e.g., pointer) tendra à solliciter les régions latérales du cortex moteur primaire, tandis que l'imagination d'un mouvement impliquant le membre inférieur (e.g., marcher) sollicitera davantage les régions apicales.

Il apparaît nécessaire de souligner que la méta-analyse réalisée par Hétu et collaborateurs n'inclue pas d'études portant sur l'identification des corrélats neurophysiologiques associés à l'exécution du mouvement. En conséquence, celle-ci ne permet pas explicitement de déterminer les similarités et distinctions au regard des réseaux sollicités par l'imagerie motrice et l'exécution d'action. Cette question a fait l'objet d'une méta-analyse plus récente (Hardwick et al., 2018), dans laquelle ont été comparés les réseaux cortico-sous corticaux impliqués dans l'imagerie motrice, dans l'exécution d'action, ainsi que dans l'observation d'action. Cette méta-analyse révèle notamment que, malgré une sollicitation comparable au niveau sous-cortical (thalamus, putamen et cervelet), l'exécution de l'action solliciterait les aires motrices et somatosensorielles primaires de manière plus robuste que l'imagerie motrice. Cette dernière serait, elle, plus fortement associée à une activité au niveau des aires pré-motrices et motrices, de même qu'au niveau de l'aire motrice pré-supplémentaire. Ces résultats invitent donc à considérer qu'imagerie motrice et exécution d'action ne sont pas des processus strictement équivalents sur le plan anatomique, mais qu'elles sollicitent des aires communes, constitutives du système sensorimoteur.

En résumé, les méthodes de neuroimagerie ont permis un progrès considérable dans l'identification des réseaux impliqués dans l'imagerie motrice et ce, notamment de par leurs remarquable précision spatiale. Elles montrent notamment qu'imagerie motrice et exécution d'action impliquent des réseaux cortico-sous corticaux communs, quoique non identiques, associés à la fonction sensorimotrice. Ces méthodes ne permettent cependant pas de sonder les mécanismes neuronaux impliqués dans l'imagerie motrice et ce en raison d'une résolution temporelle relativement faible, inadaptée à la dynamique de tels processus. En outre, la nature même du signal recueilli par imagerie à résonance magnétique fonctionnelle (i.e., niveaux d'oxygénation du sang circulant dans le cerveau) ne permet pas d'identifier l'action inhibitrice ou facilitatrice des aires sollicitées lors de l'imagerie motrice. L'utilisation de paradigmes de neuromodulation, telle que la stimulation magnétique transcrânienne, se révélera ici complémentaire afin de tester ces mécanismes par l'évaluation des effets de l'imagerie motrice sur la voie corticospinale. Etant donné son utilisation dans les études 1 et 2 de ce manuscrit, nous proposons ici de décrire, dans un aparté méthodologique, la stimulation magnétique transcrânienne de manière plus exhaustive, avant d'en présenter l'usage dans la caractérisation des effets de l'imagerie motrice sur l'excitabilité de la voie corticospinale.

3.2. Neuromodulation

3.2.1. Aparté méthodologique : la stimulation magnétique transcrânienne

3.2.1.1. Stimulation simple

La stimulation magnétique transcrânienne (ou SMT) est une méthode de neuromodulation non-invasive reposant sur les propriétés électrochimiques des cellules neuronales et, dans le cas de l'étude du système moteur, sur les propriétés de conduction de la voie corticospinale (Pascual-Leone et al., 1995). Plus précisément, cette méthode repose sur le principe d'induction magnétique de Faraday, décrivant la propagation et l'amplitude d'un champ électrique conséquent à la variation d'un champ magnétique. L'application brève d'un courant électrique à la surface du scalp va générer un champ magnétique qui, une fois le scalp et la boîte crânienne traversés, induira un courant électrique au niveau tissulaire. Les neurones étant électriquement excitables, cette induction de courant va générer une dépolarisation des populations neuronales à portée de la zone d'induction, provoquant des effets physiologiques et comportementaux spécifiques en fonction de la zone stimulée.

Appliquée au niveau du cortex moteur primaire, la SMT va provoquer la dépolarisation de neurones moteurs. Cette dépolarisation initiale va ensuite se propager via le tractus corticospinal jusqu'aux muscles et déclencher des réponses neuromusculaires, généralement sous la forme de secousses brèves. Les variations de l'activité électromyographique (ou « EMG ») induites par la SMT seront alors en mesure de renseigner sur l'excitabilité de la voie corticospinale. Ces réponses, de par leur caractère artificiel et induit, sont appelées « potentiels évoqués moteurs » ou PEMs. L'enregistrement électromyographique de ces PEMs est ici crucial car l'analyse portera nécessairement sur les caractéristiques des PEMs (e.g., amplitude) générés par la stimulation.

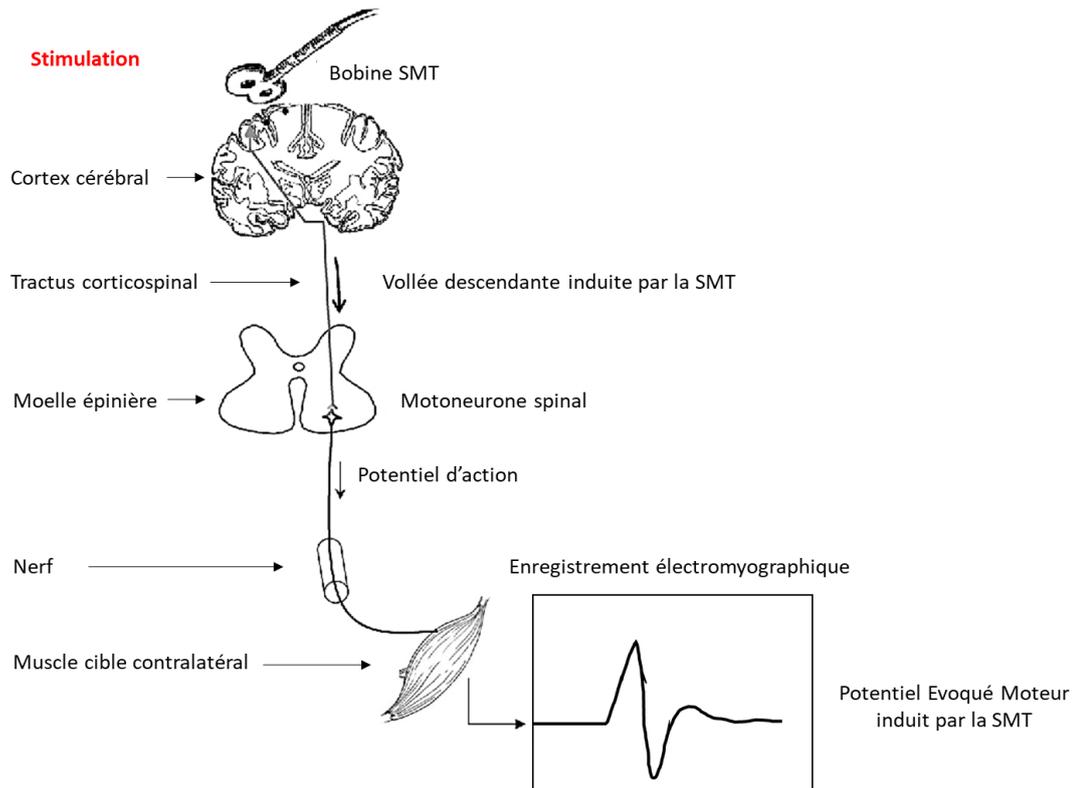


Figure 2. Illustration schématique de la stimulation magnétique transcrânienne (SMT). Adaptée de Klomjai et al. (2015). Appliquée au niveau du cortex moteur primaire, la SMT va induire une activation trans-synaptique des neurones pyramidaux. Le signal émis traversera alors le tractus corticospinal et atteindra le muscle contralatéral ciblé via la moelle épinière et les nerfs. L'amplitude pic-à-pic du potentiel évoqué moteur, recueillie par enregistrement électromyographique, renseignera alors sur l'excitabilité de la voie corticospinale.

L'étude de l'excitabilité de la voie corticospinale par le prisme de la SMT simple comporte une série d'étapes et de considérations méthodologiques importantes. Dans un premier temps, il convient généralement de déterminer l'intensité de stimulation minimale permettant l'obtention d'une réponse musculaire. Cette intensité, qualifiée de seuil moteur, peut être obtenue dans une condition de repos (qualifiée de rMT, pour « rest motor threshold ») ou dans une condition active. N'ayant pas fait usage du seuil moteur en condition active, nous nous concentrerons ici exclusivement sur le rMT. Le rMT est conventionnellement fixé comme l'intensité de stimulation permettant l'obtention d'un PEM d'une amplitude de 0.05 millivolts (mV) sur la moitié d'une série de stimulations (de 3 sur 6 à 10 sur 20, dépendamment des études [Rossini et al., 1994]). Comme nous le verrons ci-après, cette première mesure est d'importance car elle conditionne souvent l'intensité des stimulations administrées dans les phases ultérieures des protocoles SMT. Une fois le rMT obtenu, il est possible d'étudier l'excitabilité de la voie

corticospinale via l'administration de séries de stimulation d'intensité variable, généralement calculée en pourcentage du rMT. L'enregistrement des PEM induit par l'administration de séries de stimulations d'intensité croissante permet alors de tracer une courbe d'entrée (i.e., intensité de stimulation) / sortie (i.e., amplitude des PEMs), aussi appelée courbe de recrutement. Comme présentée ci-dessous, cette courbe de recrutement prend généralement une forme sigmoïde, et contient plusieurs indicateurs d'intérêt concernant l'excitabilité de la voie corticospinale. Parmi ceux-ci, nous mentionnerons le plateau de la courbe, qui reflète un phénomène de saturation des populations neuronales sollicitées et suggérant donc l'atteinte de l'amplitude maximale des PEMs pouvant être recueillis pour un individu. Il est également possible d'apprécier la pente de la courbe, dont la raideur informerait sur la force des projections corticospinales (Devanne et al., 1997 ; Kukke et al., 2014).

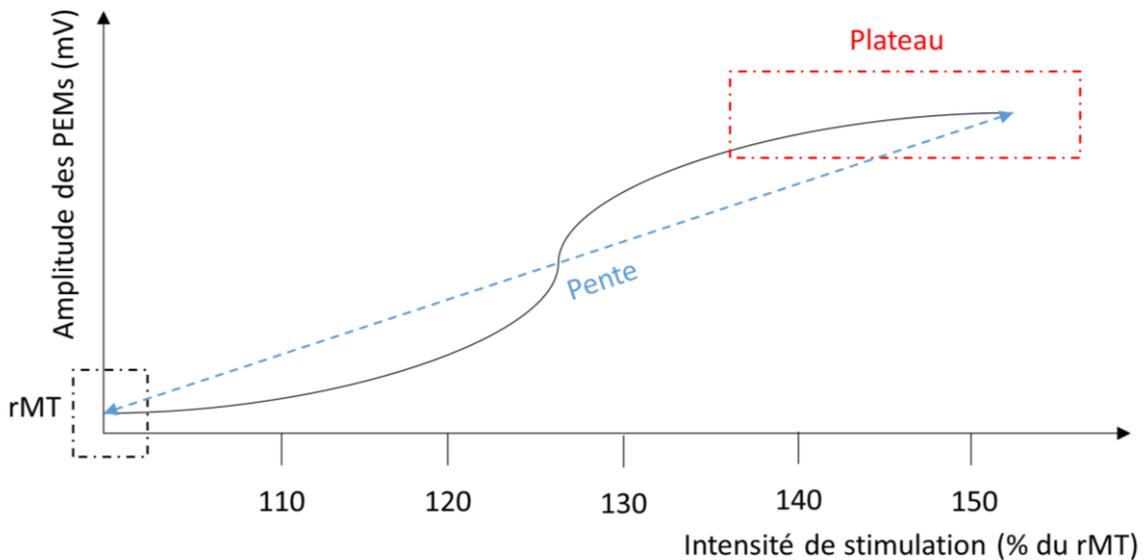


Figure 3. Exemple de courbe de recrutement obtenue via la stimulation magnétique transcrânienne, basée sur les travaux de Pellegrini et al. (2018). Nous retrouvons ici l'amplitude des potentiels évoqués moteur (PEM) en fonction de l'intensité des stimulations administrées. Cette courbe de recrutement permet d'accéder à différentes informations et notamment d'évaluer l'atteinte du plateau (en rouge) ainsi que la pente de la courbe (en bleu). rMT : Seuil moteur de repos ; mV : millivolt.

A terme, il est possible d'évaluer comment les paramètres clé de cette courbe (rMT, pente, et plateau) sont modulés dépendamment de l'état dans lequel se trouve le participant (e.g., repos, préparation motrice, imagerie motrice) et d'étudier l'effet de différentes tâches (e.g., apprentissage d'un mouvement) sur ces paramètres.

3.2.1.2. Autres protocoles SMT

Stimulation magnétique transcrânienne à double-impulsions

D'autres protocoles de stimulation magnétique transcrânienne ont été développés, permettant d'interroger l'activité de différentes structures et de réseaux susceptibles d'influencer l'excitabilité de la voie corticospinale. Nous citerons, dans un premier temps, les protocoles de stimulation magnétique transcrânienne à double-impulsions (Rothwell et al., 2009). Ces protocoles consistent en l'application d'une stimulation dite supraliminale au niveau du cortex moteur primaire (appelée stimulation « test », ou ST), précédée par une stimulation dite infraliminale (appelée stimulation « conditionnante », ou SC), avec un intervalle inter-stimulus allant de 1 à 6 ms. La stimulation infraliminale va ici avoir pour effet de solliciter les réseaux neuronaux intracorticaux et de sonder leur influence sur les neurones moteurs dépendamment de la condition expérimentale.

Comparativement à la stimulation simple, la stimulation à double-impulsions aura ici pour effet de réduire l'amplitude pic à pic du PEM, témoignant respectivement ainsi de l'activité des réseaux intracorticaux inhibiteurs sollicités par la stimulation conditionnante (Ilić et al., 2002). Nous parlons alors de mesures d'inhibition intracorticale (ou SICI pour « short-interval intracortical inhibition »). L'action inhibitrice de ces réseaux serait médiée par le neurotransmetteur GABA (pour acide gamma-aminobutyrique), fortement associé dans la régulation inhibitrice de l'activité cérébrale (Di Lazzaro et al., 2005). Au niveau de M1, ces neurotransmetteurs seraient intégrés par les neurorécepteurs GABA-A, dont l'activation mènerait à la libération de potentiels post-synaptiques inhibiteurs modulant l'activité du neurone post-synaptique.

Comme en témoigne la figure ci-dessous, il est à noter ici que la modulation observée de l'excitabilité corticospinale dépendra fortement de l'intensité avec laquelle la stimulation conditionnante est administrée.

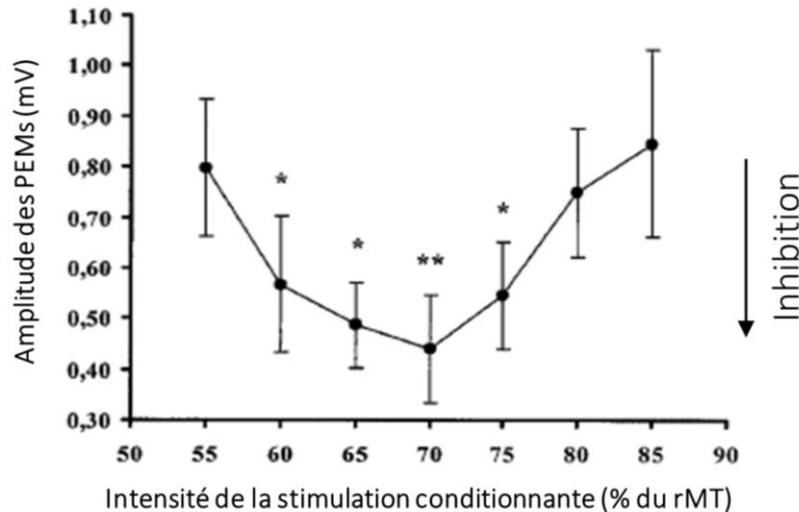


Figure 4. Amplitude des potentiels moteurs évoqués en fonction de l'intensité de la stimulation conditionnante, calculée en pourcentage du seuil moteur de repos (rMT). Adaptée de Kossev et al. (2003). Nous retrouvons ici la « forme en U » classiquement observée pour les mesures SICI. La SICI augmente parallèlement à l'augmentation de l'intensité de la stimulation conditionnante à partir de 50 % du rMT, atteignant son maximum pour des intensités d'environ 70% de ce seuil. Une diminution graduelle de la SICI peut être observée pour des intensités de stimulation supérieures, ce qui témoignerait d'une "contamination" des mesures SICI par le recrutement d'interneurones excitateurs (Wagle-Shukla et al., 2009). PEM : potentiel évoqué moteur ; SICI : Inhibition intracorticale à courte latence ; * : diminution significative de l'amplitude du PEM.

Stimulations à double-bobines

Au-delà de l'étude de phénomènes se produisant à l'échelle intracorticale, la stimulation magnétique transcrânienne se révèle un outil pertinent pour tester l'influence que peut avoir une aire corticale donnée sur M1. L'on parle alors de connectivité fonctionnelle. A cette fin, les protocoles de neuromodulation se basent sur l'utilisation non pas d'une, mais de deux bobines. Les stimulations sont séparées par des intervalles de temps variables en fonction des aires stimulées et du phénomène étudié. Ces stimulations peuvent être appliquées au niveau des cortex moteurs primaires des deux hémisphères, permettant ainsi l'étude de la connectivité fonctionnelle interhémisphérique entre ces deux régions (Daskalakis et al., 2002). Dans d'autres cas, la première stimulation est délivrée sur une aire différente (e.g., cortex prémoteur, cervelet, cortex pariétal), permettant ainsi de sonder le caractère inhibiteur ou facilitateur de cette région sur M1 par l'intermédiaire de la seconde stimulation (Calvert et al., 2020, Neige et al., 2021, annexe 1 de ce manuscrit).

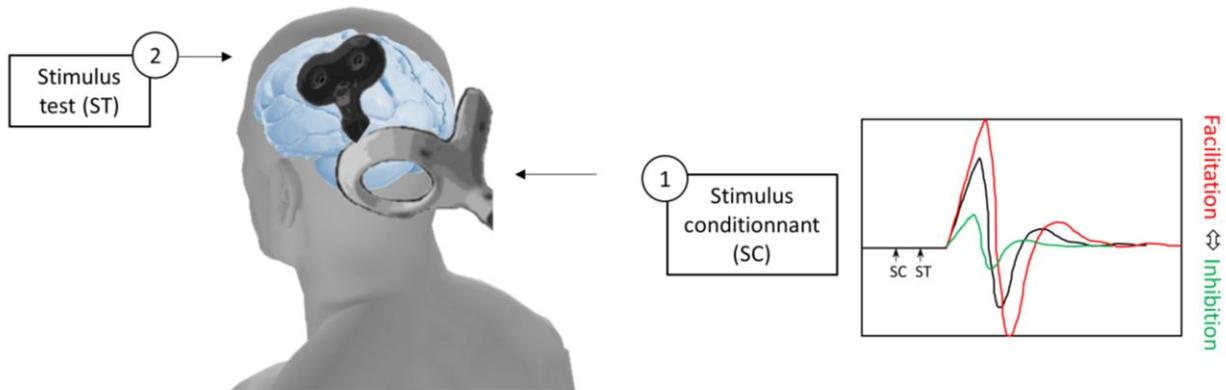


Figure 5. Illustration du paradigme de stimulation magnétique transcâranienne à double bobine. Le stimulus conditionnant (SC) est appliqué avant le stimulus test (ST), le plus souvent au niveau d'aires localisées sur l'hémisphère opposé au stimulus test (ici, le cervelet). La comparaison des amplitudes des potentiels évoqués moteurs dépendamment de la présence ou de l'absence de SC (en noir) permet de déterminer l'influence inhibitrice (en vert) ou excitatrice (en rouge) de la région ciblée sur M1 au regard de différentes tâches (e.g., repos, préparation motrice, contraction musculaire, imagerie motrice).

3.2.1.3. L'apport du threshold-tracking

Comme nous l'avons vu, l'un des paramètres les plus utilisés pour évaluer l'excitabilité de la voie corticospinale est l'amplitude pic-à-pic du PEM. Certaines limites peuvent alors se poser, notamment au regard des mesures d'inhibition de l'excitabilité corticospinale. Dépendamment de l'individu, et pour un même individu, une même intensité de stimulation peut conduire à l'obtention de PEMs d'amplitude variable selon les essais. Au regard des mesures SICI, une stimulation conditionnante de même intensité (e.g., 70% du rMT) peut conduire à une diminution de l'amplitude du PEM ou à une absence de PEM visible sur le signal EMG. Dans le second cas, il est alors impossible de déterminer si cette suppression est due à une inhibition complète de la réponse ou à une autre raison (e.g., mauvais placement de la bobine au moment de la stimulation).

Une alternative proposée, présentée succinctement ici car utilisée dans les études 1 et 2 de ce manuscrit, est la méthode dite de chasse au seuil, ou « threshold-hunting » (Vucic et al., 2018 ; Nielsen et al., 2021). Le principe est, sommairement, le suivant : au lieu de considérer les variations de l'amplitude pic à pic du PEM comme marqueur d'inhibition, l'objectif est ici

de déterminer l'intensité de stimulation nécessaire à l'obtention d'un PEM d'amplitude fixe. Comparativement à une condition de référence, la nécessité de stimuler à une intensité plus ou moins élevée dans une condition de test témoignera, respectivement, d'une facilitation ou d'une inhibition de l'excitabilité corticospinale induite par la condition en question. Cette méthode permet donc de s'affranchir des limitations évoquées ci-dessus, l'amplitude cible du PEM demeurant la même indépendamment de la condition.

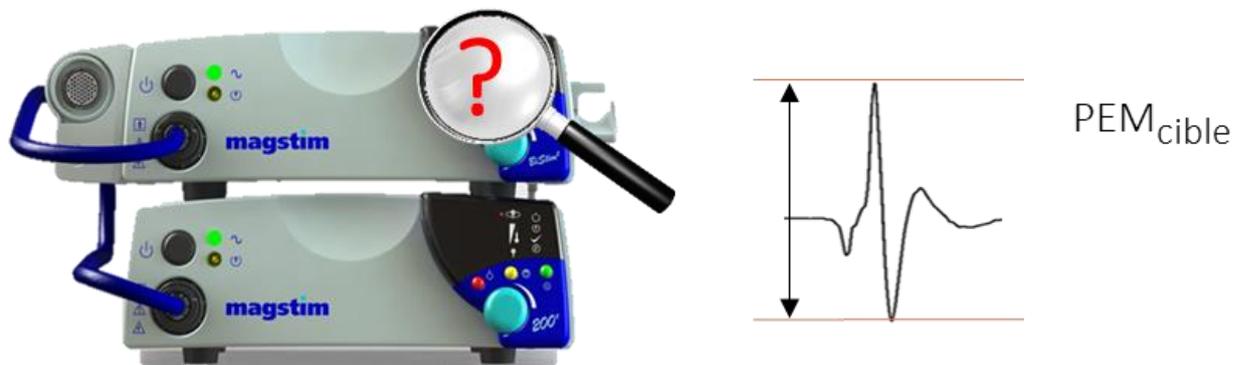


Figure 6. Illustration schématique de la méthode de chasse au seuil. L'objectif est ici de déterminer l'intensité de stimulation nécessaire (sur la gauche) à l'obtention de l'amplitude pic-à-pic cible (désignée par les traits oranges horizontaux sur la droite). Comparativement à une condition de référence (e.g., simple stimulation au repos), la nécessité de stimuler à plus ou moins haute intensité lors d'une condition de test témoignera de l'influence inhibitrice ou facilitatrice de cette condition sur l'excitabilité corticospinale. PEM : potentiel évoqué moteur.

3.2.2. Durant l'imagerie motrice

Les protocoles de SMT permettront ici de compléter l'identification du réseau cortico-sous cortical sollicité par l'imagerie motrice via l'étude de ses effets sur la voie corticospinale (Grosprêtre et al., 2015, pour une revue sur le sujet). Les études faisant usage de cette méthode ont montré une augmentation de l'amplitude des PEMs lors de l'imagerie motrice et plus précisément lors de l'imagerie motrice kinesthésique. Spécifiquement, ces études montrent une augmentation significative de cette amplitude comparativement à une situation de repos (Munzert et al., 2009). De manière cohérente, d'autres auteurs ont également montré que l'imagerie motrice diminuait le seuil moteur, l'intensité de stimulation nécessaire à l'apparition d'un PEM étant plus faible en imagerie motrice qu'au repos (Facchini et al., 2002). Ces résultats mis en commun tendent à suggérer que l'imagerie motrice induit une facilitation de l'excitabilité corticospinale.

Stimulation magnétique transcranienne

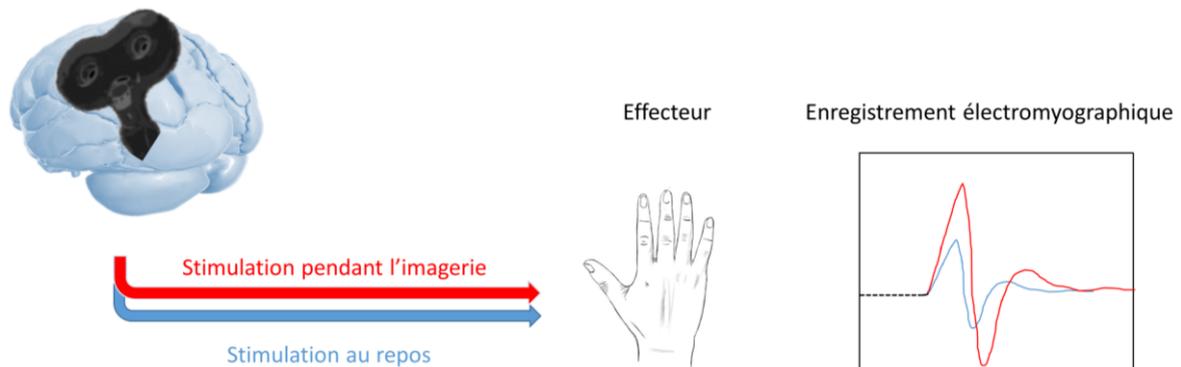


Figure 7. Amplitudes des potentiels évoqués moteurs recueillis par enregistrement électromyographique au repos (en bleu) et durant l'imagerie motrice (en rouge). Lorsque comparée à une condition de repos, l'augmentation de l'amplitude de la réponse recueillie lors de l'imagerie motrice témoigne d'une facilitation de l'excitabilité corticospinale.

Ces sollicitations neuromusculaires induites par imagerie motrice, bien que d'une amplitude moins importante que celle observée lors de l'exécution d'un mouvement, semblent de plus respecter l'organisation somatotopique du cortex moteur (Stinear et Byblow, 2003a). Par exemple, Rossini et al. (1999) ont montré que l'imagination de mouvement d'abduction de l'index augmentait l'excitabilité enregistrée au niveau du premier interosseux dorsal mais pas au niveau de l'abducteur du pouce, non impliqué dans la tâche. A l'inverse, les mouvements d'abduction du pouce ne génèrent pas de variations des PEMs au niveau du premier interosseux dorsal (Facchini et al., 2002). Ces résultats sont cohérents et complémentaires avec ceux évoqués précédemment au regard de la neuroimagerie.

La modulation de l'excitabilité corticospinale durant l'imagerie motrice est également fonction de la dynamique du mouvement considéré. En 1999, Fadiga et collaborateurs ont utilisé un paradigme dans lequel les participants devaient imaginer des mouvements rythmiques de flexion et d'extension du bras (Fadiga et al., 1999). L'administration, à différents intervalles de temps, de stimulations magnétiques au niveau de la zone de M1 contrôlant le biceps brachial, a montré des variations de l'excitabilité corticospinale lors de l'imagination d'une flexion mais pas lors de l'extension du bras. Ces résultats ont été répliqués et étendus à d'autres muscles (e.g., fléchisseurs du poignet, abducteur du pouce) et à d'autres types de mouvements, montrant de manière robuste l'influence des paramètres temporels du mouvement imaginé sur la

modulation de l'excitabilité corticospinale (Stinear et Byblow, 2003 ; Stinear et al., 2006 ; Lebon et al., 2012).

Toujours en cohérence avec ce qui est observé pour les mouvements réels, les études SMT ont souligné une relation entre le niveau d'implication du muscle dans le mouvement imaginé et le degré avec laquelle est facilitée l'excitabilité corticospinale. Yahagi et Kasai (1998) ont par exemple montré que l'amplitude des PEMs au niveau du premier interosseux dorsal était plus importante lors de la flexion de l'index que lors de son abduction ou de son extension et ce pour les mouvements réels comme imaginés. De même, l'activité observée pendant l'imagerie motrice semble varier de manière congruente avec l'activité associée aux modes de contractions musculaires lors de mouvements réels. Selon la modalité de contraction (e.g., isométrique, concentrique ou excentrique) l'activité EMG recueillie lors de contractions imaginées sera clairement différenciée et cohérente avec celle observée lors des mouvements réels (Grosprêtre et al., 2020b).

Enfin, les variations de l'excitabilité corticospinale durant l'imagerie motrice sont également fonction des conditions initiales dans lesquelles se trouve le système et des spécificités de l'individu. Ainsi, Vargas et al. (2004) ont montré que la facilitation de l'excitabilité corticospinale observée au niveau du muscle *opponens pollicis* était réduite si la main était dans une position incompatible avec son action, suggérant ainsi l'intégration d'informations proprioceptives relatives à l'état initial du corps dans le processus d'imagerie motrice. De même, les travaux de Demougeot et Papaxanthis (2011) ont montré que l'état de fatigue musculaire affecte l'imagination du mouvement, témoignant alors de l'intégration de l'état neuromusculaire du système lors de l'imagerie motrice. Enfin, les travaux de Lebon et collaborateurs (2012a) montrent que la facilitation de l'excitabilité corticospinale observée durant l'imagerie motrice croît proportionnellement à la clarté avec laquelle les participants imaginent le mouvement, soulignant ainsi l'importance de l'appréciation des spécificités inter-individuelles dans l'étude de l'imagerie motrice.

3.2.3. L'imagerie motrice : Une commande motrice inhibée

Nous avons vu précédemment que l'imagerie motrice, et plus spécifiquement l'imagerie motrice kinesthésique, sollicite un réseau cortico-sous cortical étendu, impliqué dans la fonction sensorimotrice, et module l'excitabilité de la voie corticospinale. Le fait que ces modulations

soient cohérentes, spatialement, temporellement, et contextuellement avec ce qui est observé lors de l'exécution du mouvement, corrobore l'hypothèse selon laquelle l'imagination d'un mouvement induirait la génération d'une commande motrice au niveau de M1. Cependant, l'absence de contractions musculaires observée lors de l'imagerie motrice laisse supposer que, si commande motrice il y a, celle-ci doit être inhibée et ce, à différents étages de la voie corticospinale.

Il a de fait été proposé qu'un ensemble de mécanismes intervienne dans cette inhibition et ce à différents niveaux de la voie descendante, permettant à terme d'éviter l'exécution du mouvement durant l'imagerie motrice (Guillot et al., 2012). Ainsi, Lotze et al. (1999) et Jeannerod (2006a) ont respectivement suggéré que de tels mécanismes inhibiteurs pourraient intervenir au niveau du cervelet et du tronc cérébral. Au niveau inter-cortical, les travaux de Kassess et al. (2008) et Angelini et al. (2016) ont respectivement montré que l'aire motrice présupplémentaire et le gyrus frontal inférieur droit pouvaient inhiber l'activité de M1 lors de l'imagerie motrice, notamment via une action au niveau des ganglions de la base et du noyau subthalamique. L'utilisation du paradigme de SMT à double-bobines a également permis de suggérer l'influence du cortex pariétal inférieur dans l'inhibition de la commande motrice durant l'imagerie motrice (Lebon et al., 2012b).

Nous pourrions également supposer l'existence de mécanismes inhibant la commande motrice au niveau de M1 lui-même, telle qu'une augmentation de l'inhibition intracorticale, (cf. partie 3.2.1.2. de ce chapitre). Ce point fait cependant l'objet de résultats contradictoires dans la littérature. En effet, si un certain nombre d'études tend, au contraire, à observer une réduction de la SICI durant l'imagerie motrice (Patuzzo et al., 2003 ; Stinear et Byblow, 2004 ; Kumru et al., 2008 ; Liepert et Neveling, 2009), ce n'est pas le cas pour d'autres (Ridding et Rothwell, 1999, Lebon et al., 2012a). Un des facteurs susceptibles d'expliquer ces contradictions est l'intensité de la stimulation conditionnante utilisée. En effet, les études ayant observé une diminution de la SICI durant l'imagerie utilisaient une intensité de stimulation équivalente ou supérieure à 75% du seuil moteur de repos. Or, l'on peut inférer que l'administration de stimulations conditionnantes à de telles intensités n'est peut-être pas optimal pour évaluer la SICI lors de l'imagerie motrice et ce pour la raison suivante. Comme énoncé plus haut, le seuil moteur est plus faible en imagerie motrice comparativement au repos (Facchini et al., 2002). Une stimulation conditionnante administrée à hauteur de 75% du rMT est donc vraisemblablement plus proche du seuil moteur que l'on pourrait observer en imagerie motrice.

Or, l'administration de stimulations conditionnantes des intensités proches du seuil moteur est susceptible d'évoquer l'activité des réseaux intracorticaux facilitateurs, contaminant de fait les mesures d'inhibition intracorticale (Daskalakis et al., 2002). Dans l'étude 1 de ce manuscrit, nous tentons d'apporter des éléments de réponse quant à la modulation de la SICI durant l'imagerie motrice. Pour cela, nous avons utilisé différentes intensités de stimulation conditionnante, ainsi que la méthode de chasse au seuil, permettant une mesure plus adaptée de cette inhibition (Samusyte et al., 2018).

Dans ce premier chapitre, nous nous sommes consacrés à la présentation de l'imagerie motrice et de ses corrélats neurophysiologiques. De nombreux éléments corroborent l'hypothèse de liens étroits entre imagerie motrice et exécution d'action et ce sur les plans comportemental, anatomique et fonctionnel. Dans la partie suivante, nous nous attacherons à présenter l'utilisation de l'imagerie motrice dans l'apprentissage moteur. Après une brève introduction relative aux effets de l'apprentissage moteur par imagerie motrice sur la performance motrice, nous nous attacherons à décrire certains mécanismes neurophysiologiques associés à l'apprentissage. L'emphase sera ensuite mise sur l'acquisition des habiletés motrices via l'apprentissage par erreur, ainsi que sur la consolidation motrice.

Chapitre 2 : Imagerie motrice et apprentissage moteur

1. L'usage de l'imagerie motrice dans l'apprentissage moteur

Il est actuellement reconnu que l'apprentissage moteur par imagerie motrice, aussi appelée pratique mentale, a un effet favorable sur la performance motrice. De fait, l'usage de la pratique mentale était utilisé et répandu bien avant de devenir porteur au niveau scientifique. Ainsi, nombre de sportifs de haut niveau utilisaient, en complément de la pratique du mouvement, des méthodes de visualisation de mouvement ou de séquences de mouvements. Nous pourrions par exemple mentionner les skieurs professionnels se représentant les mouvements nécessaires à l'accomplissement de leur descente, ou les gymnastes répétant mentalement un geste ou un enchaînement de mouvements précis. Actuellement, nous retrouvons toujours nombre de méthodes d'entraînement basées sur l'imagerie motrice dans le milieu du sport compétitif, mais également dans le milieu de la réhabilitation motrice fonctionnelle. Bien que de nombreuses questions restent en suspens, son usage dans le cadre de la réhabilitation motrice donne en effet des résultats prometteurs, permettant d'accompagner la rééducation et d'améliorer la récupération de la fonction motrice (Marusic et al., 2018).

Au cours des deux dernières décennies, un nombre grandissant d'études s'est porté sur l'analyse des effets de la pratique mentale sur la performance motrice (Schuster et al., 2011 pour une revue sur le sujet). L'amélioration de la performance motrice suite à la pratique mentale a de fait été observée sur différents paramètres, les principaux étudiés étant la durée du mouvement, la précision du geste ou encore la force musculaire (Gentili et al., 2006, 2010 ; Lebon et al., 2010 ; Grosprêtre et al., 2018). Si l'accroissement de la force musculaire s'observe généralement sur des protocoles d'entraînement relativement longs (i.e., plusieurs semaines), la pratique mentale permet de réaliser des mouvements plus rapides et plus précis et ce même pour une seule session de pratique (Gentili et al., 2006 ; Ruffino et al., 2021).

Il est à noter que les gains de performances associés à la pratique mentale sont très fréquemment étudiés en relation avec ceux obtenus via la pratique basée sur l'exécution réelle du mouvement, que nous appellerons par la suite pratique physique. Cela présente l'avantage de comparer l'effet de ces deux formes pratiques sur la performance motrice au sein d'un paradigme expérimental commun, et ainsi d'inférer l'existence de points communs et de dissimilarités entre elles. Un résultat, établi de manière assez robuste dans la littérature, est la supériorité des gains induits par la pratique physique comparativement à la pratique mentale.

Comme nous le verrons par la suite, cette différence est susceptible de s'expliquer par une implication distincte de mécanismes proposés communs à ces deux formes de pratique.

Quelles que soient les spécificités relatives aux pratiques physique et mentale, elles n'en demeurent pas moins des méthodes dont l'objectif princeps est à terme d'apprendre, et donc d'acquérir et de retenir une habileté motrice donnée. Dans la partie suivante, nous proposons donc de présenter certains mécanismes neurophysiologiques propres à l'apprentissage en général, afin de pouvoir exposer clairement leur implication au regard des différents stades de l'apprentissage moteur induit par pratiques mentale et physique.

2. Adaptations neuronales et apprentissage : dépression et potentialisation à long terme

L'apprentissage en général repose sur la capacité de notre cerveau à se réorganiser continuellement et durablement tout au long de la vie (Fuchs et Flügge, 2014). L'ensemble des modifications survenant à l'échelle des neurones et de leurs connexions, garantissant cette capacité de réorganisation, est conceptuellement regroupé sous le terme de neuroplasticité. Cette neuroplasticité regroupe un ensemble de mécanismes garantissant l'adaptabilité des neurones face aux changements de leur environnement immédiat (i.e., cellulaire, moléculaire) et les modifications fonctionnelles ou structurelles associées à l'ensemble des expériences que nous vivons. Ces modifications neuronales sont considérées comme déterminantes dans notre capacité à apprendre et ce, indépendamment de l'apprentissage considéré. Les paragraphes suivants seront dédiés à une présentation brève des principaux mécanismes associés à ces adaptations, avec une emphase sur les mécanismes associés à la plasticité synaptique.

L'un des principaux mécanismes à l'origine des changements de notre cerveau réside donc dans la modification de la transmission synaptique, autrement appelée plasticité synaptique (Citri et Malenka, 2008). Rapidement désignée comme une candidate prometteuse pour expliquer notre habileté à apprendre, la plasticité synaptique fit l'objet de diverses modélisations théoriques dont l'une des plus fameuses est celle de Donald Hebb. En 1949, Hebb proposa que la plasticité synaptique soit basée sur un mécanisme de renforcement en termes d'efficacité de communication intersynaptique, renforcement issu de stimulations répétées et concomitantes (Hebb, 1949). Ce principe implique que, si la cellule présynaptique participe durablement à l'activation postsynaptique d'une seconde cellule, le lien entre ces cellules s'en retrouve accru.

Les premières expériences visant à étudier et à vérifier la véracité de ce postulat seront menées 24 ans plus tard, sur l'animal (Bliss et Lømo, 1973). Cherchant à étudier les mécanismes sous-tendant l'apprentissage et la rétention au niveau de l'hippocampe, cette équipe a mis en exergue un phénomène de potentialisation des réponses post-synaptiques hippocampiques après application de stimulations électriques répétées. Ils qualifièrent de potentialisation à long-terme (ou PLT) ce phénomène de renforcement de la communication synaptique. Les mécanismes sous-tendant le phénomène de PLT ont ensuite fait l'objet de maintes études, toujours chez l'animal, permettant de mettre également en évidence un autre phénomène ; la dépression à long-terme (ou DLT). En opposition à la PLT, la DLT correspond à une diminution de l'efficacité des connections synaptiques (Collingridge et al., 2010).

Les recherches portant sur ces mécanismes de plasticité synaptique sont menées exclusivement chez l'animal. Il découle de cela que, bien que l'étude de la relation entre ces mécanismes de plasticité et apprentissage sur le sujet humain suggère très fortement l'implication de ces mécanismes, cela n'a pu faire l'objet d'une validation expérimentale explicite. En conséquence, la littérature portant sur l'implication de ces mécanismes dans l'apprentissage chez l'humain en fait généralement mention sous la forme « LTP-like » et « LTD-like », référant alors à des mécanismes de *type* DLT ou PLT (e.g., Ziemann et al., 2004 ; Klöppel et al., 2015). Aussi, au sein des parties suivantes, les mécanismes de dépression et de potentialisation à long termes seront respectivement désignés via les appellations *tDLT* et *tPLT*.

Ces mécanismes de *tPLT* et de *tDLT* ont été étroitement associés à l'apprentissage moteur chez l'humain (Cantarero et al., 2013 ; Dayan et Cohen, 2011 ; Kono et al., 2019 ; Rozenkranz et al., 2007, 2014 ; Ziemann et al., 2004, 2006). Les différents stades de l'apprentissage moteur, abordés ci-après, reposeraient en effet sur des phénomènes d'adaptations neurales au sein des structures impliquées dans la fonction motrice, incluant entre autres le cervelet (Hirano et al., 2018), M1 (Wenderoth, 2018), ainsi que l'hippocampe (Spurny et al., 2020).

3. Apprentissage moteur : Différents stades

L'apprentissage moteur peut être dissocié en deux stades principaux, à savoir l'acquisition motrice et la consolidation motrice. Succinctement, l'acquisition motrice va désigner la phase

précoce de l'apprentissage moteur durant laquelle la pratique physique du mouvement va conduire à une amélioration rapide de notre capacité à réaliser le mouvement (Karni et al., 1998). Une seule session de pratique physique est en effet suffisante pour permettre une production de mouvements plus maîtrisés, ce qui se traduit notamment par la réalisation de mouvements plus rapides et plus précis à la fin de la session de pratique comparativement au début. La consolidation motrice, elle, désigne l'ensemble des processus qui, suite à la phase d'acquisition motrice, vont mener à la rétention de l'habileté motrice acquise (Krakauer et Shadmehr, 2006). Impliquant des processus plus lents et des échelles de temps plus importantes que l'acquisition, la consolidation motrice va mener à un maintien ou à une amélioration de la performance atteinte suite à la session de pratique physique les heures, voire les jours, suivants cette session.

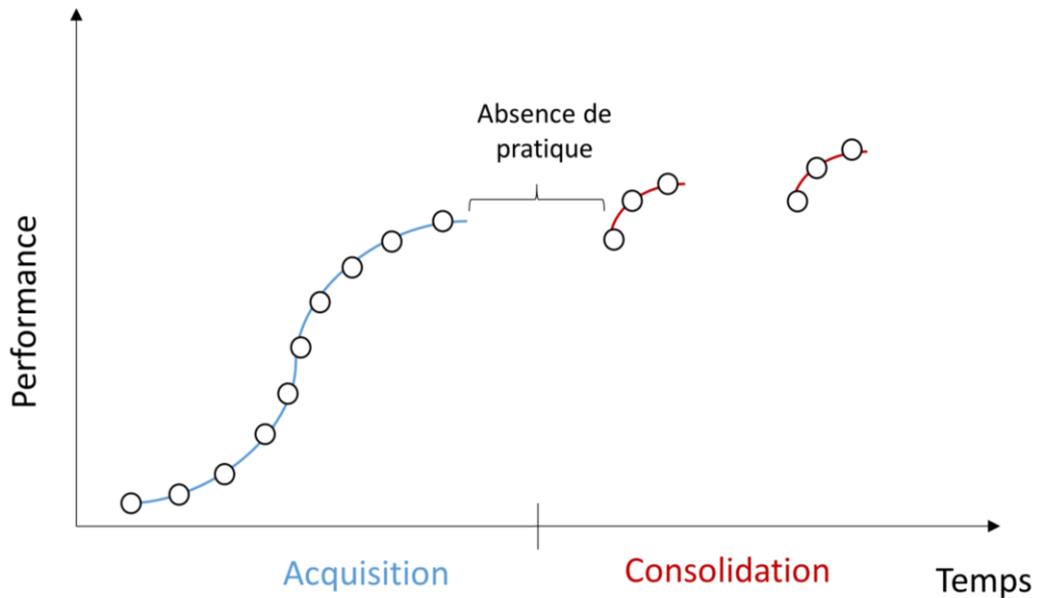


Figure 8. Illustration représentant l'amélioration de la performance motrice au regard de l'acquisition (en bleu) et de la consolidation motrice (en rouge). Lors de l'acquisition, une amélioration rapide de la performance peut être observée au fil des essais (représentés par les cercles noirs), suivi d'une stabilisation. Un maintien du niveau de performance motrice atteint lors de la session de pratique physique peut être observé lors des sessions suivantes, témoignant alors d'une consolidation motrice.

Plusieurs stratégies sont susceptibles d'intervenir au regard, premièrement, de l'acquisition motrice. Il est en effet possible d'apprendre sur la base des erreurs commises (apprentissage basé sur l'erreur), en réduisant graduellement, via la pratique physique, l'erreur associée à nos mouvements. Un mouvement peut cependant être amélioré et ce même lorsque

l'erreur est réduite, voire nulle (e.g., réalisation de mouvements plus rapides, moins coûteux). Cette forme d'apprentissage est usuellement qualifiée d'apprentissage par renforcement, et peut être succinctement définie comme notre capacité à sélectionner et renforcer les mouvements maximisant ce que l'on pourrait appeler, dans un sens large, la récompense ou le succès, au détriment des autres (Holland et al., 2018 ; Vassiliadis et al., 2021). Enfin nous pouvons mentionner l'apprentissage par usage, référant aux modifications comportementales et neuronales associées à la répétition d'un mouvement sans présence d'erreur (Diedrichsen et al., 2010). Ces différentes méthodes d'apprentissage ne sont pas exclusives, et participent toutes trois à l'acquisition des habiletés motrices. En outre, celles-ci apparaissent impliquées à différents degrés au regard du moment, précoce ou tardif, considéré dans l'acquisition motrice. Par exemple, si l'apprentissage basé sur l'erreur intervient de manière prédominante dans les phases précoces de l'acquisition motrice, les phases plus tardives impliqueront davantage l'apprentissage par renforcement (Spampinato et al., 2021).

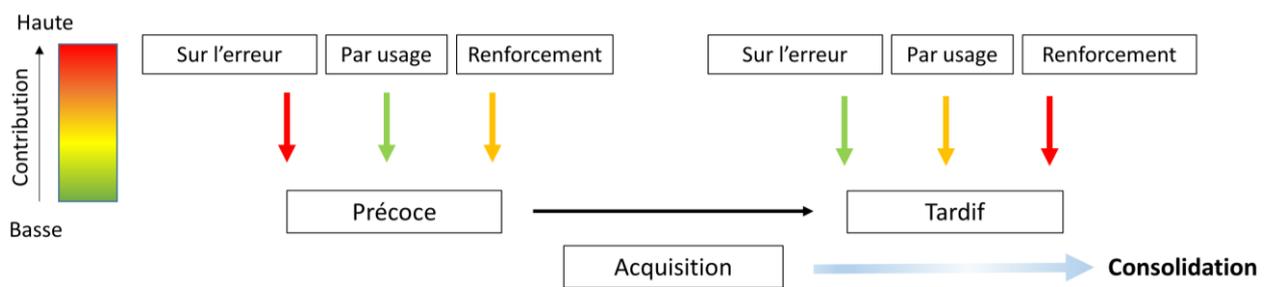


Figure 9. Contribution relative des différentes stratégies d'apprentissage au cours de l'acquisition motrice. Adapté de Spampinato et al., (2021). Selon ces auteurs, la phase précoce de l'acquisition motrice reposerait principalement sur l'apprentissage basé sur l'erreur, tandis que les phases plus tardives impliquent davantage l'apprentissage par renforcement.

Non sans reconnaître l'importance des formes d'apprentissage par usage et par renforcement dans l'acquisition des habiletés motrices, nous nous consacrerons ici exclusivement aux mécanismes associés à l'apprentissage basé sur l'erreur, ceux-ci étant étroitement associés aux études 2 et 3 de ce manuscrit.

3.1. Acquisition motrice : emphase sur les modèles internes

Lorsqu'un mouvement doit être appris, les premiers essais sont rarement corrects. Le principe de l'apprentissage basé sur l'erreur implique ici d'intégrer les erreurs associées au mouvement

produit, détectées par nos sens, afin d'ajuster la commande motrice suivante. Une hypothèse, actuellement prédominante dans la littérature, est que cet ajustement repose sur l'activité de réseaux neuronaux appelés modèles internes. Le concept de modèle interne provient originellement du domaine de la cybernétique. Repris dans les années 1990 par des neuroscientifiques tels que Wolpert, Flanagan et Kawato, ceux-ci proposent que le système nerveux central dispose de réseaux neuronaux, appelés donc modèles internes, ayant pour fonction de reproduire certaines caractéristiques d'entrée/sortie du système sensorimoteur (Miall et Wolpert, 1996 ; Wolpert et Flanagan, 2001 ; Kawato, 1999 ; Kawato et al., 2003). Ces modèles internes peuvent être appréhendés comme un ensemble de connaissances implicites sur des informations externes à l'individu (e.g., la gravité), ou propre à ce dernier (e.g., contraintes biomécaniques des segments du corps). Deux types de modèles internes sont considérés ; (i) le contrôleur, qui aura pour fonction de paramétrer la commande motrice en fonction du mouvement désiré et des conditions initiales (e.g., position du corps, contraintes liées à l'environnement) (ii), le modèle interne prédictif, ayant pour fonction de réaliser une prédiction sur les conséquences sensorielles et dynamiques de l'action à partir d'une copie de la commande motrice, appelée copie d'efférence, ainsi que des conditions initiales.

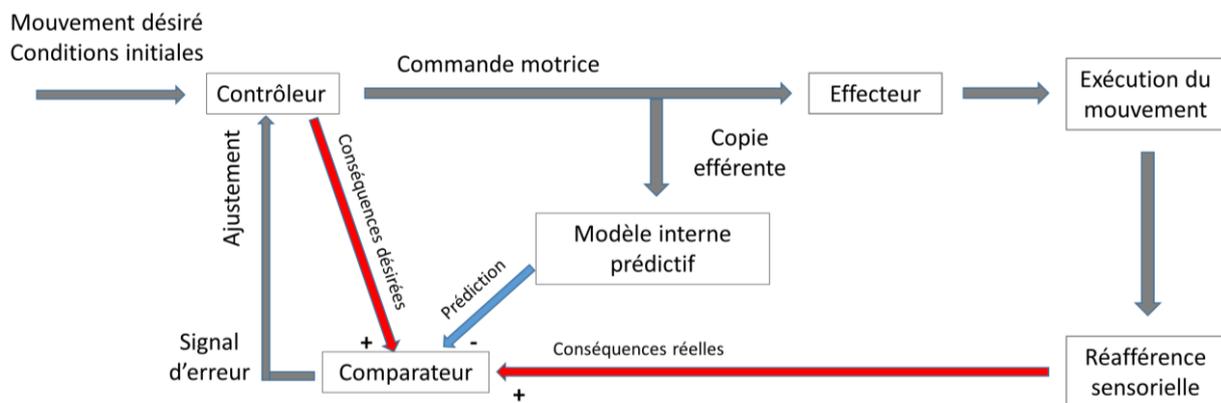


Figure 10. Illustration simplifiée représentant les modèles internes. En fonction du mouvement désiré et des conditions initiales du système, le contrôleur va programmer une commande motrice. Alors que la commande motrice sera transmise à l'effecteur, une copie de cette commande, appelée copie d'efférence, sera transmise aux modèles internes prédictifs. Sur la base de cette copie et des conditions initiales, le modèle interne prédictif génère une prédiction sur les conséquences sensorielles et dynamiques associées au mouvement. Cette prédiction sera comparée aux conséquences désirées du mouvement, mais surtout aux conséquences réelles de l'action via l'intégration des réafférences sensorielles. L'écart entre ces différents signaux, informant sur l'erreur, serait renvoyé du comparateur au contrôleur, permettant d'ajuster la commande motrice.

3.1.1. Le contrôleur

Comme dit précédemment, le rôle du contrôleur, aussi appelé modèle interne inverse, est de paramétrer la commande motrice en fonction de la configuration initiale du système et du mouvement désiré. Il intervient donc avant le modèle interne prédictif. Le terme « inverse » indique une relation de causalité inversée au regard du lien existant entre programmation de la commande et exécution de l'action ; ici, le contrôleur paramètre la commande motrice en fonction du mouvement désiré et des conditions initiales.

Ce mécanisme a été mis en évidence au moyen de paradigmes expérimentaux dans lesquels les participants devaient réaliser des mouvements rectilignes dans des environnements altérés (e.g., application d'un champ de force, altération du milieu gravitaire). L'objectif est ici d'étudier ce mécanisme par l'intermédiaire du processus d'adaptation sensorimotrice aux contraintes extérieures. Ainsi, les travaux pionniers de Shadmehr et Mussa-Ivaldi (1994) ont visé à l'étude de mouvements de pointage avec ou sans application de perturbation exogène du champ de force induite par bras-robot. Les trajectoires des mouvements de pointage, initialement rectilignes et maîtrisées, sont déviées lors de l'application de la perturbation. Cependant, au fil des essais soumis à cette perturbation, les auteurs reportent un retour progressif à des trajectoires rectilignes, témoignant ainsi de l'adaptation à la contrainte exercée. En d'autres termes, le contrôleur se serait mis à jour, intégrant la contrainte extérieure dans la programmation de la commande motrice. Cet effet est d'autant plus prégnant au regard des mouvements réalisés après retrait de la perturbation, les auteurs ayant observé des trajectoires opposées à celles relevées lors de la présentation du champ de force. Ces effets consécutifs témoignent également de l'adaptation à la perturbation, la commande motrice étant toujours programmée en fonction de cette dernière.

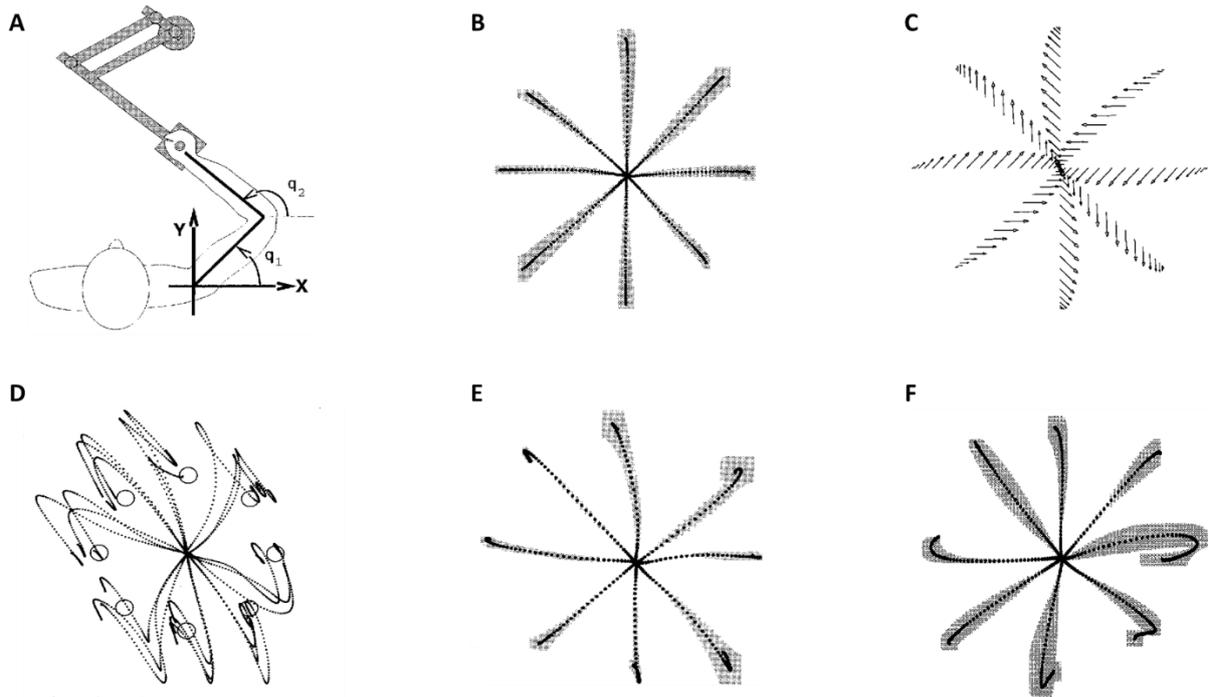


Figure 11. Paradigmes et illustration des résultats obtenus dans l'étude de Shadmehr et Mussa-Ivaldi (1994). **A.** Participant tenant le manipulandum. **B.** Trajectoires typiques de la main sans perturbation. **C.** Directions des perturbations exercées sur la main. **D.** Trajectoires de la main lors des premiers essais où la perturbation est appliquée. **E.** Trajectoires de la main lors des derniers essais où la perturbation est appliquée. **F.** Trajectoires de la main après retrait de la perturbation.

3.1.2. Le modèle interne prédictif

Les modèles internes prédictifs, aussi appelés modèles internes directs, ont pour fonction de réaliser des prédictions sur les conséquences sensorielles et dynamiques de l'action. A cette fin, les modèles internes recevraient des entrées corticales (i.e., états désirés et copie d'efférence), et périphériques (i.e., conditions initiales). Une première prédiction relative aux états futurs du système serait générée dépendamment de ces entrées et serait comparée aux états désirés lors de la programmation de la commande motrice. Cette comparaison agirait comme une première boucle interne permettant d'apporter si nécessaire des modifications à la commande motrice avant exécution du mouvement. Cette boucle permettrait notamment de pallier aux problèmes de délai au délai lié à l'intégration des réafférences sensorielles, et ainsi de corriger pour d'éventuels défauts lors de la planification du mouvement (Priot et al., 2020) et de contrôler l'exécution de mouvements rapides (e.g., saccades oculaires).

Parallèlement à cela, une seconde prédiction serait générée, portant cette fois sur les conséquences sensorielles de l'action réalisée. La prédiction sensorielle établie serait comparée aux réafférences sensorielles associées à l'exécution du mouvement. L'écart entre la prédiction sensorimotrice et le résultat de l'action, reflétant l'erreur associée au mouvement, serait intégré par un comparateur. A noter brièvement que cet écart entre prédiction et réafférences sensorielles peut émaner d'origines multiples, incluant la présence de bruit interne (e.g., imperfections dans le traitement de l'information sensorielle), d'un changement extérieur (e.g., déplacement de l'objet à saisir), d'une inefficience de la commande motrice ou d'une interaction de ces facteurs. Sur la base de cet écart, le comparateur transmettrait un signal d'erreur au contrôleur afin d'ajuster la commande motrice en conséquence, et donc d'ajuster le mouvement en cours d'exécution, ainsi que les commandes motrices ultérieures. En outre, il a été montré que le système nerveux central utilise ces prédictions pour catégoriser les stimuli en provenance de l'environnement de ceux dépendants de nos actions, permettant à terme d'atténuer la saillance des informations liées à nos mouvements et augmentant celle de causes exogènes (Blakemore et al., 2000 ; Bays et al., 2006 ; Kilteni et Ehrsson, 2017). A noter ici que, dans la suite de ce manuscrit, nous nous concentrerons exclusivement sur cette seconde prédiction et le processus comparatif qui l'accompagne.

Ce processus de prédiction a été mis en évidence au moyen de paradigmes expérimentaux visant à analyser les variations de force exercées lors de tâche de préhension (Augurelle et al., 2003 ; Kawato et al., 2003), ou encore les variations d'intensité de force perçue lors d'un toucher réalisé soi-même ou par un objet extérieur (Blakemore et al. 1998 ; Kilteni et al., 2020). Il a en effet été montré que la sensation de toucher est perçue moins intensément lorsque celui-ci est réalisé par une même personne comparativement à un toucher d'intensité identique appliqué par une autre personne ou un robot. Au regard des travaux de Blakemore et collaborateurs (2000), cette atténuation somatosensorielle s'explique par le fait que, lorsque la personne réalise elle-même le mouvement, une prédiction sensorielle des conséquences de ce mouvement est générée, réduisant la saillance des stimuli perçus. Au contraire, lorsque l'action est exécutée par une personne ou un dispositif tiers, cette atténuation n'a pas lieu d'être, impliquant alors une sensation plus importante pour une même intensité de pression lors du toucher.

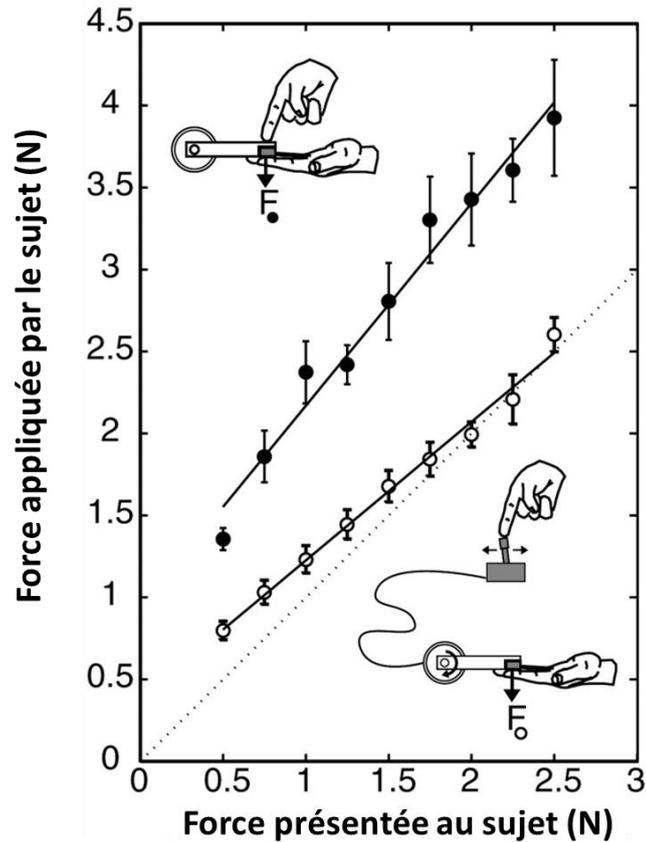


Figure 12. Illustration du paradigme et des résultats principaux obtenus dans l'étude de Shergill et collaborateurs (2003). Après l'application d'une force brève au niveau de la main du participant, ce dernier avait pour tâche de reproduire la force exercée selon deux conditions distinctes. Dans la première condition (représentée en haut), le participant devait exercer la pression directement sur le capteur de force avec son index. Dans la seconde (représentée en bas), le participant manipulait un joystick permettant de modifier la force exercée, évitant alors l'implication des boucles prédictives (Blackemore et al., 1998). Les résultats de la première condition (représentés en noir) montrent que les participants exercent une force nettement supérieure à celle leur ayant été présentée, témoignant de l'atténuation somatosensorielle induite par le processus de prédiction.

3.1.3. Modèles internes et apprentissage

Lors de l'exécution d'un mouvement volontaire, tel qu'un mouvement de pointage, une commande motrice est générée et transmise en périphérie. Parallèlement à cela, la copie d'efférence, ainsi que des informations relatives aux conditions initiales et au mouvement souhaité seraient transmises aux modèles internes prédictifs. Les modèles internes prédictifs produiraient alors une prédiction sensorimotrice des conséquences sensorielles et dynamiques de l'action. Un processus comparatif serait alors mis en place, visant à comparer les réafférences

sensorielles et la prédiction sensorimotrice. La comparaison rendrait ici compte de la différence entre les deux, autrement dit entre la prédiction des conséquences de l'action et le mouvement effectivement réalisé. Il est proposé que la différence entre la prédiction des conséquences de l'action et le résultat reflète l'erreur qui, comme mentionné précédemment, peut avoir des sources multiples. Ce signal d'erreur serait renvoyé du comparateur au contrôleur et servirait de signal d'apprentissage. Ainsi, la commande motrice ultérieure sera programmée dépendamment des conséquences désirées, des conditions initiales, mais également de ce signal d'erreur. La répétition du mouvement permettra ici d'ajuster progressivement les commandes motrices via une mise à jour des modèles internes, menant à une diminution de l'erreur au fil de la pratique physique.

3.1.4. Corrélats neurophysiologiques

Le cervelet a été identifié comme potentiel locus pour le développement et le maintien des modèles internes (Kawato et al., 2003 ; Honda et al., 2017). Des preuves physiologiques et d'imagerie désignent en effet le cervelet, et plus spécifiquement les noyaux cérébelleux profonds, comme centrales dans le processus de prédiction sensorimotrice, suggérant également que l'olive inférieure assurerait la fonction de comparateur (De Zeeuw et al., 1998 ; Ishikawa et al., 2016 ; Tanaka et al., 2020). Ces études s'accordent également sur le postulat selon lequel la mise à jour des modèles internes induite par la pratique physique reposerait sur des adaptations neuronales au niveau du cervelet et des connexions qu'il entretient avec certaines aires extracérébelleuses, telles que M1. Le modèle exposé par Ishikawa et al. (2016) pour expliquer ces adaptations fonctionnelles peut-être résumé comme suit.

Lors de l'exécution d'un mouvement, des entrées corticales (copie d'efférence et mouvement désiré) et périphériques (conditions initiales) seraient intégrés et traités au niveau du cortex cérébelleux et plus spécifiquement au niveau des noyaux cérébelleux profonds. Sur la base de ces entrées, les noyaux cérébelleux profonds génèreraient une prédiction des conséquences sensorielles et dynamiques de l'action. Cette prédiction serait transmise à l'olive inférieure, qui recevrait également des entrées centrales (conséquences désirés) et périphériques (conséquences réelles du mouvement). Agissant comme un comparateur, l'olive inférieure intégrerait le déséquilibre éventuel entre ces entrées, correspondant à l'erreur, et induirait alors des adaptations neuronales *tDLT* au niveau des fibres issues des cellules de Purkinje qui projettent sur les noyaux cérébelleux profonds. Cette *tDLT* entraînerait une réduction transitoire

de l'influence inhibitrice (GABAergique) exercée par les cellules de Purkinje sur les noyaux cérébelleux profonds, contenant le noyau dentelé. L'influence inhibitrice exercée par les cellules de Purkinje sur le noyau dentelé étant réduite, l'action facilitatrice de cette structure sur le thalamus et sur M1 serait augmentée. Il est actuellement proposé que la plasticité *tDLT* au niveau des fibres issues des cellules de Purkinje, ainsi que la désinhibition cérébelleuse au niveau de M1, reflètent la mise à jour des modèles internes suite à la pratique physique.

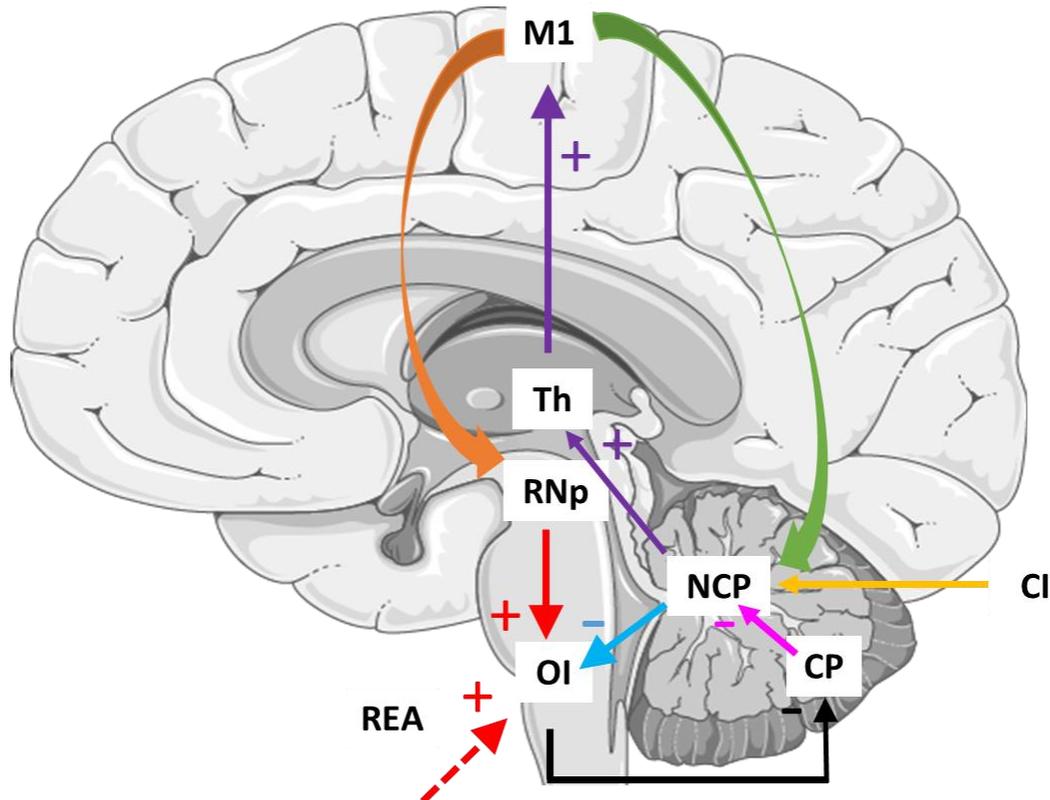


Figure 13. Organisation de la communication cérébello-corticale sous-tendant la mise à jour des modèles internes, basée sur les travaux d'Ishikawa et al. (2016). Des informations relatives aux conséquences désirées du mouvement (flèche orange) parviendrait à l'olive inférieure (OI) par l'intermédiaire du noyau rouge parvocellulaire (RNp). Cet influx, ainsi que celui associé aux réafférences sensorielles (REA), génèreraient des entrées excitatrices (respectivement désignées par les flèches rouges pleine et pointillée) dans l'OI. En parallèle, la copie efférente (flèche verte) parviendrait aux noyaux cérébelleux profonds (NCP). Les NCP produisent alors une prédiction sur les conséquences du mouvement sur la base de cette copie et des conditions initiales (CI, flèche jaune), générant des entrées inhibitrices (flèche bleue) sur l'OI. Fonctionnant comme un comparateur, l'OI intégrerait ces entrées inhibitrices et excitatrices et induirait des adaptations neuronales *tDLT* au niveau des CP (flèche noire). L'influx inhibiteur (flèche rose) des CP vers les NCP, contenant le noyau dentelé, serait transitoirement réduit, participant à une levée d'inhibition du cervelet sur M1 (flèches violettes) via une action sur le thalamus (Th).

Sur le plan neurophysiologique, l'étude de ces adaptations neuronales a notamment été rendue possible via l'implémentation du paradigme de SMT à double-bobines. En appliquant, avant une session de pratique physique, une stimulation conditionnante au niveau du cervelet, suivie d'une stimulation test au niveau du M1 contralatéral, l'on constate que le cervelet exerce une influence inhibitrice au niveau de M1. Cette inhibition, appelée « inhibition cérébello-corticale », serait donc principalement médiée par les projections issues des cellules de Purkinje sur les noyaux cérébelleux profonds, comprenant le noyau dentelé. De manière intéressante, plusieurs études montrent que la pratique physique induit une levée de cette inhibition, menant à une amplitude comparable des PEMs que la stimulation test soit précédée ou non d'une stimulation conditionnante au niveau du cervelet (Baarbé et al., 2014 ; Spampinato et al., 2017).

Un faisceau d'études mené chez l'animal et chez l'humain tend à suggérer que la baisse observée de l'inhibition cérébello-corticale entre le cervelet et M1 suite à la pratique physique reflète la mise à jour des modèles internes (Celnik, 2015 ; Popa et Ebner, 2019). Cette hypothèse est notamment confortée par le fait que ces modulations de connectivité fonctionnelle surviennent dans les stades précoces de l'acquisition motrice qui, comme abordé précédemment, reposeraient de manière prédominante sur l'apprentissage par erreur (Spampinato et al., 2017, 2021). A noter que les travaux de Jarayam et al. (2011) soutiennent également cette hypothèse en montrant une corrélation entre la diminution de l'erreur et la baisse observée d'inhibition cérébello-corticale suite à une tâche d'adaptation sensorimotrice.

En résumé, il est actuellement proposé que les modifications de l'inhibition cérébello-corticale induites par la pratique physique s'expliquent par un phénomène de *tDLT* au niveau du cervelet (Celnik, 2015). Plus spécifiquement, les adaptations neuronales induites par l'olive inférieure impliqueraient une *tDLT* au niveau des projections issues des cellules de Purkinje. Cette *tDLT* entraînerait alors une réduction transitoire de l'influence inhibitrice des cellules de Purkinje sur les aires extra-cérébelleuses et, dans le cas présent, sur le noyau dentelé. L'influence inhibitrice sur cette zone étant réduite, l'action facilitatrice du noyau dentelé sur le thalamus serait augmentée, entraînant la réduction de l'inhibition sur M1 que reportent les études précitées. La mesure de cette baisse d'inhibition est actuellement considérée comme un marqueur neurophysiologique de la mise à jour des modèles internes suite à une session de pratique physique.

3.2. Imagerie motrice et modèles internes

3.2.1. Implication des modèles internes durant l'imagerie motrice

Le postulat selon lequel les modèles internes sont impliqués durant l'imagerie motrice s'est développé parallèlement à l'idée selon laquelle des modèles internes interviennent dans le contrôle du mouvement réel (Miall et Wolpert, 1996). Ces auteurs proposent que, si l'imagerie motrice implique la génération d'une commande motrice inhibée, une copie d'efférence serait malgré tout transmise aux modèles internes prédictifs. Durant l'imagination du mouvement, ces modèles intégreraient cette copie d'efférence et fourniraient ensuite une prédiction des conséquences sensorielles et dynamiques de l'action si celle-ci avait été réellement exécutée. Ce faisant, le système nerveux central disposerait d'une estimation sur les propriétés relatives au mouvement imaginé (e.g., durée du mouvement imaginé). De fait, l'isochronie entre imagerie motrice et exécution d'action serait due à l'engagement des modèles internes durant l'imagerie motrice, fournissant cette estimation dépendamment de la commande motrice reçue et des conditions initiales.

L'implication des modèles internes prédictifs durant l'imagination du mouvement a pu être suggérée via l'utilisation de paradigmes expérimentaux divers, incluant l'adaptation sensorimotrice (Michel et al., 2013 ; Rannaud Monany et al., 2022, Annexe 2 de ce manuscrit) et les paradigmes d'atténuation tactile (Kilteni et al., 2018). Dans leur étude de 2018, Kilteni et collaborateurs ont montré l'implication des modèles internes pendant l'imagerie motrice en adaptant les paradigmes permettant l'étude du phénomène d'atténuation somatosensorielle, décrits dans la partie 3.1.2. de ce manuscrit. Les résultats témoignent du fait qu'imagerie motrice et exécution d'action conduisent à une atténuation somatosensorielle comparable et suggèrent donc que les deux induisent la génération d'une prédiction minimisant l'intensité avec lesquels sont perçus les stimuli relatifs à l'action, que celle-ci soit exécutée ou imaginée.

Ces résultats corroborent ici l'hypothèse d'une équivalence computationnelle entre imagerie motrice et exécution d'action, impliquant toutes deux les modèles internes prédictifs. Les auteurs fournissent ainsi une preuve comportementale à l'appui de l'implication des modèles internes prédictifs durant l'imagerie motrice, et proposent le cervelet comme substrat neurophysiologique commun dans la génération des prédictions relatives aux conséquences des actions exécutées comme imaginées.

3.2.2. Modèles internes et pratique mentale

Un nombre croissant d'études corrobore l'hypothèse selon laquelle l'amélioration des performances motrices observées suite à la pratique mentale implique la mise à jour de modèles internes (Gentili et al., 2006, 2010 ; Dahm et Rieger, 2019). Cette mise à jour ne peut cependant pas advenir de la même manière pour les pratiques mentale et physique. Une distinction notable entre ces processus repose sur l'intégration des réafférences sensorielles, présentes durant l'exécution de l'action mais pas durant l'imagerie motrice. Or, comme mentionné précédemment, la perception et l'intégration de ces réafférences est d'importance dans le processus de mise à jour des modèles internes et l'ajustement de la commande motrice. Comment alors l'apprentissage moteur par pratique mentale permettrait-il de mettre à jour les modèles internes ?

Gentili et al. (2010) proposent une réponse à cette question, dans laquelle le processus de prédiction sensorimotrice occupe une place centrale. Lorsque l'on imagine un mouvement (e.g., pointer vers une cible), une commande motrice est générée par le contrôleur. Parallèlement à cela, une copie efférente est également générée et transmise aux modèles internes prédictifs. Sur la base de la copie efférente et des conditions initiales, les modèles internes prédictifs génèrent une prédiction sensorimotrice sur les états futurs du membre supérieur. Si la commande motrice est imprécise, les modèles internes prédictifs prédisent un état final non souhaité pour le bras (par exemple, pointer à côté de la cible au lieu de l'atteindre). Il est proposé que, pendant la pratique mentale, le comparateur intègre l'écart entre le résultat souhaité et la prédiction sensorimotrice générée par les modèles internes prédictifs. Cette information serait renvoyée du comparateur au contrôleur comme un signal d'apprentissage interne, permettant un ajustement de la future commande motrice malgré l'absence de réafférences sensorielles.

En résumé, si la mise à jour des modèles internes induite par la pratique physique implique notamment l'intégration des réafférences sensorielles, la pratique mentale induirait cette mise à jour via la comparaison de signaux internes.

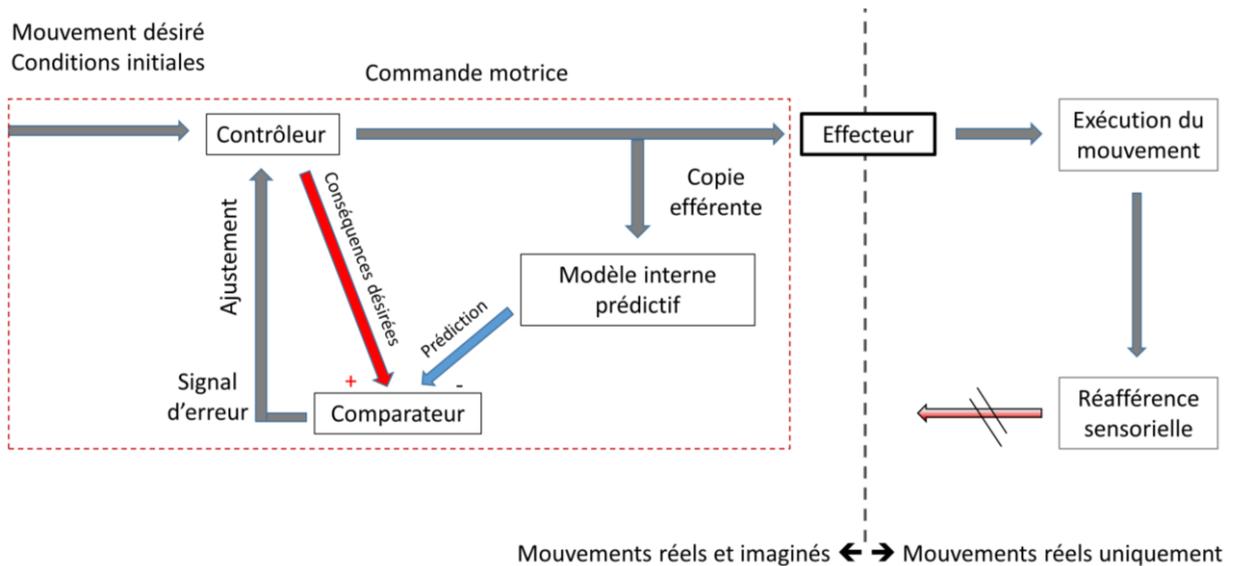


Figure 14. Illustration représentant l'implication des modèles internes pendant l'imagerie motrice. Pendant l'imagination d'un mouvement, une copie efférente serait transmise aux modèles prédictifs. La différence entre la prédiction (flèche bleue) et les conséquences désirées (flèche rouge) serait ici intégrée par le comparateur et servirait de signal d'erreur interne. Ce signal serait réinjecté en entrée du contrôleur, conduisant à une forme d'apprentissage « auto-supervisé », permettant à terme un ajustement de la commande motrice malgré l'absence de réafférence sensorielle.

3.2.2.1. Corroboration neurophysiologique

Si l'on considère la littérature au regard de la pratique physique, l'implication et la mise à jour des modèles internes durant la pratique mentale pourrait se traduire, sur le plan neurophysiologique, par des adaptations neuronales entre le cervelet et M1 (cf. partie 3.1.4. de ce chapitre). Ces adaptations pourraient se traduire par une levée de l'inhibition cérébello-corticale sur M1. L'observation de telles adaptations suite à une session de pratique mentale pourrait corroborer, au niveau neurophysiologique, les résultats de Kilteni et collaborateurs (2018), apportant une preuve nouvelle de l'implication des modèles internes dans l'imagerie motrice et la pratique mentale. Or, bien que des études en neuromodulation (Tanaka et al., 2018), en neuroimagerie (Hardwick et al., 2018) et dans le domaine clinique (Saunier et al., 2021), attestent d'une implication du cervelet dans l'imagerie motrice, la question des adaptations fonctionnelles entre le cervelet et M1 induites par la pratique mentale fait actuellement défaut dans la littérature.

Dans la deuxième étude de ce manuscrit, nous avons cherché à apporter des éléments de réponse sur ce point en testant, via la SMT à double-bobines, de potentielles modulations de la connectivité fonctionnelle entre le cervelet et M1 suite à une session de pratique mentale. Nous avons formulé l’hypothèse selon laquelle la pratique mentale pourrait induire une baisse de l’inhibition cérébello-corticale, témoignant indirectement du processus de mise à jour des modèles internes suite à cette pratique.

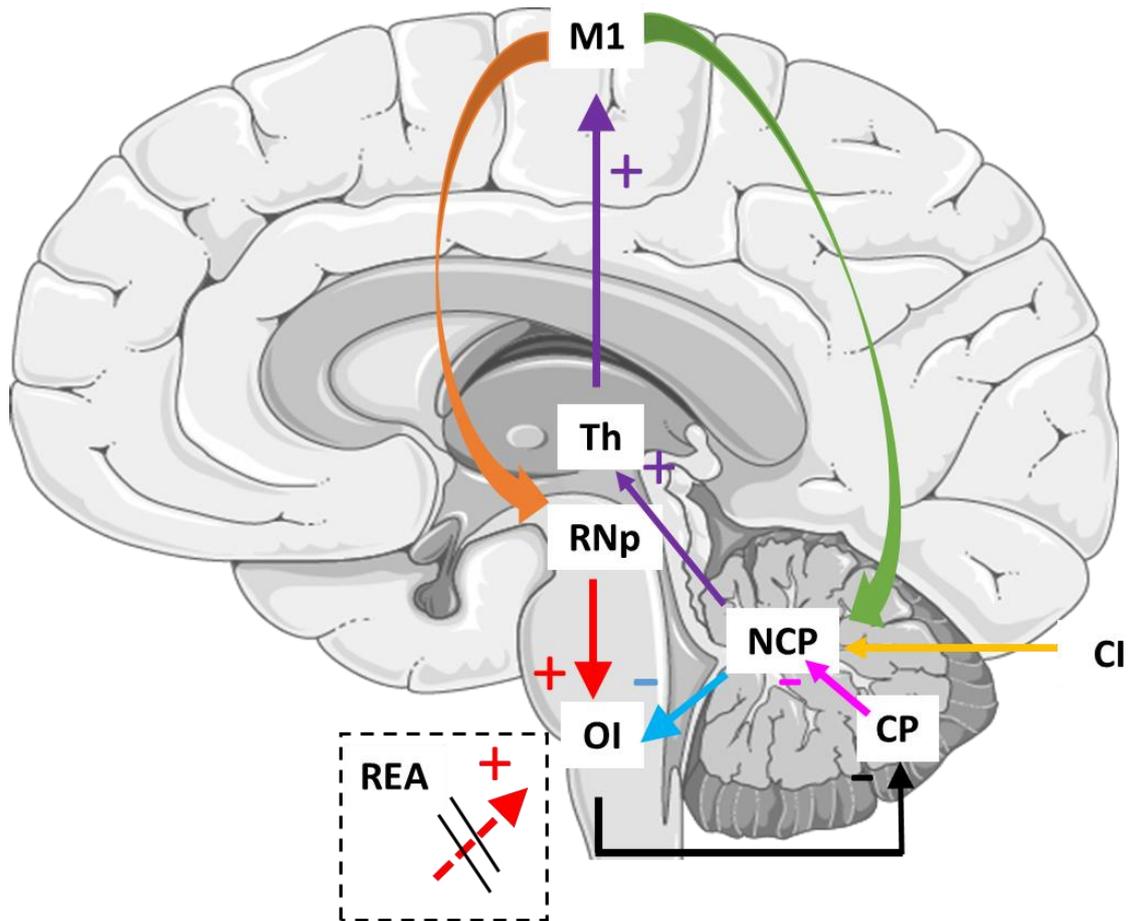


Figure 15. Illustration de l’hypothèse faite quant à l’implication du cervelet dans la pratique mentale et la mise à jour des modèles internes. Si la pratique mentale induit une mise à jour des modèles internes, alors celle-ci devrait induire des adaptations fonctionnelles au niveau des voies reliant le cervelet et M1, menant à une diminution de l’inhibition exercée par le cervelet sur M1. Cela suppose également que les informations internes transmises au comparateur (i.e., en l’absence d’entrées liées aux réafférences sensorielles) suffisent à induire de telles adaptations. CI : Conditions initiales ; CP : Cellules de Purkinje ; M1 : Cortex moteur primaire ; NCP : Noyaux cérébelleux profonds ; OI : Olive inférieure ; REA ; réafférence sensorielle ; RNp : Noyau rouge parvocellulaire ; Th : Thalamus.

3.2.2.2. La réafférence sensorielle

Comme mentionné précédemment, un facteur notable dans la démarcation des pratiques physique et mentale est la réafférence sensorielle ; présente dans le premier cas, mais pas dans le second. De fait, certains auteurs ont suggéré que l'absence de réafférence sensorielle durant la pratique mentale soit l'une des sources explicatives de l'infériorité des gains observée durant cette dernière, lorsque comparée à la pratique physique (Gentili et al., 2010). Spécifiquement, l'absence de réafférences sensorielles pendant la pratique mentale rendrait la mise à jour des modèles internes plus variables comparativement à la pratique physique. Les données de l'étude menée par Gentili et al. (2010) sur les durées du mouvement soutiennent cette assertion en montrant une variabilité plus importante pour la pratique mentale comparativement à la pratique physique, autant au regard des durées associées aux mouvements imaginés pendant la session de pratique mentale que de celles associées aux mouvements physiquement exécutés après celle-ci.

Une autre méthode pour aborder cette question pourrait être d'étudier les effets des pratiques mentale et physique sur des paramètres de performance motrice que nous pouvons supposer être inégalement sensibles à la présence ou à l'absence de réafférences sensorielles. Nous prendrons ici comme exemple la fluidité du mouvement, paramètre d'intérêt dans la troisième étude de ce manuscrit.

La fluidité du mouvement peut être définie comme notre capacité à réaliser des mouvements continus, sans intermittences (Balasubramanian et al., 2015). Il s'agit d'un paramètre de performance motrice caractéristique d'un mouvement bien maîtrisé (Sejnowski, 1998). Ce paramètre peut être évalué au regard du profil de vitesse associé au mouvement, et plus précisément via le nombre de pics de vitesse associés à ce mouvement. Si l'on considère, par exemple, un mouvement de pointage de cible, la réalisation d'un mouvement précis et fluide donne un profil de vitesse présentant la forme d'une courbe en cloche, comprenant une phase d'accélération, permettant de quitter le point de départ et de se rapprocher rapidement de la cible, suivi d'une phase de décélération, permettant l'atteinte de la cible sans dépassement. Ce profil de vitesse ne comprendra alors qu'un seul pic de vitesse, trahissant le fait que l'atteinte de la cible n'a nécessité qu'un seul mouvement. En revanche, lorsque le mouvement est imprécis, des mouvements de corrections sont nécessaires afin d'atteindre la cible, ce qui se traduit par l'apparition de pics de vitesse supplémentaires.

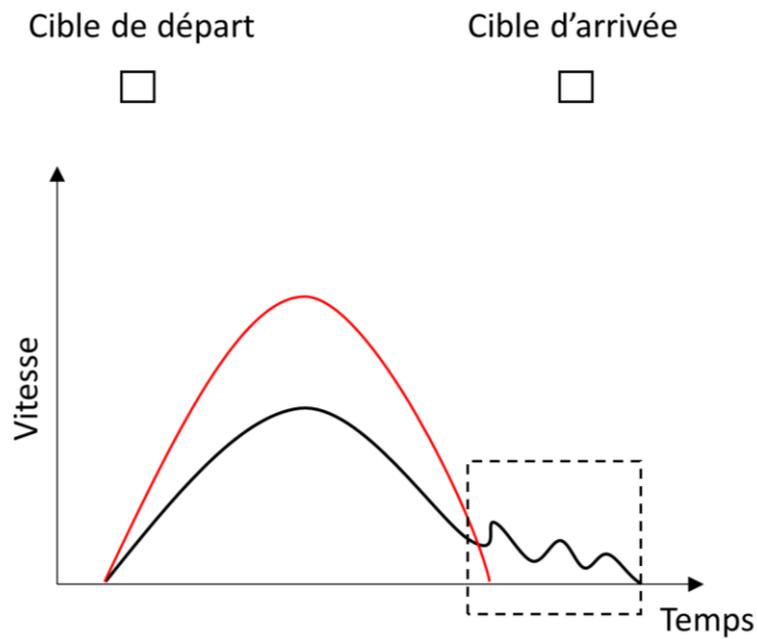


Figure 16. Illustration représentant des profils de vitesse associés à un mouvement fluide (en rouge) ou à un mouvement plus erratique (en noir) lors d'une tâche d'atteinte de cible. Un mouvement parfaitement fluide et précis comporte une phase d'accélération et de décélération permettant l'atteinte de la cible sans dépassement. En cas d'imprécision, des mouvements correctifs sont nécessaires pour atteindre la cible, reflétés par l'apparition de pics de vitesse supplémentaires (encadré noir en pointillé).

Des études montrent que la pratique physique permet d'améliorer ce paramètre de performance, menant à l'exécution de mouvements plus fluides (Balasubramanian et al., 2012). Nous ne disposons cependant pas d'informations quant aux effets de la pratique mentale sur ce paramètre. Or, il est proposé que ce paramètre de fluidité reflète la précision relative à la commande motrice initiale (Harris et Wolpert, 1998). En effet, si la commande motrice initiale est parfaitement précise, un seul geste (et donc un seul pic de vitesse) serait nécessaire pour atteindre la cible. En revanche, en cas d'imprécision liée à la commande, le mouvement ne permettra pas d'atteindre ladite cible, nécessitant alors l'implémentation de mouvements correctifs. La production de mouvements plus fluides suite à la pratique comparativement à avant pourrait alors refléter une mise à jour plus efficace des modèles internes, tandis que des mouvements moins fluides reflèteraient une mise à jour plus variable de ces derniers. Dans l'étude 3 de ce manuscrit, nous nous sommes intéressés aux effets respectifs des pratiques mentale et physique sur plusieurs paramètres, incluant la fluidité du mouvement, que nous avons quantifié par le nombre de pics de vitesse.

Nous avons abordé dans cette partie quelle pouvait être l'implication des modèles internes dans l'apprentissage moteur, de même que les spécificités relatives à la pratique mentale et à la pratique physique au regard de cette implication. La prochaine partie sera consacrée à la consolidation motrice, testée dans l'étude 4, en lien avec ces formes de pratique.

3.4. Consolidation motrice

Lorsqu'une habileté motrice est acquise, elle se doit d'être préservée afin de pouvoir être réutilisée ultérieurement. La consolidation motrice désignera ici l'ensemble des processus permettant de transformer des connaissances motrices, initialement fragiles, en mémoires motrices robustes et réutilisables à long terme (Krakauer et Shadmehr, 2008). Cette consolidation motrice peut être considérée selon plusieurs stades, du précoce au tardif, durant lesquels interviennent plusieurs mécanismes, observables sur les plans comportemental et neurophysiologique.

Dans les stades initiaux de la consolidation motrice, les habiletés acquises sont fragiles et peu stables. Autrement dit, celles-ci seraient davantage susceptibles d'être influencées par l'interférence que pourrait causer l'apprentissage d'un second mouvement immédiatement après l'acquisition du premier. Cette assertion a fait l'objet de nombreuses corroborations expérimentales, montrant que les capacités à mémoriser une habileté motrice étaient diminuées lorsqu'un deuxième apprentissage était réalisé immédiatement après le premier (Walker et al., 2003 ; Krakauer et al., 2005). Certaines études montrent également que l'apprentissage d'une tâche motrice peut provoquer une baisse de la capacité à apprendre une seconde tâche (Sing et Smith, 2010). Dans les deux cas, il est intéressant de constater qu'un intervalle de temps suffisant entre les deux sessions de pratique physique permet de diminuer ces effets d'interférence, laissant supposer l'existence d'un mécanisme neurophysiologique prenant place suite à une session de pratique et qui, si le temps est suffisant, minimiserait le risque qu'un apprentissage interfère sur un autre.

Ce mécanisme a notamment fait l'objet d'une étude réalisée par Cantarero et al. (2013). La littérature suggère que le stade tardif de l'acquisition motrice repose, entre autres, sur l'induction de *t*PLT au niveau de M1 (Spampinato et al., 2017). Certaines études ont cependant montré que l'induction de *t*PLT durant la phase de pratique physique pouvait limiter la capacité

à induire davantage de *t*PLT dans un intervalle de temps, variable, suivant cette pratique. Ce mécanisme, qualifié d'occlusion de la *t*PLT, permettrait de minimiser l'interférence que pourrait causer l'apprentissage d'un nouveau mouvement sur celui venant d'être appris. L'étude réalisée par Cantarero et al. (2013) a mené à deux résultats principaux. Dans un premier temps, ceux-ci ont montré que les individus présentant le taux d'occlusion le plus important étaient ceux résistant le mieux à l'interférence. Dans un second temps, les résultats soulignent également que, plus cette occlusion de *t*PLT est importante, meilleures sont les performances motrices le jour suivant. Cela suggère un rôle important de l'induction de *t*PLT et de son occlusion dans les stades tardifs de l'acquisition motrice et précoces de la consolidation motrice, respectivement. La phase précoce de la consolidation motrice impliquerait donc, de manière importante, la modulation de la *t*PLT au niveau de M1.

De manière intéressante, les travaux d'Avanzino et al. (2015) permettent également de suggérer l'intervention de ce mécanisme suite à une session pratique mentale. En utilisant la technique de stimulation associative appariée en complément des mesures SMT, ceux-ci ont montré que la pratique mentale pouvait effectivement être à l'origine d'une occlusion de *t*PLT. Cet ensemble d'études tend à suggérer que les stades précoces de la consolidation motrice impliqueraient un mécanisme d'occlusion de la *t*PLT commun, ou du moins similaire, aux pratiques physique et mentale (Debarnot et al., 2010).

La consolidation motrice impliquera ensuite suite d'autres processus qui, par le passage du temps ou du sommeil, permettront le développement d'une mémoire motrice plus robuste. Au regard du passage du temps (au sein d'une même journée), les travaux en imagerie fonctionnelle de Shadmehr et Holcomb (1997) suggèrent l'activation de réseaux différents immédiatement après la phase d'acquisition et six heures après celle-ci. Si les aires préfrontales sont sollicitées immédiatement après l'acquisition, la réalisation de la tâche six heures plus tard sollicitera davantage les aires pré-motrices, pariétales et cérébelleuses, traduisant selon les auteurs un changement dans la représentation de l'action apprise. La consolidation motrice reposera également sur des processus intervenant lors du sommeil, impliquant notamment des interactions fonctionnelles entre M1, le striatum, et l'hippocampe (Wenderoth, 2018). Ces distinctions entre passage du temps et sommeil suggèrent l'existence de processus multiples intervenant dans la consolidation motrice, propres au passage du temps et au sommeil.

Sur le plan comportemental, la consolidation motrice s'observe par un maintien ou une amélioration des performances d'une session de pratique, physique ou mentale, à une autre, ce que l'on qualifie respectivement de stabilisation et de gains « hors-ligne ». Plusieurs études se sont attachées à déterminer les effets de la pratique mentale sur la consolidation motrice et ce, notamment après une nuit de sommeil (Debarnot et al., 2009 ; Di Rienzo et al., 2016 ; Doyon et Benali, 2009 ; Hardwick et al., 2013). Par exemple, dans l'étude de Debarnot et collaborateurs (2009), les auteurs ont mesuré la vitesse et la précision des participants immédiatement avant, immédiatement après et un jour après des sessions de pratiques physique et mentale basées sur une tâche de séquence motrice manuelle. Les résultats montrent une amélioration de la performance lors de l'acquisition motrice, ainsi que des gains hors-ligne le jour suivant et ce, pour les deux formes de pratique. Ces résultats ont été répliqués et étendus à d'autres paramètres de performance par Bonassi et al. (2020), supportant donc l'idée selon laquelle la pratique mentale permettrait une amélioration des performances au-delà de la phase d'acquisition motrice.

Peu d'études ont cherché à déterminer quels étaient les mécanismes neurophysiologiques associés à la consolidation motrice induite par pratique mentale. Dans leur étude pionnière, Pascual-Leone et al. (1995) ont cependant apportés des éléments de réponse sur ce point. Ici, les auteurs ont utilisé la SMT pour sonder la plasticité, au niveau de M1, induite par pratiques physique et mentale d'une séquence motrice manuelle sur cinq jours consécutifs. Des positions distantes de 1 centimètre ont été stimulées successivement, permettant l'obtention d'une carte présentant les probabilités d'obtenir un PEM avec une amplitude pic à pic d'au moins 0.05 millivolt au niveau des muscles répondant à la stimulation. Les résultats témoignent, en premier lieu, d'un accroissement des zones de M1 contrôlant le mouvement des doigts sollicités dans la tâche pour la pratique physique, suggérant pour les auteurs un phénomène de réorganisation corticale induit par la pratique. Dans un second temps, et comme illustrée sur la figure ci-dessous, l'étude de Pascual-Leone et collaborateurs a montré que cette réorganisation corticale faisait également suite à la pratique mentale.

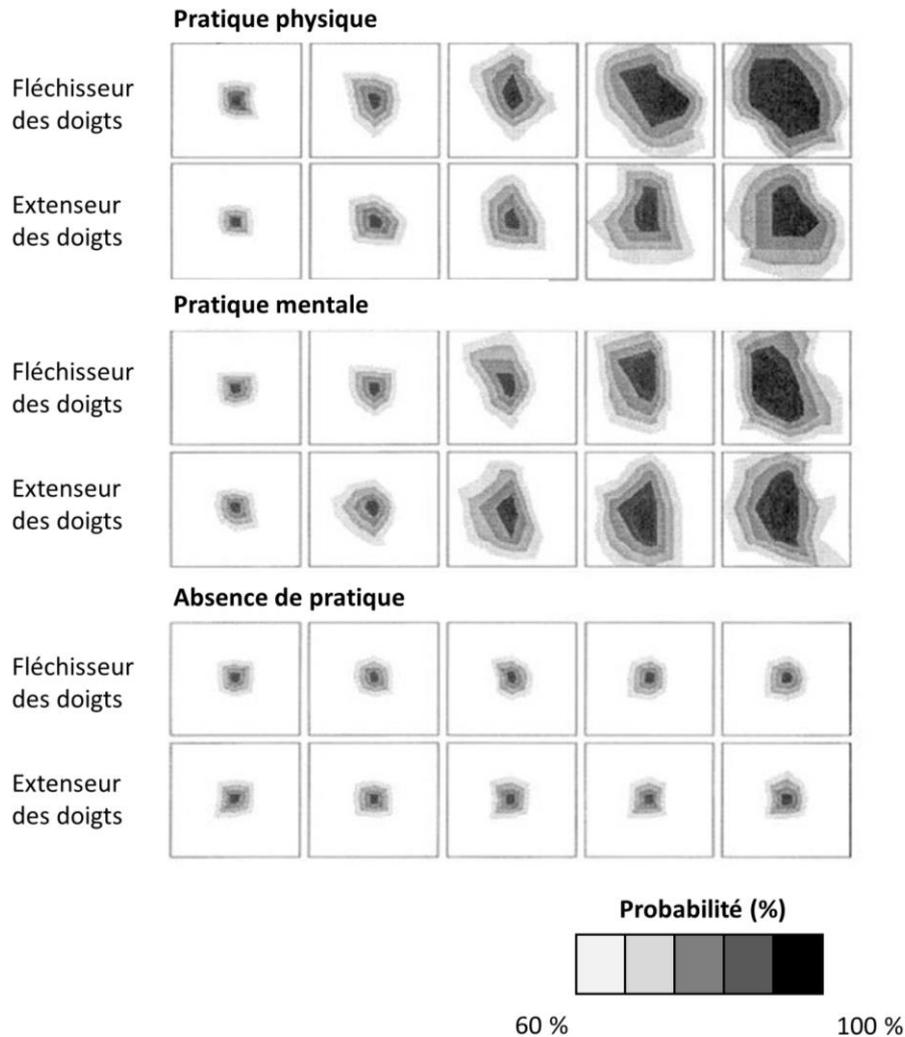


Figure 17. Adaptée de Pascual Leone et al. (1995). Réorganisation corticale induite par un protocole d'apprentissage moteur de séquences motrices manuelles par pratique physique (en haut), mentale (au milieu) et en l'absence de pratique (en bas). Les cartographies corticales ci-dessus ont été obtenues via la stimulation magnétique transcrânienne. L'accroissement des zones corticales susceptibles d'évoquer la réponse électromyographique attendue suite aux pratiques physique et mentale témoignerait ici d'adaptations neuronales communes à ces deux formes de pratique.

Les travaux de Pascual-Leone invitent donc à considérer que la consolidation motrice induite par pratique mentale impliquerait des adaptations neuronales au niveau de M1, menant à une réorganisation corticale comparable à ce qui est observé pour la pratique physique.

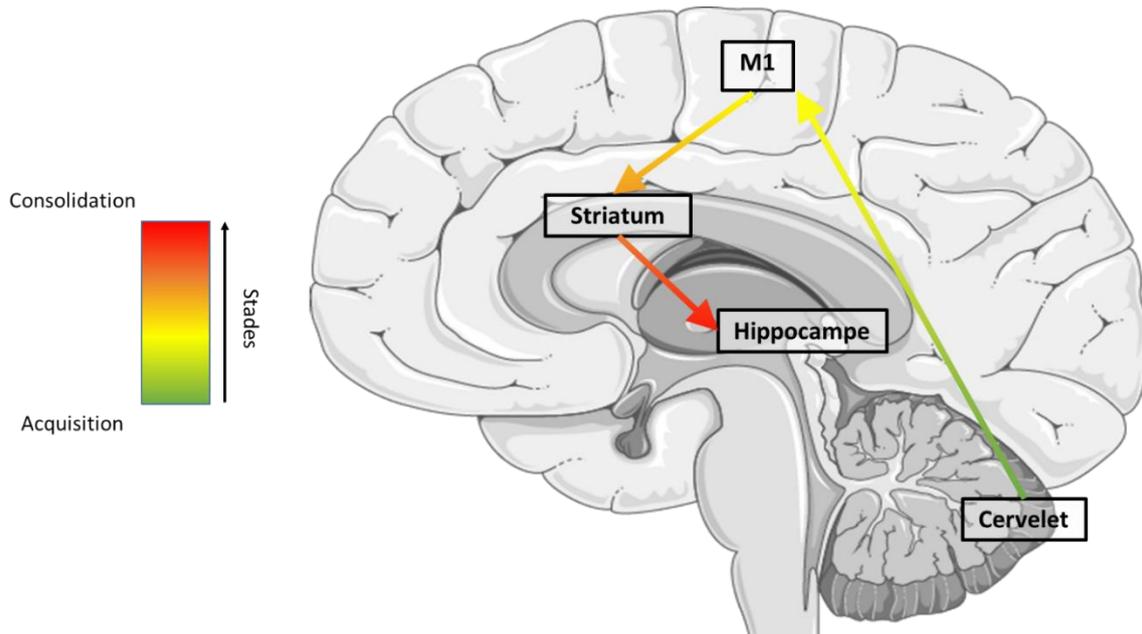


Figure 18. Illustration présentant de manière simplifiée la contribution relative des différentes régions cérébrales au cours de l'acquisition et de la consolidation motrices, telle qu'abordée dans ce chapitre. Les phases précoces de l'acquisition motrice sont marquées par une implication du cervelet, fortement impliqué dans l'apprentissage par erreur et la mise à jour des modèles internes via une plasticité de type dépression à long-terme. Il est proposé que les stades plus tardifs de l'acquisition, ainsi que la consolidation motrice, fassent intervenir des mécanismes de plasticité de type potentialisation à long-terme au niveau du cortex moteur primaire (M1), de même que des interactions fonctionnelles entre M1, le striatum et l'hippocampe

Nous avons abordé ici l'acquisition et la consolidation motrice induites par pratiques physique et mentale. Au regard de l'acquisition motrice, la littérature fournie des résultats comportementaux suggérant que l'amélioration de la performance motrice suite à la pratique mentale reposerait sur la mise à jour des modèles internes, hypothèse que nous testons sur le plan neurophysiologique dans l'étude 2 de ce manuscrit. Toutefois, l'absence de réafférences sensorielles pendant la pratique mentale pourrait induire une mise à jour plus variable de ces modèles, ce que nous proposons de tester dans l'étude 3 de ce manuscrit. Nous nous sommes enfin consacrés à la présentation de la consolidation motrice au regard des pratiques mentale et physique.

Nous présenterons ci-après quelques méthodes permettant potentiellement d'optimiser les effets de la pratique mentale sur la performance et ce, au regard de l'acquisition et de la consolidation motrices.

4. Optimiser l'usage de l'imagerie motrice dans l'apprentissage moteur

4.1. Couplage avec d'autres méthodes

Les effets favorables de la pratique mentale sur la performance motrice, ainsi que ses effets sur le système neuromusculaire, ont fait l'objet d'un intérêt grandissant dans le domaine de la réhabilitation motrice fonctionnelle, par exemple dans le cadre d'immobilisations (Rannaud Monany et al., 2022, Annexe 3 de ce manuscrit). L'idée derrière cela est sommairement que, si l'imagerie motrice et la pratique mentale sollicitent les structures normalement impliquées dans l'exécution du mouvement et favorisent l'apprentissage moteur, alors l'implémentation de protocoles de pratique mentale permettrait de minimiser les effets délétères de l'immobilisation et d'aider au réapprentissage moteur post-immobilisation.

Se pose alors la question de l'utilisation optimale de ces méthodes. Autrement dit, quels seraient les leviers sur lesquels agir pour maximiser les effets bénéfiques de l'imagerie motrice, et de la pratique mentale, et ainsi d'optimiser leur usage dans un cadre appliqué ? A cette fin, plusieurs pistes ont été proposées. Pour n'en citer que quelques-unes, Fusco et al. (2019) ont récemment mis en évidence les bienfaits de ce qu'ils qualifient « d'imagerie motrice dynamique ». Celle-ci consiste en la réalisation de mouvements simples concomitants à l'imagination de mouvements plus complexes impliquant le ou les mêmes effecteurs (e.g., effectuer un mouvement d'oscillation des jambes tout en imaginant un mouvement de marche ou de course). Au regard des mesures d'isochronie réalisées dans cette étude, ces auteurs ont pu montrer que l'imagerie motrice dynamique conduisait à de meilleures performances (isochronie plus importante entre imagerie motrice et exécution de l'action), lorsque comparée à l'imagerie motrice « statique ». Sur un versant plus neurophysiologique, les travaux de Bonassi et al. (2017) ont également montré l'intérêt de combiner stimulation nerveuse périphérique et pratique mentale. L'application de stimulations nerveuses périphériques pendant la pratique mentale menait en effet à un gain de performance, ainsi qu'à une induction de *t*PLT plus importante, comparativement à la pratique mentale seule.

4.2. Le cas de l'exercice aérobie

L'exercice physique de type aérobie, que nous appellerons exercice aérobie pour éviter toute confusion avec la pratique physique, peut être défini comme une activité qui stimule la fonction

cardiorespiratoire, et au cours de laquelle la majeure partie de l'énergie est produite par l'oxydation des substrats énergétiques dans les muscles. Cette forme d'exercice correspond à ce que l'on désigne plus communément sous le terme d'exercice d'endurance, où le corps sera mobilisé dans la production de mouvements rythmiques pendant un temps donné. Ainsi, et à titre d'exemple, la marche, la course, le pédalage ou encore la natation peuvent être définis comme des exercices aérobies. Ce type d'exercice est reconnu pour ses bienfaits au niveau physique, permettant notamment la préservation et l'amélioration de notre condition cardiorespiratoire (Nystoriak et Bhatnagar, 2018).

Outre les avantages précités, les effets positifs de l'exercice aérobic sur la fonction cognitive sont également bien établis dans la littérature (Smith et al., 2010). Au regard de l'apprentissage moteur, plusieurs études ont montré que la pratique physique associée à de l'exercice aérobic pouvait conduire à un gain de performances motrices supérieur lorsque comparé à une pratique physique seule (Roig et al., 2013 ; Statton et al., 2015). Bien que nos connaissances sur les mécanismes comportementaux et neurophysiologiques sous-jacents à cet effet de l'exercice soient incomplètes, un faisceau d'études permet de suggérer que l'effet favorable de l'exercice sur la pratique physique est due à une potentialisation des phénomènes de neuroplasticité induits pendant et suite à cette pratique. Par exemple, l'exercice aérobic induirait une diminution transitoire de la SICI au niveau de M1 (Singh et al., 2014, 2015), ce qui aurait pour effet de faciliter l'induction de *t*PLT au sein de ce dernier lors de l'acquisition motrice (El-Sayes et al., 2018). De même, l'exercice physique participerait à une augmentation de l'activité du système noradrénergique (Segal et al., 2012) ainsi que de la circulation du facteur neurotrophique dérivé du cerveau (ou BDNF pour « brain-derived neurotrophic factor », Clos et al., 2021), tous deux impliqués dans la consolidation des apprentissages (Bekinschtein et al., 2014 ; Kuo et al., 2021).

Deux variables ont été identifiées comme importantes dans la modulation des effets de l'exercice aérobic sur la performance motrice, à savoir l'intensité de l'exercice aérobic (e.g., modérée ou élevée) et l'ordre dans lequel les passations sont effectuées (i.e., réalisation de l'exercice aérobic avant ou après la session de pratique physique). Il a par exemple montré qu'un exercice aérobic d'intensité élevée, réalisé avant (Skriver et al., 2014) ou après (Roig et al., 2013) la pratique physique, avait un effet favorable sur la consolidation motrice, mais sans effet sur l'acquisition motrice. Pour une intensité moindre, Statton et al. (2015) montrent que la réalisation d'un exercice d'intensité modérée avant la pratique physique augmente les

performances liées à l'acquisition, mais sans effet sur la consolidation motrice. Les travaux de Thomas et al. (2016) suggèrent que l'exercice d'intensité modérée aurait un effet bénéfique sur la consolidation motrice lorsque réalisé après la pratique physique. A noter cependant que cet effet serait moins important que pour un exercice de haute intensité. Au regard, premièrement, de l'acquisition motrice, il est proposé que l'exercice aérobic de haute intensité ne soit pas optimal et ce en raison de la fatigue, de la douleur ou encore de la déshydratation, induites par celui-ci (Cian et al., 2001 ; Tomporowski et al., 1987). L'impact plus important de l'exercice aérobic à haute intensité sur la consolidation motrice a été interprété comme dépendant notamment de la relation entre l'expression et la circulation du BDNF et l'intensité de l'exercice : plus l'exercice est intense, plus ses effets au regard de l'expression et de la circulation du BDNF seront importants (Ferris et al., 2007).

Nous pourrions supposer que, si l'amélioration de la performance suite aux pratiques physique et mentale impliquent des mécanismes communs, l'exercice aérobic pourrait également agir favorablement sur la pratique mentale. Cependant, nous ne disposons pas actuellement d'informations quant aux effets que pourrait avoir la réalisation d'un exercice aérobic sur l'acquisition et la consolidation motrice induites par cette pratique. Dans l'étude 4 de ce manuscrit, nous nous sommes intéressés à ce sujet et avons évalué les effets d'un exercice aérobic d'intensité modérée, réalisé avant ou après la pratique mentale, sur l'acquisition motrice et la consolidation motrice. Nous avons pour hypothèses de travail que la réalisation d'une session d'exercice aérobic avant la pratique mentale potentialiserait la phase d'acquisition motrice, tandis que sa réalisation suite à la pratique mentale potentialiserait la phase de consolidation motrice.

PROBLEMATIQUE GENERALE

L'imagerie motrice sollicite le système sensorimoteur et module l'excitabilité de la voie corticospinale de manière cohérente avec ce qui est observé lors de l'exécution réelle du mouvement correspondant. L'hypothèse est faite selon laquelle l'imagerie motrice pourrait être considérée comme une commande motrice, inhibée à différents niveaux de la voie corticospinale. La pratique basée sur l'imagerie motrice, ou pratique mentale, améliore la performance motrice via des adaptations neurales au niveau sensorimoteur et permettrait une mise à jour des modèles internes du mouvement. De nombreuses interrogations demeurent cependant quant aux mécanismes impliqués dans l'imagerie motrice et la pratique mentale, tant dans l'inhibition de la commande motrice générée durant le processus d'imagerie que dans les adaptations neuronales sous-tendant la pratique mentale.

Si l'imagerie motrice induit une commande motrice, inhibée aux étages corticaux et spinaux, nous pourrions supposer que celle-ci induirait une augmentation de la SICI, reflétant une inhibition de la commande motrice au niveau cortical. Toutefois, la modulation de la SICI fait actuellement l'objet de résultats contradictoires dans la littérature ; certaines études montrant plutôt une diminution de celle-ci. En utilisant la SMT à double-impulsions avec une méthode de chasse au seuil, nous apportons, dans une première étude, des éléments de réponse quant à la modulation de la SICI lors de l'imagerie motrice. Nous suggérons notamment une augmentation de la SICI durant l'imagination du mouvement lorsque les paramètres de SMT permettent de minimiser la contamination des données par l'activité des réseaux neuronaux intracorticaux facilitateurs. L'interprétation proposée des résultats serait que cette augmentation de SICI induite par imagerie motrice agirait comme un mécanisme d'inhibition, au niveau cortical, de la commande motrice.

Si la commande générée pendant le processus d'imagerie motrice est inhibée, une copie d'efférence serait malgré tout transmise aux modèles internes prédictifs, permettant l'élaboration d'une prédiction sensorimotrice relative au mouvement imaginé. Dans une seconde étude, nous avons cherché à déterminer l'implication du cervelet, structure identifiée comme centrale dans le développement des modèles internes, lors d'une session de pratique mentale. Nous avons mesuré la connectivité fonctionnelle entre le cervelet et M1 à l'aide de la SMT à double-bobines avec une méthode de chasse au seuil. Dans cette étude, nous révélons une réduction de l'inhibition cérébelleuse suite à la pratique mentale, reflétant des mécanismes d'adaptations neuronales supportant la mise à jour des modèles internes.

Considérer la pratique mentale à l'aune du concept de modèles internes soulève la question de la réafférence sensorielle. En effet, si la pratique mentale implique les modèles internes, elle n'implique cependant pas l'ensemble des réafférences sensorielles associées à l'exécution du mouvement. Or, il est proposé que ces réafférences jouent un rôle prédominant dans la mise à jour des modèles internes lors de l'apprentissage moteur. Dans une troisième étude, nous avons mesuré des paramètres de performances pour lesquels nous supposons une sensibilité différente à la présence ou à l'absence de ces réafférences sensorielles, et avons comparé pratiques physique et mentale. Cette étude révèle notamment des gains de performances plus importants pour la pratique physique comparativement à la pratique mentale au regard de la fluidité du mouvement. Nous proposons que cette amélioration distincte de performances soit liée aux réafférences sensorielles, présentes durant la pratique physique mais pas durant la pratique mentale. Spécifiquement, l'absence de ces réafférences induirait une mise à jour plus variable des modèles internes suite à la pratique mentale lorsque comparée à la pratique physique, ce qui serait manifeste au regard de paramètres fins de la motricité comme la fluidité du mouvement.

Si les protocoles de pratique mentale permettent une amélioration de la performance motrice, nous pouvons nous interroger quant aux moyens permettant d'améliorer leur efficacité. L'optimisation des protocoles de pratique mentale pourrait en effet se révéler utile dans un cadre appliqué. Dans une quatrième étude, nous avons cherché à savoir si un exercice aérobic d'intensité modérée pouvait potentialiser les effets de la pratique mentale sur la performance motrice. Nous avons pour hypothèses de travail que l'exercice aérobic réalisé avant la pratique mentale potentialiserait l'acquisition motrice, alors que l'exercice aérobic réalisé après la pratique mentale potentialiserait la consolidation motrice. Les résultats suggèrent un effet de l'exercice sur la pratique mentale au regard de la consolidation motrice uniquement.

CONTRIBUTION EXPERIMENTALE

Etude 1 : Unravelling the Modulation of Intracortical Inhibition During Motor Imagery: An Adaptive Threshold-Hunting Study

Synthèse

Dans cette étude, nous nous sommes intéressés à la modulation de la SICI pendant l'imagerie motrice. Les résultats des deux expériences réalisées témoignent de l'influence de l'intensité de la stimulation conditionnante sur la SICI : si la SICI diminue pendant l'imagerie motrice par rapport au repos pour les intensités de stimulation conditionnante les plus élevées (Expérience 1), elle augmente pour les intensités de stimulation conditionnante les plus faibles (Expérience 2). La modulation de la SICI pendant l'imagerie motrice dépendrait donc fortement de l'intensité de la stimulation. Spécifiquement, les stimulations conditionnantes de haute intensité pendant l'imagerie induiraient une sollicitation non désirée des réseaux de neurones intracorticaux facilitateurs, tandis que les stimulations de plus basse intensité seraient plus à même d'évoquer l'activité des réseaux intracorticaux inhibiteurs. Nous suggérons que la SICI peut augmenter pendant l'imagerie motrice, et proposons cette augmentation comme un potentiel mécanisme d'inhibition de la commande motrice générée lors de l'imagerie motrice.

**Etude 1: Unravelling the Modulation of Intracortical Inhibition During Motor Imagery:
An Adaptive Threshold-Hunting Study**

Cécilia Neige, Dylan Rannaud Monany, Cathy M. Stinear, Winston D. Byblow, Charalambos Papaxanthis and Florent Lebon

Abstract

Motor imagery (MI) is the mental simulation of an action without any apparent muscular contraction. By means of transcranial magnetic stimulation (TMS), few studies revealed a decrease of short-interval intracortical inhibition (SICI) within the primary motor cortex. However, this decrease is ambiguous, as one would expect greater inhibition during MI to prevent overt motor output. The current study investigated the extent of SICI modulation during MI through a methodological and conceptual reconsideration of (i) the importance of parameters to assess SICI (Exp.1) and (ii) the inhibitory process within the primary motor cortex as an inherent feature of MI (Exp.2). Participants performed two tasks: (1) rest and (2) imagery of isometric abduction of the right index finger. Using TMS, motor evoked potentials were elicited in the right first dorsal interosseous (FDI) muscle. An adaptive threshold-hunting paradigm was used, where the stimulus intensity required to maintain a fixed motor evoked potential amplitude was quantified. To test SICI, we conditioned the test stimulus with a conditioning stimulus (CS) of different intensities. Results revealed an Intensity by Task interaction showing that SICI decreased during MI as compared to rest only for the higher CS intensity (Exp.1). At the lowest CS intensities, a Task main effect revealed that SICI increased during MI (Exp.2). SICI modulation during MI depends critically on the CS intensity. By optimizing CS intensity, we have shown that SICI circuits may increase during MI, revealing a potential mechanism to prevent the production of a movement while the motor system is activated.

doi: [10.1016/j.neuroscience.2020.03.038](https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2020.03.038)

Introduction

Interactions between excitatory and inhibitory neural processes within the primary motor cortex (M1) are crucial in various cognitive and motor functions (Reis et al., 2008). For example, during motor imagery (MI), the mental simulation of a movement without any apparent muscular contraction, excitatory and inhibitory processes subtly interact as the motor regions are activated but no movement is produced.

Paired-pulse transcranial magnetic stimulation (TMS) protocols provide a quantification of the intracortical processes at the time of the stimulation (Bestmann and Krakauer, 2015). Short-interval intracortical inhibition (SICI) measurements can be obtained by delivering a subthreshold conditioning stimulus (CS), followed 1–6 ms later by a second supra-threshold test stimulus (TS) applied through the same coil over M1 (Kujirai et al., 1993). This produces a decrease of motor-evoked potential (MEP) amplitude in comparison to MEP induced by unconditioned TS. In the conventional paired-pulse TMS paradigm, the peak-to-peak amplitude of the conditioned MEP is expressed as a percentage of the amplitude of the unconditioned MEP, indicating the amount of SICI (Kujirai et al., 1993). This measure depends critically on the CS and TS intensities (Ilic' et al., 2002; Peurala et al., 2008; Vucic et al., 2009). First, the TS intensity must be sufficient to recruit the later I-waves suppressed by SICI (Garry and Thomson, 2009; Di Lazzaro et al., 2018). Moreover, changing the CS intensity for a given TS intensity results in a U-shaped SICI curve. In the descending part of this curve, the amount of SICI increases when increasing CS intensity from 50% of the resting motor threshold (rMT), with a peak of inhibition occurring at CS about 80%rMT (Kujirai et al., 1993; Ilic' et al., 2002). Then, increasing the CS intensity toward the rMT (i.e., CS intensity >80 rMT (Ilic' et al., 2002; Kossev et al., 2003)) leads to the progressive decrease of SICI. This decrease is thought to reflect a “contamination” of the neural process involved in SICI by the recruitment of high-threshold excitatory interneurons. The latter have the potential to override the inhibitory system and are known to contribute to the short interval intracortical facilitation (SICF) phenomenon (Ilic' et al., 2002; Kossev et al., 2003; Peurala et al., 2008; Vucic et al., 2009; Wagle-Shukla et al., 2009). Importantly, it must be pointed out that rMT is not a static but rather a state-dependent measure that is subject to the excitability of several cortical and spinal elements excited by the TMS pulse (Groppa et al., 2012; Karabanov et al., 2015). For example, MI decreases the rMT (Facchini et al., 2002; Li, 2007; Grospreêtre et al., 2016) and enhances MEP amplitude when

compared to rest (Kasai et al., 1997; Yahagi and Kasai, 1998; Lebon et al., 2012a; Grosprêtre et al., 2016). As suggested by (Grosprêtre et al., 2016), these findings bring evidence that cortical cell responsiveness to TMS may increase during MI and this could be mediated, at least in part, by a decrease of inhibitory activity within M1 (Grosprêtre et al., 2016). Indeed, some studies found a reduction of SICI during MI in comparison to rest when using the conventional SICI paradigms (Abbruzzese et al., 1999; Patuzzo et al., 2003; Stinear and Byblow, 2004; Kumru et al., 2008; Liepert and Neveling, 2009). Conversely, other studies failed to observe SICI modulation (Ridding and Rothwell, 1999; Stinear and Byblow, 2004; Sohn et al., 2006; Lebon et al., 2012a), indicating that mechanisms underlying SICI modulation during MI remain poorly understood. Notably, the difference between these contradictory results seems to rely on the CS intensity. It appears that only studies fixing the CS intensity at > 75 rMT found a reduction of SICI during MI.

The aim of the present study was to unravel the SICI modulation observed during MI through a methodological and conceptual reconsideration of: (i) the importance of CS intensity and (ii) the inhibitory process within M1 as an inherent feature of MI. To do so, we designed a pair of experiments in which we varied the CS intensity and determined the TS intensity required to maintain a fixed MEP amplitude for each condition using an adaptive threshold hunting technique (Awiszus et al., 1999; Fisher et al., 2002; Awiszus, 2003; Samusyte et al., 2018; Vucic et al., 2018). This method has been recently developed in order to overcome the potential limitations of conventional paired-pulse TMS protocols, such as large variability in MEP amplitude and a “floor/ceiling effect” when the observed inhibition leads to complete MEP suppression (Cirillo and Byblow, 2016; Cirillo et al., 2018; Van den Bos et al., 2018). The adaptive threshold-hunting technique provides a new opportunity to extend our understanding of physiological mechanisms underlying intracortical inhibition in healthy subjects and it has been recently shown to be more reliable with shorter acquisition time than conventional SICI techniques (Samusyte et al., 2018).

Taking advantage of the adaptive threshold-hunting approach, two different experiments were conducted in order to investigate the evolution of SICI during MI as compared to rest. In experiment 1, we used the adaptive threshold-hunting technique in its original form (Fisher et al., 2002) to measure SICI using three CS intensities. We hypothesized a decrease of SICI during MI when compared to rest, as previously observed in the literature with conventional SICI techniques when CS intensity is high. Then, in experiment 2, we optimized the adaptive

threshold-hunting technique with individualized MEPtarget and measured SICI using two low CS intensities. We expected an increase of SICI during MI when compared to rest, as MI is thought to suppress neural commands at some level of the motor system by inhibitory mechanisms (Jeannerod and Decety, 1995; Jeannerod, 2001).

Method

Participants

Twenty healthy volunteers (five females; mean age 24.3 years, range 22–27 years; eighteen right-handed as assessed by the Edinburgh Handedness Inventory (Oldfield, 1971)) participated in the current study after providing written informed consent. All volunteers were screened for contraindications to TMS by a medical doctor. The protocol was approved by the University of Burgundy Committee on Human Research and complied with the Declaration of Helsinki. Thirteen participants were included in Experiment 1 and six of them plus seven other participants were included in Experiment 2.

General procedure

For the two experiments, participants were comfortably seated on a chair with the forearms supported by a pillow and palms facing down. They were instructed to stay at rest throughout the experiments. For MI trials, participants performed explicit and kinesthetic (somatosensory) MI of a right tonic index abduction with a first-person perspective for 3 s after an auditory cue (Hanakawa, 2016). The TMS pulses were triggered during the execution phase of MI trials. It has been shown that a kinesthetic MI strategy produces a greater muscle specific and temporally modulated facilitation of the corticospinal pathway, as compared with a visual MI strategy (Stinear et al., 2006). At the beginning of the experiment, participants performed and practiced actual maximal abduction of the right index finger. They then received the following instructions (in French): “When you hear the auditory cue, imagine making a maximal abduction of the right index finger. Try to feel the movement, imagining the muscle contraction and tension that you would expect to experience in actual action. Be sure not to contract any muscles during the task and keep your eyes open” (Lebon et al., 2019).

TMS and EMG recordings

Electromyographic (EMG) recordings of the right FDI muscle were made with surface Ag/AgCl disposable electrodes in a belly-tendon montage. A ground electrode was placed on the styloid process of the ulna. The EMG signals were amplified and band-pass filtered (10–1000 Hz, Biopac Systems Inc.) and digitized at a sampling rate of 2000 Hz for off-line analysis. Background EMG was monitored for the 100 ms preceding every TMS pulse to ensure a complete muscle relaxation throughout the experiments.

Single-pulse and paired-pulse stimulations were applied with a 70-mm figure-of-eight coil connected to a monophasic Magstim BiStim2 stimulator (The MagstimCo., Whitland, UK). The coil was placed over the left M1, tangentially to the scalp with the handle pointing backward and laterally at 45° away from the midsagittal line, resulting in a posterior-anterior current flow within M1. The optimal stimulation site on the scalp (hotspot) was defined as the location eliciting the largest MEP amplitude in the FDI and was marked on the scalp. The conventional rMT was determined as the lowest stimulation intensity required to evoke at least 5 MEPs of 50 pV out of 10 stimulations (Rossini et al., 1999) and then was used to set CS intensities.

Adaptive threshold-hunting technique

In Experiment 1, based on the corresponding literature, the hunting-threshold was defined as the TS intensity (expressed in percentage of the maximal stimulator output (%MSO)) required to elicit a MEP_{target} in the relaxed FDI of 0.2 mV in peak-to-peak amplitude. This 0.2 mV MEP amplitude was chosen in accordance to numerous previous studies using the adaptive threshold-hunting technique (Fisher et al., 2002; Awiszus, 2003; Vucic et al., 2006; Menon et al., 2015; Cirillo and Byblow, 2016; Cirillo et al., 2018; Samusyte et al., 2018; Van den Bos et al., 2018). This 0.2 mV fixed MEP value has been shown to lie on the middle of the steepest portion of the stimulus response curve plotted on a logarithmic scale (Fisher et al., 2002; Vucic et al., 2006, 2018). In the current study, the TS intensity required to elicit the MEP_{target} at rest corresponded on average to 109% rMT (range 103–118% rMT), which is similar to a previous study (Cirillo and Byblow, 2016). The adaptive threshold-tracking single-pulse TMS technique was used to first compare the unconditioned TS intensity (%MSO) required to maintain this fixed MEP_{target} amplitude at rest vs. during MI.

The adaptive threshold-hunting paired-pulse TMS technique was then used to investigate SICI at rest and during MI. To elicit SICI at rest and during MI in Experiment 1, we delivered high CS intensities: 60%, 70% and 80% of the rMT. The TS intensity was adjusted to reach the MEP_{target}. A 2 ms interstimulus interval between CS and TS was chosen based on a similar previous study investigating SICI modulation during MI (Lebon et al., 2012a).

In Experiment 2, the hunting threshold was defined as the TS intensity (%MSO) required to elicit a MEP in the relaxed FDI of at least 50% of MEP_{max} in peak-to-peak amplitude. This MEP_{target} amplitude in Experiment 2 has been chosen since a TS delivered at a low intensity (i.e., below 110% rMT, as it was the case in Experiment 1), could fail to evoke late indirect

waves, and limit SICI magnitude (Garry and Thomson, 2009). This subject-specific relative MEP value is half of the individual’s maximum MEP amplitude value at rest. MEPmax was calculated with a stimulus/response curve performed at the beginning of the experiment. We recorded eight MEPs for each stimulus intensity starting at 110% of rMT with incrementing steps of 10% rMT up to MEPmax (Kukke et al., 2014; Pitcher et al., 2015). In the current study, the TS Intensity required to elicit the MEPTarget at rest (mean MEP amplitude: 1.4 mV ± 0.81) corresponded on average to 124% rMT (range 112–150% rMT). In the same way as for Experiment 1, the adaptive threshold-hunting single-pulse TMS technique was used to compare the unconditioned TS intensity (%MSO) needed to elicit the MEPTarget at rest vs. during MI.

To elicit SICI at rest and during MI in Experiment 2, we delivered low-intensity CS, i.e. 50% and 60% rMT. The CS was delivered 2 ms prior to TS. TS intensity was adjusted in each condition.

For both experiments, the order of the experimental conditions was randomized across participants. An available online freeware (TMS Motor Threshold Assessment Tool, MTAT 2.0), based on a maximum-likelihood Parameter Estimation by Sequential Testing (PEST) strategy was used with “assessment without a priori information” in line with previous studies (Cirillo and Byblow, 2016; Cirillo et al., 2018). The stimulation sequence always began with the TS at 37% MSO. One experimenter held the coil over M1, while the other indicated whether or not the MEP amplitude was 0.2 mV (Experiment 1) or 50% MEPmax (Experiment 2). The predictive algorithm then determined the next TS intensity to be delivered and was stopped after thirty stimulations, which provides sufficient accuracy for the threshold estimate according to previous studies (Awiszus, 2003, 2014; Ah Sen et al., 2017).

Data analysis

First, the unconditioned TS intensity required to elicit the MEPTarget, at rest and during MI was quantified and expressed in %MSO in both experiments. Then, to probe the influence of the different CS on TS intensity, the amount of SICI (expressed in INH%) was quantified for each condition using the following equation (Fisher et al., 2002):

$$INH (\%) = \frac{(\text{conditioned TS Intensity}) - (\text{unconditioned TS Intensity})}{(\text{unconditioned TS Intensity})} \times 100$$

where positive values indicate inhibition and negative values indicate facilitation. Background root mean square (RMS) of the surface EMG was calculated during the 100 ms epoch prior to TMS to ensure the absence of muscle contraction in each condition.

Statistical analysis

Statistical analyses were performed using Statistical Program for the Social Sciences (SPSS) version 24 software (SPSS Inc., Chicago, IL, USA). Normality of the data distributions was verified using the Shapiro-Wilk test. Homogeneity of variances was assessed by Mauchly's test and a Greenhouse-Geiser correction was applied if the sphericity assumption was violated. Pre-planned post-hoc analyses were performed on significant interactions after applying a Bonferroni correction for multiple comparisons. Corrected p values for multiple comparisons are reported in the results section. The α level for all analyses was fixed at 0.05. Partial eta squared (η_p^2) values are reported when results are statistically significant to express the portion of the total variance attributable to the tested factor or interaction. Values in parentheses in the text represent mean \pm SD. First, a Student's two-tailed paired sample t-test was used to compare the unconditioned TS Intensity (% MSO) between Rest and MI for both experiments. Then, an analysis of variance (ANOVA) was performed on SICI measurements (INH%) with two within-subject factors: Task2 (Rest vs. MI) and CS Intensity3 (CS 60% rMT vs. CS 70% rMT vs. CS 80% rMT) for Experiment 1. In order to compare directly the effects of high CS and low CS as a within-individual statistical factor, the difference for the SICI (INH%) obtained between Rest and MI was calculated for each CS Intensity in all participants. Then, a one-way ANOVA was run with CS Intensity as a main factor. For Experiment 2, ANOVA was performed on SICI measurements (INH%) with two within-subject factors: Task2 (Rest vs. MI) and CS Intensity2 (CS 50% rMT vs. CS 60% rMT). Additional analyses were performed to control for potential methodological biases. The RMS values were compared across conditions in both experiments, using the same analyses described above.

Results

Methodological considerations

The analysis of the pre-trigger background EMG level for the unconditioned TS (Table 1) yielded no significant difference between rest and MI neither in Experiment 1 ($t_{(12)} = 0.201$; $p = 0.844$) nor in Experiment 2 ($t_{(12)}=1.017$; $p=0.329$). In addition, the ANOVAs for RMS values for conditioned TS revealed no significant main effects or interactions for Experiment 1 (all $p>0.07$) and Experiment 2 (all $p>0.14$). Therefore, any changes observed in the subsequent measurements cannot be attributed to differences in EMG levels prior to the TMS pulse.

Table 1. Pre-trigger root mean squared EMG expressed in μV (mean \pm SD)

Experiment 1				
	Unconditioned TS	Conditioned TS		
		CS60%	CS70%	CS80%
Rest	5.9 \pm 4.3	5.96 \pm 4.2	6.41 \pm 4.7	6.32 \pm 4.5
Motor Imagery	5.84 \pm 4.2	6.45 \pm 4.5	6.61 \pm 4.8	6.58 \pm 4.5
Experiment 2				
	Unconditioned TS	Conditioned TS		
		CS 50%	CS60%	
Rest	3.19 \pm 1.7	3.09 \pm 1.7	3.04 \pm 1.6	
Motor Imagery	3.29 \pm 1.8	3.48 \pm 1.8	3.18 \pm 1.7	

Unconditioned TS intensity

Fig. 1 illustrates the unconditioned TS Intensity obtained at rest and during MI in Experiment 1 (left panel) and Experiment 2 (right panel) in both groups of participants. Two-tailed paired sample t-tests revealed that the unconditioned TS Intensity required to reach the MEPtarget was significantly lower during MI than at rest in both Experiment 1 (45.84 ± 12.04 vs. 48.84 ± 10.6 ; $t_{(12)}=2.793$; $p=0.016$ and Experiment 2 (43.4 ± 8.7 vs. 45.5 ± 13.6 ; $t_{(12)} = 2.976$; $p=0.012$). This result indicates that MI leads to increase corticospinal excitability.

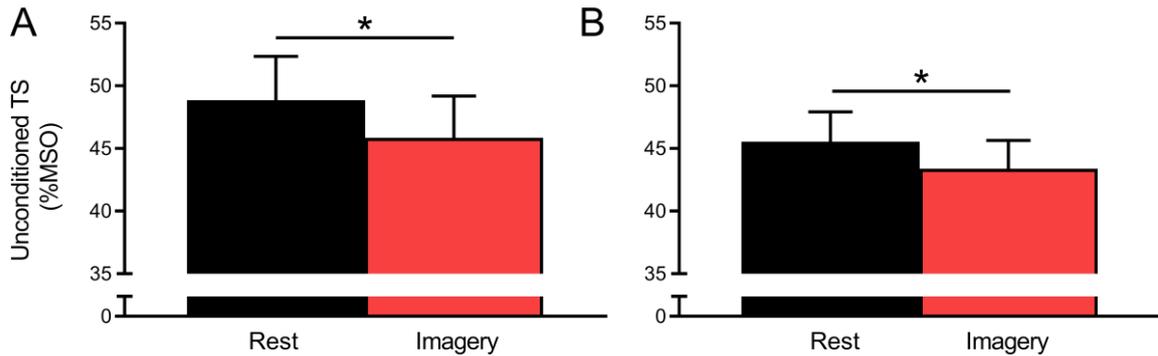


Fig 1. Mean ± SE for the Unconditioned TS Intensity obtained with the hunting-threshold technique at rest and during motor imagery in the Experiment 1 (A) and Experiment 2 (B). *p < 0.05.

Conditioned TS intensity (SICI)

Decrease of SICI with high CS during MI (Experiment 1). Fig. 2 illustrates the percentage of inhibition (SICI) obtained at rest and during MI for the three CS intensities. ANOVA revealed no main effects of Task ($F_{(1,12)} < 1$, $p = 0.446$) or CS intensity ($F_{(2,24)} < 1$, $p = 0.859$). However, there was a Task by CS intensity interaction ($F_{(2,24)} = 9.069$, $p = 0.001$; $\eta_p^2 = 0.43$). Post-hoc analyses revealed that there was less SICI during MI than at rest only for the CS intensity of 80% rMT ($p = 0.042$; Fig. 3 for typical raw MEP recordings).

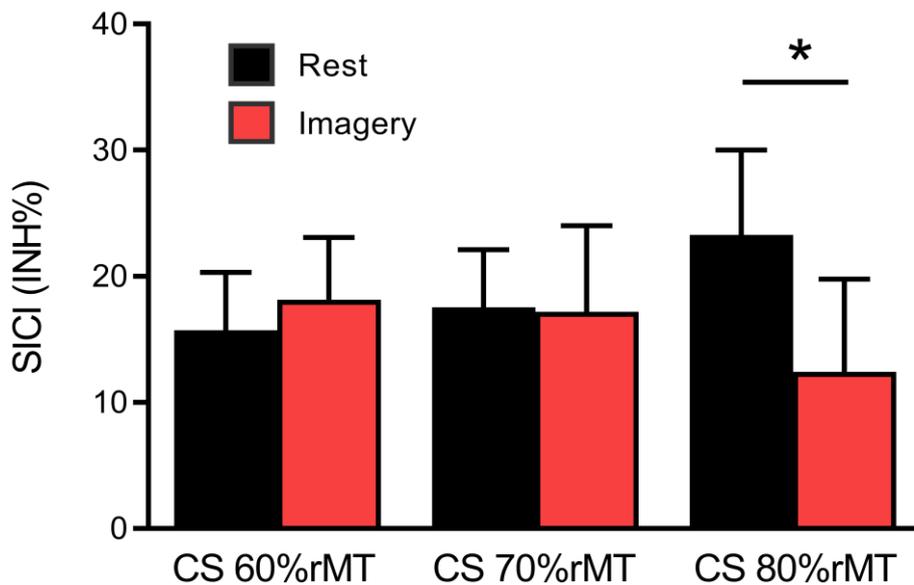


Fig 2. Mean ± SE for SICI obtained in Experiment 1 with the hunting-threshold technique and according to the three conditioning stimulus (CS) intensities expressed in percentage of the rMT at rest and during motor imagery. *p < 0.05.

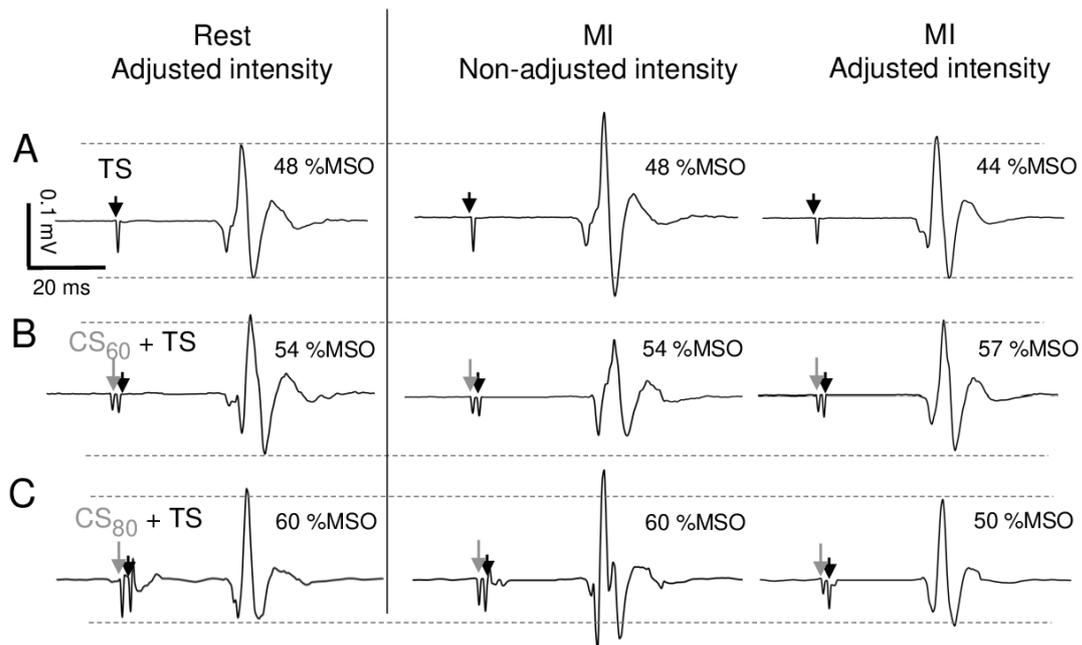


Fig 3. Typical raw MEP recordings of the right FDI muscle in Experiment 1. (A) Unconditioned Test Stimulus (TS, black arrow). At rest, the TS intensity was adjusted to elicit the MEPTarget (0.2 mV). During motor imagery (MI), the same TS intensity elicited a greater MEP amplitude; it was therefore decreased to evoke the MEPTarget. (B) Paired-pulse protocol where the conditioning stimulus (CS, grey arrow) was delivered at an intensity of 60% of resting motor threshold (CS60). In comparison to rest, TS intensity during MI was increased to evoke the MEP target. (C) Paired-pulse protocol where the CS was delivered at an intensity of 80%rMT (CS80). In comparison to rest, TS intensity during MI was decreased to evoke the MEP target.

The one-way ANOVA conducted on the difference between rest and MI for each CS Intensity revealed a main effect of CS Intensity ($F_{(2,24)}=9.069$, $p=0.001$; $\eta_p^2=0.430$). Post-hoc analysis revealed that the difference between Rest and MI was significant between CS 60% vs. CS 80% (2.439 ± 10.69 vs. 8.937 ± 17.64 , $p=.017$) and CS 70% vs. CS 80% (-0.36 ± 15.54 vs. 8.937 ± 17.64 , $p=0.024$) but not for CS 60% vs. CS 70% (2.439 ± 10.69 vs. 0.36 ± 15.54 , $p=0.836$).

Increase of SICI with low CS during MI (Experiment 2). Fig. 4 illustrates SICI results (INH%) obtained at rest and during MI for two different CS intensities. ANOVA revealed a main effect of Task showing that SICI is higher during MI when compared to rest ($+35.4 \pm 9.3$ INH% vs. $+30.5 \pm 10.3$ INH%, $F_{(1,12)}=4,838$; $p=0.048$; $\eta_p^2=0.287$). However, no significant main effect of CS intensity ($F_{(1,12)}=2,543$, $p=0.137$) nor Task by CS Intensity interaction ($F_{(1,12)} < 1$, $p=0.467$) was found.

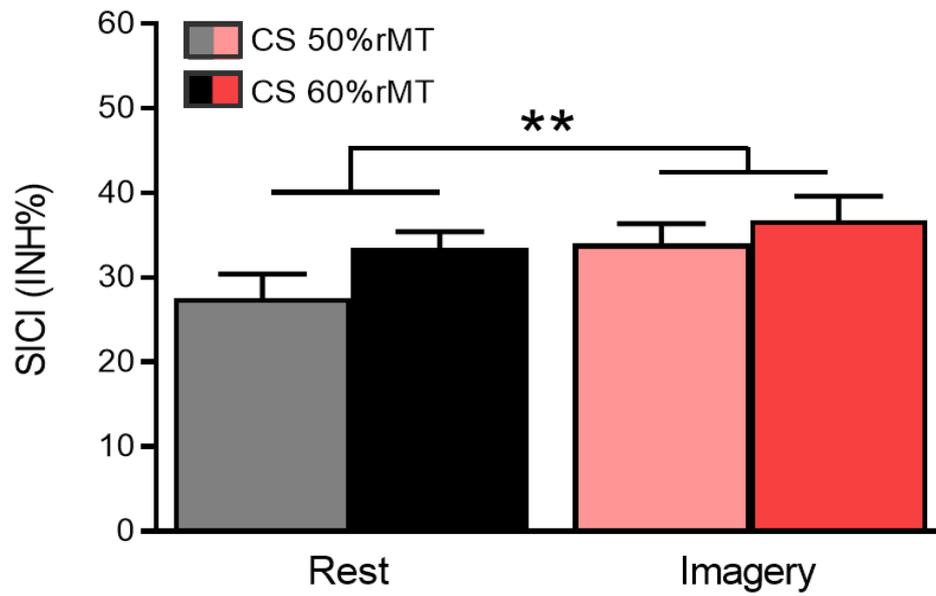


Fig 4. Mean \pm SE for SICI obtained in Experiment 2 with the hunting-threshold technique and according to the two conditioning stimulus (CS) intensities expressed in percentage of the rMT at rest (black) and during motor imagery (red). * $p < 0.05$.

Discussion

The main objective of the present study was to investigate the modulation of SICI during MI, with a particular focus on the effect of the CS intensity. For the first time, we reported that the CS intensity chosen to evaluate SICI led to opposite conclusions regarding SICI modulation during MI. When tested with a high CS intensity there is less SICI during MI, as compared to rest. On the contrary, when tested with optimizing low CS intensities there is a greater SICI during MI than at rest. These findings are the first to strength the idea that MI requires motor command inhibition by active processes acting at a cortical level.

Corticospinal excitability increases during MI

While the major objective of this study was to focus on SICI, we also analyzed the level of corticospinal excitability (unconditioned TS intensity) at rest and during MI for the two experiments. By using the adaptive hunting threshold single-pulse TMS technique, we found that the minimum TS intensity required to elicit the MEPTarget was lower during MI when compared to rest. This result replicates and extends earlier findings showing that corticospinal excitability is higher during MI (Karabanov et al., 2015; Grosprêtre et al., 2016; Ruffino et al., 2017), regardless of the MEPTarget amplitude.

SICI is lower during MI when tested with high CS intensity

In Experiment 1, SICI decreased during MI as compared to rest only for the highest CS intensity (CS intensity set at 80% rMT), as previously observed in the literature with conventional SICI techniques. This decrease has been suggested to explain the corticospinal excitability increase observed during MI (Abbruzzese et al., 1999; Patuzzo et al., 2003; Stinear and Byblow, 2004; Kumru et al., 2008; Liepert and Neveling, 2009). However, there is now compelling evidence that cortical cell responsiveness to TMS increased during MI, as observed by a decrease of the rMT in comparison to rest (Grosprêtre et al., 2016). Therefore, for a similar subthreshold CS intensity based on the rMT calculated when the subject is at rest, this same CS intensity for the MI condition is closer to the motor threshold. The investigations of SICI at rest have found that increasing the CS intensity leads to the recruitment of high-threshold excitatory interneurons that may contaminate SICI, motivating us to carry out the current study. The result obtained here does indeed show that SICI was lower during MI when compared to rest only for high CS intensity (80% rMT). We may therefore suggest that this decrease in SICI could be the

result of using CS intensities that were too high and that produced an unwanted recruitment of excitatory interneurons. These findings lead us to reconsider the modulation of SICI underlying MI, taking into account the selection of CS intensity.

SICI is higher during MI when tested with low CS intensities

In Experiment 2, we found for the first time that SICI was greater during MI (vs. at rest) when using low CS intensities (i.e. 50% rMT and 60% rMT). With optimal TMS settings, we revealed an important component of neural processes within M1 during MI.

Neuroimaging studies have shown that brain networks underlying MI and actual movement execution extensively overlap, supporting the elaboration of motor commands during MI (Héту et al., 2013). During MI, however, motor commands may be stopped at some level of the motor system by active inhibitory mechanisms to prevent them from being sent to peripheral effectors (Jeannerod and Decety, 1995). It has been hypothesized that the neural activation within motor and pre-motor areas during MI is blocked by inhibitory mechanisms preventing the overt action (Jeannerod and Decety, 1995; Jeannerod, 2001). Because intracortical networks within M1 could be considered as the final cortical modulators of motor output (Cowie et al., 2016), a possible explanation for these findings is that the increased SICI would prevent the production of an overt movement when the mental representation of that movement is activated. These findings strengthen the idea that MI requires motor command inhibition by active processes acting at a cortical level.

One could argue that the SICI increase, i.e. more inhibition, cannot be at play simultaneously to the corticospinal excitability increase, i.e. more facilitation, in the specific effector involved during MI. However, it is important to keep in mind that MEP amplitude results from the balance between inhibitory and excitatory processes along the corticospinal tract including both cortical and spinal-segmental contributions. Moreover, neuroimaging studies provide evidence that MI is also supported by a network involving motor and premotor regions including cortical and subcortical structures (Héту et al., 2013). Therefore, corticospinal facilitation could possibly originate from these regions, outside M1 and exert their influence via direct or indirect pathways (Reis et al., 2008). By contrast, the modulation of SICI observed in this study could reflect the crucial role played by cortical interneurons within M1 in the fine-tuning neural processes required during MI.

MEPtarget amplitude considerations

In the current study, different MEPtarget amplitudes were chosen for the two experiments and this deserves discussion. In Experiment 1, based on the existing literature, a fixed MEP amplitude value of at least 0.2 mV was tracked for all participants (Fisher et al., 2002; Vucic et al., 2018), corresponding to an average TS intensity of 109% rMT (range 103–118% rMT), a relatively low intensity. It is known that SICI predominately inhibits the late I waves (I2, I3 and I4) and that a TS delivered at a low TMS intensity (i.e., below 110% rMT) could fail to evoke late I-waves and thus limits the detection of SICI (Garry and Thomson, 2009; Di Lazzaro et al., 2018).

In order to answer our second hypothesis and to optimize the conditions of SICI measure, a subject-specific MEP amplitude of at least 50% of MEPmax was tracked for all participants in Experiment 2, corresponding on average to 124% rMT (range 112–150% rMT), a moderate TS intensity known to generate the greatest measure of SICI (Garry and Thomson, 2009; Wagle-Shukla et al., 2009; Amandusson et al., 2017; Van den Bos et al., 2018). Reliable stimulus–response curves can be acquired in less than 4 min (van de Ruit et al., 2019) and allow personalisation of the hunting MEPtarget amplitude. Therefore, future studies using the adaptive threshold-hunting technique to investigate intracortical mechanisms could consider target 50% MEPmax.

Perspectives

The results obtained in the current study have demonstrated that modulation of SICI during MI depends critically on CS intensity. Importantly, other cognitive conditions that share analogous control mechanisms and neural circuits with overt movements, such as motor preparation or action observation, are known to selectively modulate corticospinal excitability and to affect SICI (Naish et al., 2014; Duque et al., 2017). Supporting this view, a recent study measured SICI using a range of CS intensities at rest and during a warned simple reaction time task (Ibanez et al., 2020). The results showed that SICI changes that occurred during the task could be either larger or smaller than at rest depending on the intensity of the CS. Together, these findings also confirmed that testing SICI using a wide range of CS intensities provides a more nuanced interpretation of possible GABAergic changes in M1 than testing with a single CS intensity (Ibanez et al., 2020). We believe that the adaptive threshold hunting paradigm could be useful in further studies to assess SICI during various cognitive and motor states.

Limitations

The current study presents certain limitations that should be noted. Firstly, we acknowledge that relatively small sample size of this study and the high inter- and intra-individual variability of the TMS measurement compromise generalizability of the current findings and should be considered. Moreover, it is important to remember that a greater SICI during MI is one of the possible mechanisms acting at a cortical level among many other possibilities that prevent muscle contraction (Jeannerod and Decety, 1995; Lebon et al., 2012b). The inhibition of motor commands during MI is also likely to be mediated downstream of M1, such as in the cerebellum, the brainstem and/or the spinal cord (Lotze et al., 1999; Jeannerod, 2001).

Overall, this study provides initial evidence that the intensity of the CS crucially affects SICI measurement during MI when compared to rest. The previously reported decrease in SICI during MI could be due to inappropriate TMS settings, with high CS intensities leading to the unwanted recruitment of excitatory interneurons. With low CS intensities, we show that SICI is greater during MI than at rest, probably to prevent the production of an overt movement when the mental representation of that movement is activated. Future studies should consider optimizing the SICI stimulation protocol by careful adjustment of the CS intensity.

Discussion Etude 1

Dans la présente étude, nous avons cherché à étudier les modulations de la SICI durant l'imagerie motrice. A cette fin, deux expérimentations ont été réalisées. Dans ces expériences, nous avons utilisé la méthode dite de chasse au seuil, pour laquelle sont quantifiées et analysées les intensités de stimulations (simple et double) nécessaires à l'obtention d'un PEM cible.

Nous montrons que le niveau de SICI est plus faible en imagerie comparativement au repos uniquement pour l'intensité de stimulation conditionnante la plus élevée (80% du seuil moteur de repos). Nous suggérons que cela s'explique par le recrutement non souhaité de réseaux intracorticaux facilitateurs, biaisant à terme les mesures SICI.

A l'inverse, les résultats suggèrent une augmentation de la SICI durant l'imagerie motrice comparativement au repos pour les autres intensités de stimulation conditionnante. Sur un plan conceptuel, ces résultats corroborent l'hypothèse selon laquelle l'imagerie motrice induirait la génération d'une commande motrice, inhibée par différents mécanismes au niveau de la voie corticospinale. Nous suggérons ici que l'augmentation de la SICI pendant l'imagination du mouvement pourrait être l'un de ces mécanismes, permettant l'évitement de l'exécution du mouvement associé à la commande motrice générée lors de l'imagerie.

Si commande motrice inhibée il y a, un certain nombre d'études a permis de supposer qu'une copie de cette commande, ou copie d'efférence, soit malgré tout transmise aux modèles internes prédictifs. Sur la base de cette copie, les modèles internes prédictifs généreraient une prédiction des conséquences sensorielles de l'action si celle-ci avait été réellement exécutée. Un processus comparatif permettrait alors d'intégrer la différence entre la prédiction des conséquences du mouvement et le mouvement souhaité, et de mettre à jour les commandes motrices en fonction de cet écart. Ce mécanisme, supposé intervenir dans la pratique mentale, n'a cependant pas fait l'objet de corroboration neurophysiologique dans la littérature. Dans la seconde étude, nous nous sommes consacrés à l'étude de la connectivité fonctionnelle entre le cervelet et M1, associé à la mise à jour des modèles internes, suite à une session de pratique mentale.

Etude 2 : Mental Practice Modulates Functional Connectivity Between the Cerebellum and the Primary Motor Cortex

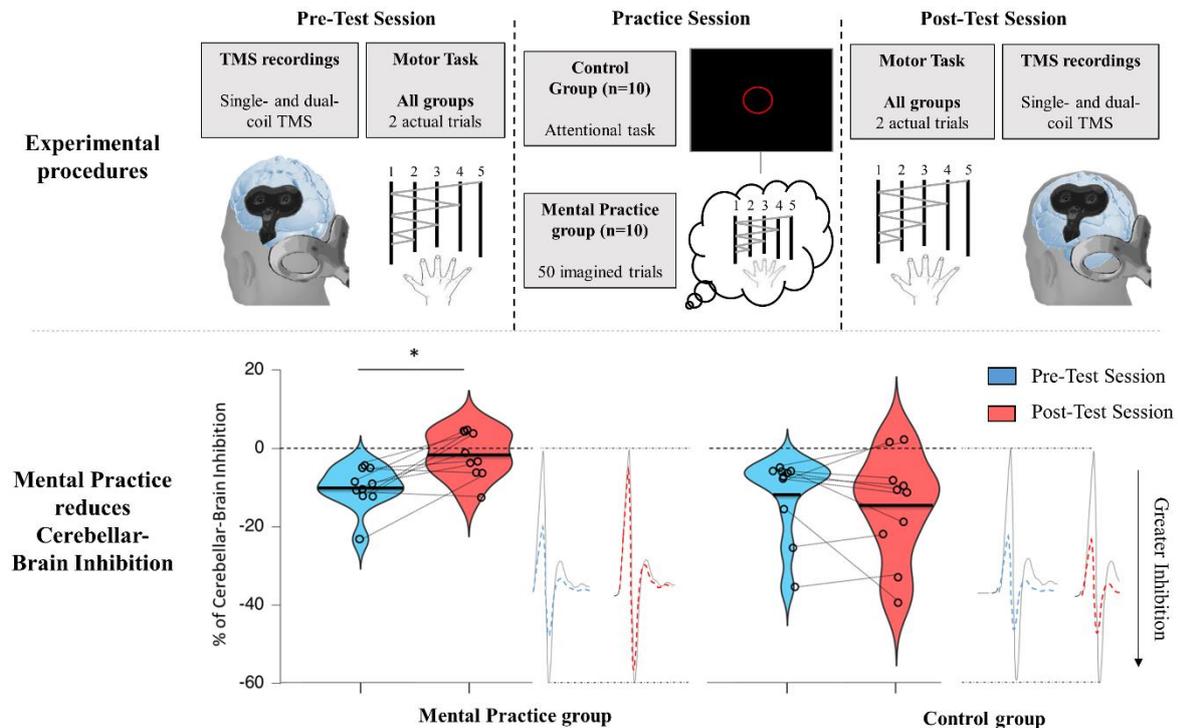
Synthèse

Dans cette étude, nous nous sommes intéressé aux modulations de la connectivité fonctionnelle entre le cervelet et M1 induites par la pratique mentale. Nous avons sondé, par la technique SMT à double-bobines, l'inhibition entre le cervelet et M1 avant et suite à une session de pratique mentale. Notre hypothèse était que la pratique mentale permettrait une levée de l'inhibition entre ces deux régions, témoignant d'adaptations induites par la pratique et donc de l'implication du cervelet dans la pratique mentale. Nous révélons, conformément à notre hypothèse, une levée de l'inhibition exercée par le cervelet sur M1 suite à la pratique mentale. Ces résultats supportent au niveau neurophysiologique l'hypothèse de l'implication et à la mise à jour des modèles internes lors de la pratique mentale.

Etude 2 : Mental Practice Modulates Functional Connectivity Between the Cerebellum and the Primary Motor Cortex

Dylan Rannaud Monany, Florent Lebon[#], William Dupont, Charalambos Papaxanthis[#]
[#] Equal contribution

Graphical abstract



Abstract

Our brain has the extraordinary capacity to improve motor skills through mental practice. Conceptually, this ability is attributed to internal forward models, which are cerebellar neural networks that can predict the sensory consequences of motor commands. In our study, we employed single and dual-coil transcranial magnetic stimulations to probe the level of corticospinal excitability and cerebellar-brain inhibition, respectively, before and after a mental practice session or a control session. Motor skill (i.e., accuracy and speed) was measured using a sequential finger tapping-task. We found that mental practice enhanced both speed and accuracy. In parallel, the functional connectivity between the cerebellum and the primary motor cortex changed, with less inhibition from the first to the second. These findings reveal the existence of neuroplastic changes within the cerebellum, supporting the involvement of internal models, after mental practice.

Keywords: Mental practice; Internal models; Cerebellar-Brain Inhibition

doi: [10.1016/j.isci.2022.104397](https://doi.org/10.1016/j.isci.2022.104397)

Introduction

A remarkable feature of our brain is its ability to create mental images of past and future events. Part of this mental process is motor imagery, i.e., the internal simulation of body movements without execution (Ruffino et al., 2021). Professional athletes, dancers, and musicians, as well as patients with sensorimotor deficits, use mental practice to improve their motor performance (Schuster et al., 2010, for review). The concept of internal forward models offers the theoretical basis to understand the mental practice process and the associated changes in motor behavior (Kilteni et al., 2018). An internal forward model is a neural network that mimics the causal flow of the physical process by predicting the future sensorimotor state (e.g., position, velocity) given the goal of the movement, the efferent copy of the motor command, and the current state (Wolpert and Flanagan, 2001). Both executed and mental movements seem to share this process. During movement execution, predictions are compared with sensory feedback. Any discrepancy constitutes an error signal that can update the internal forward model (i.e., better predictions) and the controller (i.e., better motor commands). During motor imagery, such comparison is not possible as no movement is produced. However, the goal of the action (e.g., a specific dancing figure) is compared with the prediction from the forward model (i.e., how the dancing figure would be if executed). Any difference between the prediction and the goal acts as an internal error signal that can update and improve the controller and the forward models via a “self-supervised process” (Gentili et al., 2010).

Neurophysiological and clinical studies consider the cerebellum as a potential locus of internal forward models (Honda et al., 2018; Izawa et al., 2012). Update of motor predictions and motor commands would imply, among others, neuroplastic changes of the neural pathways between the cerebellum and cortical motor areas (Celnik, 2015). Dual coil transcranial magnetic stimulation (TMS) is a particularly appropriate method to indirectly probe cerebellar adaptations by measuring the influence exerted by the cerebellum onto the primary motor cortex (M1). Specifically, the indirect inhibitory influence of Purkinje cells onto M1 (called cerebellar-brain inhibition, or CBI) decreases after motor practice (Baarbé et al., 2014). Intriguingly, while behavioral studies confirm the positive effects of mental training in motor learning through forward model predictions, neural evidence supporting them is missing.

Results & Discussion

Here, we investigated whether improvement in motor performance after mental practice involves neural changes within the cerebellum. We designed an experiment (Fig. 1) in which motor skill in a sequential finger-tapping task and CBI were tested before and after an acute session of mental practice (MP group) or of an attentional task (Control group). Movement speed (total number of executed sequences) and accuracy (number of correct sequences) were the markers of motor performance (Walker et al., 2003).

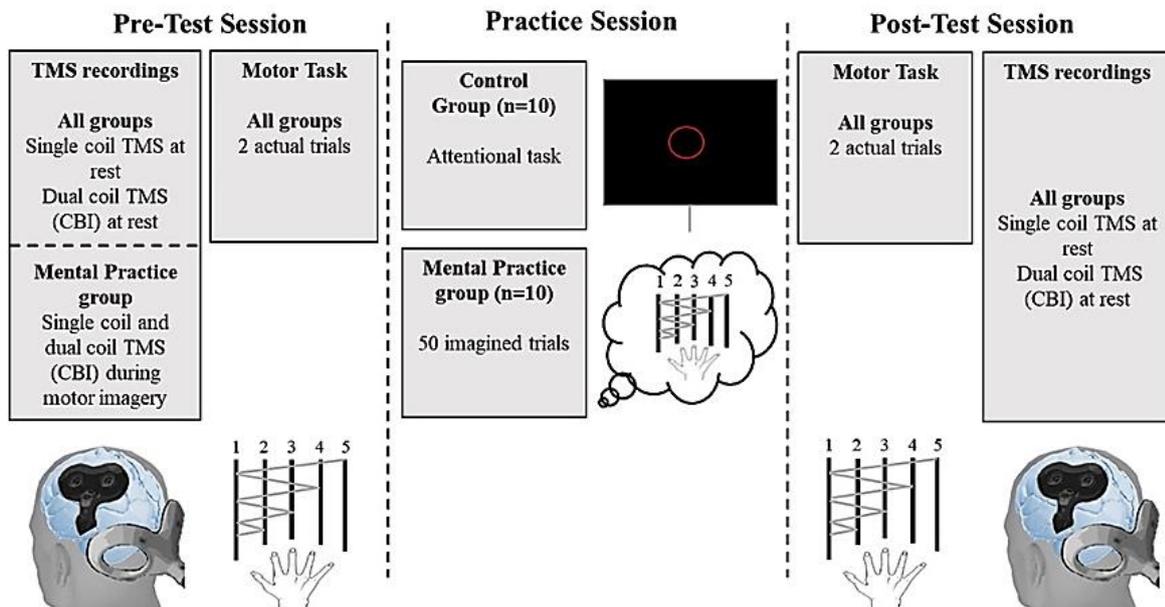


Fig. 1. Schematic representation of the experimental procedure. At Pre-Test and Post-Test sessions, both groups executed two trials of the sequential finger-tapping task (order: 1 – 2 – 1 – 3 – 1 – 4 – 1 – 5) with their right hand, as fast and accurately as possible. Each number corresponds to a digit (1= thumb; 5= pinkie). Each trial lasted 10 seconds. Movement speed was defined as the total number of executed sequences per trial, independently of their accuracy. Accuracy was defined as the total number of correct sequences achieved per trial. Corticospinal excitability and Cerebellar-Brain Inhibition (CBI) were also assessed in both groups before (Pre-Test) and after (Post-Test) actual trials. Neurophysiological measurements were made at rest, i.e., the participants remained quiet without performing any task. Also, CBI was probed during imagined movements for the mental practice group at Pre-Test. During the training session, the Control group performed an attentional task, consisting of counting and memorizing a given number of red circles interspersed within white circles. The mental practice group performed 5 blocks of 10 imagined trials. The duration of both tasks was equivalent.

Movement speed and accuracy

We found a Group*Time interaction for both movement speed ($F_{1,18}=5.88$, $p=0.026$, $\eta^2=0.25$) and accuracy ($F_{1,18}=13.09$, $p<0.01$, $\eta^2=0.42$). Post hoc pairwise comparisons with Bonferroni corrections confirmed that the MP group was faster (Fig. 2A) and more accurate (Fig. 2B) at the sequential finger-tapping task after training (Pre-Test vs. Post-Test; all

p 's<0.01). The same comparisons were not significant for the Control group (all p 's>0.5). Note that we control for potential between-groups differences at Post-Test when bringing the Pre-Test performances as a covariate (see Data S1, section "Ancova for movement speed, accuracy, and DualRest"). It is worth noting that fingers' muscles remained quiescent during mental practice (see Data S1, section "EMG during mental practice"), excluding any potential influence of muscle activation in skill improvement. However, both groups showed a comparable increase in mental fatigue after training (see Data S1, section "Mental fatigue").

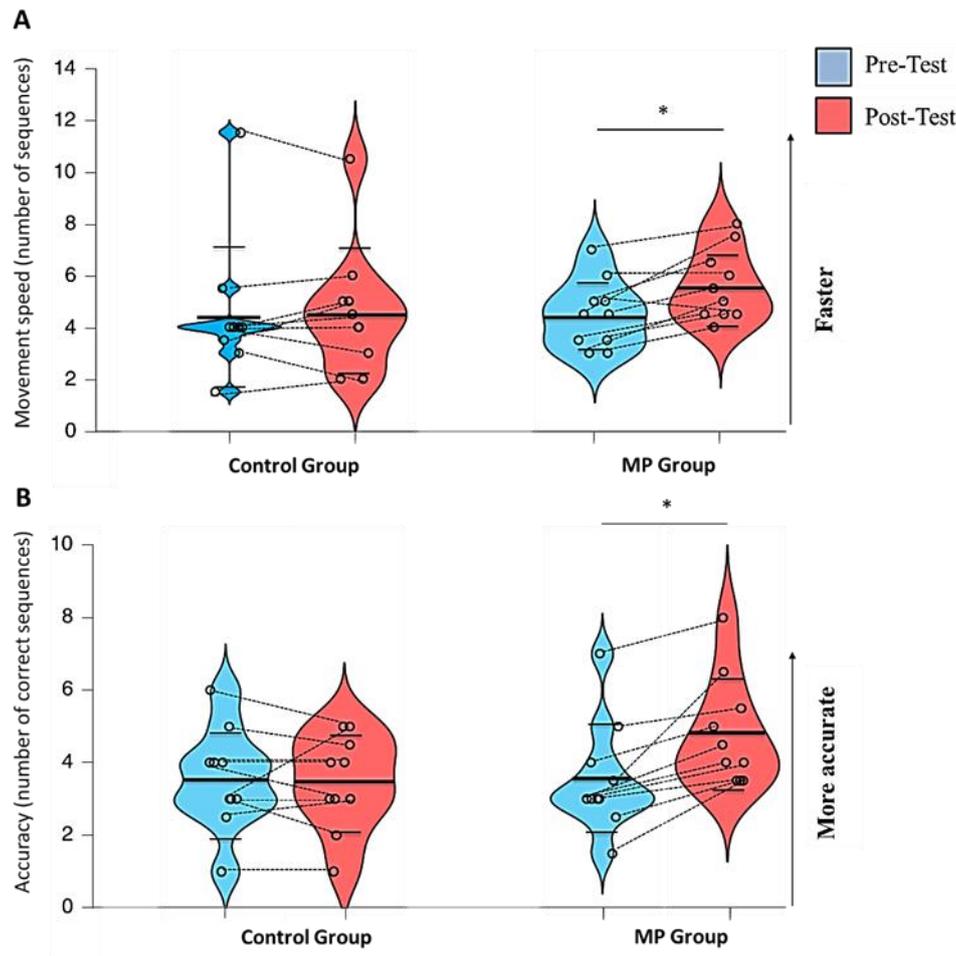


Fig. 2. Violin plots for movement speed (i.e., the total number of executed sequences, **A**) and accuracy (i.e., the number of correct sequences, **B**) for both groups at Pre-Test and Post-Test. Thick and thin horizontal lines mark mean and SD, respectively. Dots represent individual data per condition. Both parameters significantly increased following mental practice (MP), but not after the attentional task (Control group). *: $p < 0.05$.

Cerebellar-Brain Inhibition

To probe neural changes within the cerebellum, we measured CBI between the right cerebellum and left M1 using dual coil TMS. Note that before testing CBI, we first verified that the sole stimulation at the cervicomedullary junction did not elicit descending volleys into the spinal cord (see complementary results, section D) and that the TMS parameters were similar between the two groups (see complementary results, section E). Thereafter, we found a

modulation of CBI following mental practice, attested by the significant Group*Time interaction ($F_{1,18}=8.42$, $p<0.01$, $\eta_p^2=0.32$, Fig. 3). Interestingly, pairwise comparisons with Bonferroni corrections revealed that CBI was no longer present after practice for the MP group (Mean \pm SD: $-9.92 \pm 5.48\%$ at Pre-Test vs. $-1.45 \pm 5.87\%$ at Post-Test, $p=0.039$), whereas it was still observed after the attentional task for the Control group (Mean \pm SD: $-11.84 \pm 10.41\%$ at Pre-Test vs. $-14.71 \pm 13.58\%$ at Post-Test, $p=1$).

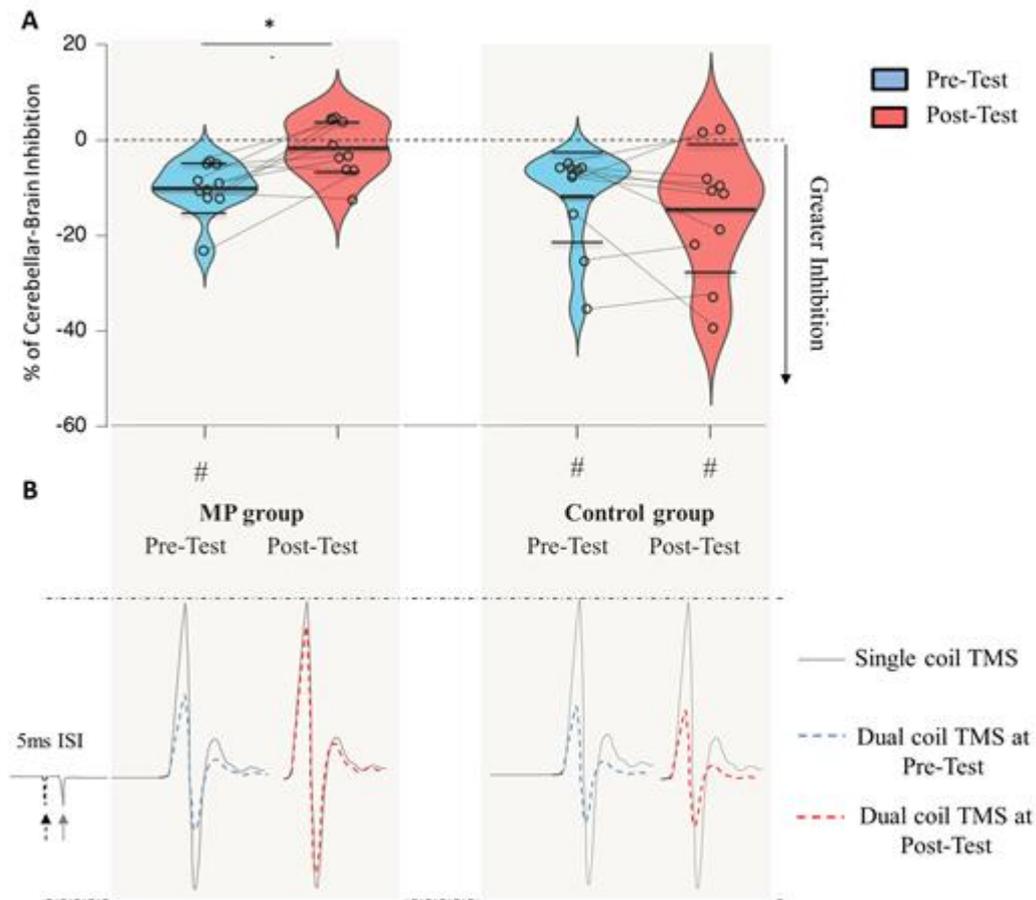


Fig. 3. A. Violin plots for the percentage of Cerebellar-Brain Inhibition (CBI) at Pre-Test and Post-Test sessions for mental practice (MP) and control groups. Thick and thin horizontal lines mark mean and SD, respectively. Dots represent individual data per condition. The main finding is a disinhibition of CBI following MP. We used one-sample t-test against 0 to ensure the presence of CBI for the Control group at Pre-Test: (Mean \pm SD: $-11.84 \pm 10.41\%$, $t(9)=-3.59$, $p<0.01$, *Hedges's g* = -1.02) and Post-Test (Mean \pm SD: -14.71 ± 13.59 , $t(9)=-3.42$, $p<0.01$, *Hedges's g* = -0.97). For the MP group, CBI values were different from 0 at Pre-Test (Mean \pm SD: $-9.92 \pm 4.48\%$, $t(9)=-5.728$, $p<0.01$, *Hedges's g* = -1.63), but not at Post-Test, indicating no inhibition (Mean \pm SD: $-1.45 \pm 5.87\%$, $p=0.45$). *: $p<0.05$ (comparison between Pre- and Post-Test); #: $p<0.05$ (comparison to 0). **B.** Illustration of motor-evoked potential (MEP) modulation. The inter-stimulus interval (ISI) between the conditioning pulse (black dotted arrow) and the test pulse (gray arrow) was 5 ms. Single-coil TMS over M1 (test pulse only) elicited an MEP in the target muscle (grey lines). When conditioning M1 with cerebellar stimulation, the MEP amplitude reduced, reflecting CBI (Pre-Test, blue dotted lines). While the conditioned MEP remained reduced for the Control group, it increased following MP showing a disinhibition mechanism (Post-Test, red dotted lines).

It is worth mentioning that the disinhibition was due to plastic changes that occurred within the cerebellum. Indeed, corticospinal excitability at rest (single-coil TMS condition) was not modulated (see Data S1, section “Corticospinal excitability [Single coil TMS]”), excluding neural adaptations between M1 and the target muscle after an acute session of mental practice. In addition, the disinhibition observed at rest after practice can be directly attributed to CBI modulation occurring during imagined movements (see supplemental Figure 1). Indeed, we found a significant reduction of CBI while imagining compared to rest at Pre-Test (Mean \pm SD: $-3.57 \pm 7.07\%$ and $-9.92 \pm 5.48\%$; $t(9)=3.06$, respectively, $p=0.01$, *Hedges's g*=0.96).

Discussion

We provided evidence that an acute session of mental practice improves motor performance and induces neural adaptations within the cerebellum (i.e., reduction of CBI). These results reinforce the premise regarding the positive contribution of internal movement prediction during consecutive imagined actions. The state predictions (e.g., position and speed) generated by the forward model during mental practice may be appropriate to elicit functional adaptations within the corticocerebellar loop and thus improve motor skills (i.e., faster and more accurate movements). Clinical studies support this statement, showing that cerebellar lesions affect the motor imagery process of complex motor sequences and alter the update of internal movement predictions (Battaglia et al., 2006; Synofzik et al., 2008; Saunier et al., 2021). We would explain the reduction of CBI during mental practice by the long-term depression-like plasticity phenomenon within the cerebellum, as suggested for actual practice (Galea et al., 2009; Ishikawa et al., 2016; Tanaka et al., 2020). During actual movements, the inferior oliva compares inhibitory signals from deep cerebellar nuclei (sensory prediction) and excitatory signals from M1 (desired movement) and sensory feedbacks. The imbalance between these signals constitutes an error signal that induces long-term depression-like plasticity at the level of Purkinje cell fibers. The reduction of the inhibitory output from the GABAergic Purkinje cells onto deep cerebellar nuclei would indirectly increase M1 excitability. To note that another comparison occurs between desired and predicted states at the level of deep cerebellar nuclei, constituting an internal feedback loop that adjusts motor commands before movement onset. During mental practice, we speculate that the inferior oliva only compares sensory prediction and desired movement, represented by inhibitory cerebellar signals and excitatory M1 signals, respectively. The excitatory inputs from sensory feedbacks are absent as no movement occurs during motor imagery. The internal feedback loop to adjust motor commands before onset of

imagined movements might also be at play during mental practice. Further investigations are necessary to determine which neuroplastic mechanisms reduce CBI after mental practice.

Limitations and conclusion

The current work contains some limitations. First, it should be stated that the current results must be considered with some caution. Indeed, the small sample sizes used in this study (10 participants per group) are likely to induce effects sizes overestimation bias (Kühberger et al., 2014). This can be legitimately assumed when considering the magnitude of the reported effects sizes. We suggest that further studies may minimize both overestimation bias and recruitment difficulties (due to the high discomfort generated by cerebellar stimulations) by testing the effects of mental practice on cerebello-cortical neural adaptations with a within-subject design. Although dual coil TMS is used to probe modulations of functional connectivity between the cerebellum and M1 (Spampinato et al., 2020), it is worth noting that the cerebellar stimulation may also reach non-motor areas within the cerebellum, which could affect prefrontal-projecting cerebellar networks (Hardwick et al. 2021). Implementation of protocols aiming to disentangle these processes, using triple-coil TMS (i.e., cerebellum, prefrontal cortex and M1, Pauly et al., 2021) or by modulating the current flow (e.g., anteroposterior) and the ISI could be beneficial on that point. Also, we acknowledge that more recent and adapted methods, such as threshold-hunting techniques, could have been used to determine the rest motor threshold (Kallioniemi et al., 2021). Finally, it is worth noting that a supplementary control task, involving motor imagery of movements that are unrelated to the practiced motor sequence, could contribute to control for task-specificity effects.

In conclusion, the current findings suggest the importance of the corticocerebellar loop in motor learning through mental practice, which can be used in isolation or in addition to actual practice to improve motor performance in healthy individuals or patients with motor deficits. Our results corroborate and extend those of previous studies in skill learning (Spampinato and Celnik, 2017), which showed a significant reduction of CBI immediately after an acute session of physical training. Despite the absence of sensorimotor feedback during mental practice, the cerebellum is at play as part of the internal forward model to predict the sensory consequences of the imagined action, and to adapt motor commands via a putative self-supervised process.

Materials and Methods

RESOURCE AVAILABILITY

Lead contact

Further information and requests for resources should be directed to and will be fulfilled by the lead contact, Florent Lebon (Florent.Lebon@u-bourgogne.fr).

Material availability

- This study did not generate new unique reagents.

Data and code availability

Anonymized data have been provided at Open Science Framework and are publicly available as of the date of publication. The DOI is listed in the key resources table.

EXPERIMENTAL MODEL AND SUBJECT DETAILS

Participants

Twenty healthy right-handed volunteers participated in the study (4 women, mean age: 22.75 years old, range: 20 - 26). All were screened for contraindications to TMS by a medical doctor and had a normal or corrected vision. The participants were randomly assigned to the mental practice group (MP group, n=10, mean age: 22,7, range 20 - 26) and the Control group (n=10, mean age: 22.8, range 20 - 25). The study was approved by the CPP SOOM III ethics committee (ClinicalTrials.gov Identifier: NCT03334526) and complied with the standards set by the Declaration of Helsinki (Version 2013, excluding pre-registration).

METHOD DETAILS

Behavioral task

The motor task was a computerized version of the sequential finger-tapping task (Karni et al., 1998, Debarnot et al., 2009). The participants were comfortably seated in front of a customized keyboard and performed a sequence of eight movements using their right fingers in the following order: 1-2-1-3-1-4-1-5 (1: thumb, 2: index finger, 3: middle finger, 4: ring finger, 5: pinky), as fast and accurately as possible (Figure 1). At Pre-Test and Post-Test sessions, the participants performed two trials of 10s each. Between the test sessions, the MP group imagined the same sequence during five blocks of ten trials (total number of trials = 50). Each trial lasted

10 seconds with 10-second rest. The participants of the MP group placed their right hand on the keyboard, and imagined the motor sequence with the following instructions: “*try to imagine yourself performing the motor task as fast and accurately as possible, by feeling your fingers moving as if you were moving it*”. Electromyographic (EMG) activity was recorded during mental practice to ensure the absence of muscular activity. The Control group performed a visual recognition task, during which the participants counted and memorized the number of red circles interspersed within white circles. The number of red circles varied between blocks to avoid habituation effects. The participants reported the number of red circles they memorized after each block to confirm that they were focused on the task. The duration of this task matched the duration of mental practice. For both groups, we assessed the mental fatigue before and after the tasks, using a 10-cm visual analog scale (0 cm: ‘no fatigue’, 10 cm ‘maximal fatigue’).

Transcranial Magnetic Stimulation

We assessed the level of corticospinal excitability with single-coil transcranial magnetic stimulation (TMS) and the amount of cerebellar-brain inhibition (CBI) with dual-coil TMS. Single-coil and dual-coil TMS were applied using monophasic BiStim² stimulators (*The Magstim Co., Whitland, UK*). Motor-evoked potentials (MEPs) were recorded in the right Abductor Pollicis Brevis (APB) muscle.

TMS over M1 (Test Stimulus, TS)

Single-coil stimulations were applied with a 70-mm figure-of-eight coil placed over the left M1 in a posterior position at 45° from the sagittal plane to induce a postero-anterior current flow. We delivered stimulations at the level of the primary motor cortex to visually identify the site that elicits the highest and most consistent MEPs amplitude in APB. The presumed hotspot was then marked with a pen on the scalp. A series of stimulation was then elicited around the hotspot in the form of a grid (about 0.5 cm distance between each point) to ensure that our location was as adequate as possible. If it was not the case, the process was repeated on another spot. We determined the rest motor threshold (rMT) as the lowest stimulator output that elicited 4 of 8 MEPs with peak-to-peak amplitude equal to or greater than 0.05 mV (Stinear and Byblow, 2004; Schecklmann et al., 2020). Then, we determined the intensity to evoke MEP_{max} at rest, i.e., the individual highest peak-to-peak MEP amplitude. To that purpose, 8 stimulations were administered at 140% and 150% of the rMT. We chose to begin at such values in order to reduce both the duration of the session and the number of stimulations, and because previous literature showed that such stimulation intensities are likely to induce MEPs that approach or

correspond to the TMS recruitment curve's plateau (Pellegrini et al., 2018). The obtained MEP values were then averaged and compared to check if the plateau was reached. Specifically, we sought to obtain less than 10% of amplitude variation between stimulation conditions. If so, the highest averaged value between both was considered as MEP_{max} . If not, the operation was reiterated after eight stimulations at 160% of the rMT. For the rest of the experiment, we considered MEP_{target} as half of MEP_{max} amplitude (Pitcher et al., 2015, Neige et al., 2020). MEP_{Target} was set at $124.8 \pm 11.52\%$ and $123.39 \pm 12.61\%$ (mean \pm SD) of rMT for Control and MP groups, respectively. All single-coil stimulations were manually administered with 5s-to-7s intervals.

TMS over the cerebellum (Conditioning Stimulus, CS)

We used a double-cone coil (wing diameter: 110mm) to stimulate deep cerebellar structures. The double-cone coil was positioned over the cerebellum on the horizontal line between the inion and the external auditory meatus at 2 cm right to the inion. The stimulation intensity was fixed at 150% of individual M1 rMT. Although the cerebellar stimulation intensity in the current experiment was lower than that used in previous studies (Bunday et al., 2014), we delivered five cerebellar stimulations alone at rest at Pre-Test to verify the absence of descending volleys in EMG traces.

Dual-coil stimulations (CS and TS)

Dual-coil stimulations were applied through the combination of the double-cone coil TMS (CS) over the right cerebellum and a 70-mm figure-of-eight coil over left M1 (TS, see above). Dual-coil stimulations were triggered by software developed in our laboratory. The inter-stimulation interval between CS and TS was set to 5ms to ensure the activation of cerebellar-M1 inhibitory pathways (Fisher et al., 2009) and the interval between paired stimulations was set to 10s

Adaptive threshold-hunting technique

This method has been recently developed to overcome the potential limitations of conventional paired-pulse TMS protocols, such as large variability in MEP amplitude and a “floor/ceiling effect” when the observed inhibition leads to complete MEP suppression (Cirillo and Byblow, 2016; Van der Bos et al., 2018). The hunting-threshold was defined as the TS intensity (expressed in percentage of the maximal stimulator output - %MSO) required to elicit the MEP_{target} in the relaxed APB. To do so, we used an online freeware (TMS Motor Threshold

Assessment Tool, MTAT 2.0), based on a maximum-likelihood Parameter Estimation by Sequential Testing. Following previous studies, the software has been parameterized with assessment without *a priori* information (Cirillo et al., 2018; Neige et al., 2020). Once the amplitude of MEP_{target} and the intensity of CS (150% rMT) were set, we determined the TS intensity (%MSO) required to maintain the MEP_{target} amplitude across the experimental conditions. Therefore, the TS intensity was the dependent variable of the experiment.

Twenty stimulations were delivered for the single-coil TMS condition (SingleRest) and twenty stimulations for the dual-coil TMS condition (DualRest) at rest in the Pre-test and Post-Test sessions. In addition, the same number of stimulations was derived during single-coil TMS (SingleMI) and dual-coil TMS (DualMI) during motor imagery for the MP group only at Pre-Test. The order of the stimulation conditions was randomized across participants.

Experimental procedures

The experimental protocol included two test sessions (Pre-Test and Post-Test) and a training session. Pre-Test and Post-Test included both neurophysiological (single- and dual-coil TMS) and behavioral (sequential finger tapping task) recordings. The practice session consisted of mental practice or an attentional task. During Pre- and Post-Test, we determined the required intensity to obtain MEP_{target} by means of single- and dual-coil TMS at rest for both groups and during motor imagery of a maximal voluntary contraction of APB for MP group only. To assess motor skill, we measured the movement speed and accuracy of two actual trials of the finger sequence. It is worth noting that the two trials were performed after and before the TMS measurements at Pre-Test and Post-Test, respectively. During the training session, the participants were assigned, depending on their group, to a mental practice session (50 imagined trials) or an attentional task, consisting in counting and memorizing a given number of red circles interspersed within white circles.

Motor imagery questionnaire

Participants of the MP group were asked to complete the French version of the Motor Imagery Questionnaire to assess self-estimation of their motor imagery vividness (Loison et al., 2013). For this questionnaire, the minimum score is 8 (low imagery vividness) and the maximum one is 56 (high imagery vividness). In the current study, the average score of the MP group participants (Mean \pm SD: 43.6 \pm 5.04) suggests good motor imagery vividness.

QUANTIFICATION AND STATISTICAL ANALYSIS

Sample size estimation

First, we estimated a large effect size ($\eta_p^2=0.2$, *Cohen's f*=0.4) from a previous similar study. Specifically, we used $F(4.617)$ and $df(1,18)$ from a 2x2 interaction in Baarbé et al., 2014 (Pre-Intervention vs Post-Intervention and Experimental group vs Control Group). With such an effect size and a power of 0.8, we estimated that 8 participants per group would be needed, using G* Power (*version 3.1.9.4.*, Faul et al., 2007). We finally chose to increase our sample sizes to 10 participants per group to be consistent with recent studies in the field (Spampinato et al., 2017).

Behavioral parameters

Two motor parameters were assessed: movement speed and accuracy. These parameters were extracted for each trial and averaged for Pre-Test and Post-Test. Movement speed was defined as the total number of executed sequences per trial, independently of their accuracy. Accuracy was defined as the total number of correct sequences executed per trial.

Neurophysiological parameters

Values were quantified as %MSO for the four TMS recordings conditions (i.e., SingleRest, SingleMI, DualRest, and DualMI). To investigate variations of Cerebellar-Brain Inhibition at rest and during MI in dual-coil TMS conditions, we used the following formula:

$$\text{Dual\%} = \frac{(\text{Single coil TMS}) - (\text{Dual coil TMS})}{(\text{Single coil TMS})} \times 100$$

where positive values indicate facilitation and negative values indicate inhibition. DualRest and DualMI were normalized according to SingleRest and SingleMI, respectively.

Electromyographic recording and analysis

EMG recordings of the right APB muscle were made with surface Ag/AgCl electrodes in a belly-tendon montage. A ground electrode was placed on the styloid process of the ulna. The EMG signals were amplified and band-pass filtered (10–1000 Hz, Biopac Systems Inc.) and digitized at a sampling rate of 2000 Hz for offline analysis. Background EMG was monitored for the 100 ms preceding every TMS pulse to ensure a complete muscle relaxation (i.e., EMG below 0.02 mV, Mizuguchi et al., 2011) throughout the experiments, using the following formula:

$$RMS = \sqrt{\frac{1}{MD} \int_0^{MD} (EMG)^2 dt}$$

Statistical analysis

Statistical analysis was performed using STATISTICA (13.0 version; Stat-Soft, Tulsa, OK). Normality was checked before inferential analysis using Shapiro Wilk tests. Hedges’s g (t-tests) and partial eta squared were reported to provide information on effect sizes for t-tests and mixed ANOVA, respectively. P-values were adjusted accordingly using the Bonferroni method when several tests were performed on the same variable. The threshold of statistical significance was set to $\alpha=0.05$.

First, movement speed and accuracy were analyzed using a mixed ANOVA analysis with Time (Pre-Test vs. Post-Test) as a within-subject factor and Group (Control vs. MP) as a between-subject factor. Post-hoc pairwise comparisons with Bonferroni corrections were performed in case of significant Group*Time interaction. A Friedman’s ANOVA (normality was violated) was performed to compare the EMG activity of APB at each imagined block with recording at rest, to ensure that muscles remained silent during MP.

Then, DualRest was analyzed using a GLM analysis with Time (Pre-Test vs. Post-Test) as a within-subject factor and Group (Control vs. MP) as a between-subject factor. Pairwise comparisons with Bonferroni corrections were performed in case of significant Group*Time interaction. One-sample t-tests versus 0 were used to test if dual-coil TMS induced a significant amount of CBI at Pre-Test and Post-Test for Control and MP groups. Also, to test whether the cerebellum is involved during motor imagery before practice (Tanaka et al., 2018), we performed a one-tailed paired-sample t-test opposing DualRest and DualMI for the MP group at Pre-Test.

All statistical details of experiments can be found in the Results section, in the Data S1, in figures and in figures legends. Results of one-sample t-tests and pairwise comparisons are reported in the main figures using the symbols “#” and “*”, respectively. The symbol “§” is used in supplemental Figure 1 to report a paired t-test effect. Reported data are expressed as mean \pm standard deviation (SD).

Complementary results

The following data are reported by mean \pm SD.

A. Ancova for movement speed, accuracy, and DualRest

To control for the “Time” factor, we performed an Ancova analysis, opposing the Post-Test of Control and MP groups with Pre-Test as a covariate, considering movement speed, accuracy and DualRest. Results of Ancova are coherent with those of the mixed-Anova, suggesting differences between Control and MP groups for movement speed ($F_{1,17}=6.27$, $p=0.023$, $\eta_p^2=0.27$), accuracy ($F_{1,17}=14.07$, $p<0.01$, $\eta_p^2=0.45$) and DualRest ($F_{1,17}=9.1$, $p<0.01$, $\eta_p^2=0.35$).

B. EMG during mental practice

We used the Wilcoxon test (normality was violated) to verify if EMG activity increased during mental practice. Precisely, we compared the RMS of APB at each imagined block with the RMS recorded at rest. The grand average of EMG activity was 0.01 mV \pm 0.01 during mental practice and comparable to that recorded at rest (0.009 mV \pm 0.01). The statistical comparison revealed no significant difference for each block (for all $Z < 1.27$; $p > 0.2$), meaning that the MP group did not significantly activate muscles during mental practice.

C. Mental fatigue

We used a mixed ANOVA analysis with Time (Pre-Test vs. Post-Test) as a within-subject factor and Group (Control vs. MP) as a between-subject factor to test if mental fatigue increased after mental practice or attentional task (Rozand et al., 2016). There was a main effect of Time ($F_{1,18}=13.77$, $p<0.01$, $\eta_p^2=0.41$), without main effect of Group ($F_{1,18}=1.74$, $p=0.2$) nor Group*Time interaction ($F_{1,18}=0.002$, $p=0.96$). The main effect of Time is explained by a global increase of mental fatigue between Pre-Test and Post-Test, independently of the task (MP group; Pre-Test: 3.25 \pm 1.37 cm, Post-Test: 3.63 \pm 1.45 cm, difference: +0.38 \pm 0.49 cm, Control group; Pre-Test: 2.34 \pm 1.65 cm, Post-Test: 2.71 \pm 1.76 cm, difference: +0.37 \pm 0.41 cm). This suggests that mental fatigue increased after both mental practice and attentional tasks.

D. Cervicomedullar output

We used one-tailed one-sample t-tests against the reference value 0.05 to ensure that the amplitude of raw EMG following cerebellar stimulations alone remained significantly lower than the rest motor threshold (0.05 mV). We found that EMG traces remained below the rest

motor threshold for the Control group (0.02 ± 0.02 mV; $t(9)=-4.61$, $p<0.01$, *Hedges's g*= -1.31) and the MP group (0.01 ± 0.01 mV; $t(9)=-9.1$, $p<0.01$, *Hedges's g*= -2.6) suggesting that cerebellar stimulations alone did not induce descending volleys at the cervicomedullary junction.

E. Rest motor threshold, MEP_{target} amplitude, and cerebellar stimulation intensity

We used independent t-tests to ensure that Control and MP groups were not statistically different regarding the rest motor threshold (rMT), the MEP_{target} amplitude, and the cerebellar stimulation (CS) intensity. The rMT (MP group: 42.5 ± 6.93 %MSO, Control group: 43.9 ± 6.58 %MSO), the MEP_{target} amplitude (MP group: 0.47 ± 0.17 mV, Control group: 0.56 ± 0.33 mV), and the CS intensity (MP group: 65.3 ± 9 %MSO, Control group: 65.9 ± 9.94 %MSO) were not statistically different between groups (all p 's>0.1).

F. Corticospinal excitability (Single coil TMS)

We used paired sample t-tests to ensure that single-coil TMS intensities at rest remained stable at Post-Test when compared to those at Pre-Test for both groups (MP group, Pre-Test: 52.28 ± 9.35 %MSO; Post-Test: 54.75 ± 10.31 %MSO, $t(9)=1.27$, $p=0.23$) and Control group, Pre-Test: 54.79 ± 9.73 %MSO; Post-Test: 54.56 ± 10.41 %MSO, $t(9)=0.15$, $p=0.88$). This result confirms that an acute session of MP did not significantly increase corticospinal excitability.

Author Contributions:

DRM, CP, and FL designed the experiment, DRM and WD conducted the experiment, DRM analyzed data, DRM prepared figures, DRM, CP and FL wrote the manuscript, WD, CP and FL provided feedback on the manuscript. All authors read and approved the current version of the manuscript.

Competing Interest Statement:

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

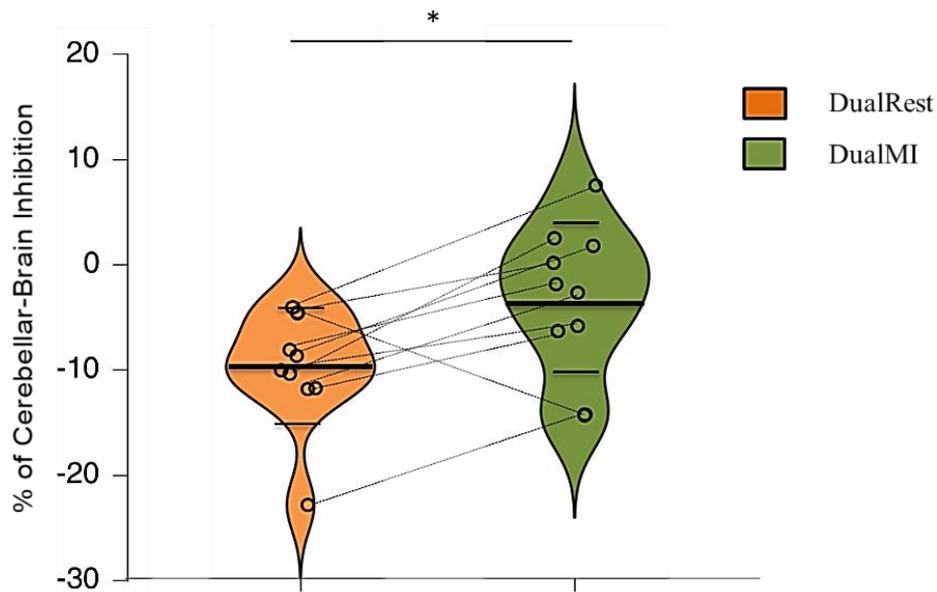
Funding:

This work was supported by the French-German ANR program in human and social sciences (contract ANR-17-FRAL-0012-01).

Acknowledgements:

We thank Anaïs Gouteron and Davy Laroche for the screening of TMS contraindications. We also thank Cyril Sirandre for developing the software that permitted us to perform dual-coil TMS measures.

Supplemental Figure 1:



Supplemental Fig.1: Violin plots for the percentage of Cerebellar Brain inhibition at rest (DualRest, on the left) and during motor imagery (DualMI, on the right) of a maximal contraction of the APB muscle at Pre-Test. Thick and thin horizontal lines mark mean and SD, respectively. Dots represent individual data per conditions.

KEY RESOURCES TABLE

RESOURCE	SOURCE	IDENTIFIER
Deposited Data		
Anthropometric and experimental (behavioral and neurophysiological) data.	Open Science Foundation	Name: Mental Practice Modulates Functional Connectivity Between the Cerebellum and the Primary Motor Cortex. Doi: 10.17605/OSF.IO/7238X

Discussion Etude 2

Dans cette étude, nous avons cherché à étudier les modulations de connectivité fonctionnelle entre le cervelet et M1 induite par une session de pratique mentale. Nous avons formulé les hypothèses selon lesquelles la pratique mentale conduirait à une amélioration de la performance motrice, ainsi qu'à une réduction de l'inhibition entre le cervelet et M1, témoignant ainsi d'adaptations neurales induites par la pratique mentale. En accord avec ces prédictions, une amélioration des performances motrices et une réduction de l'inhibition susmentionnée ont été observées suite à la phase de pratique mentale.

De manière comparable à ce qui est observé pour la pratique physique, nos résultats suggèrent que la pratique mentale induit des adaptations neuronales au niveau des voies reliant le cervelet et M1. L'interprétation que nous faisons de ce résultat se base sur ce qui est actuellement proposé pour la pratique physique. Brièvement, la pratique mentale induirait un phénomène de *tDLT* au niveau des cellules de Purkinje. Ce faisant, l'influence inhibitrice de ces cellules sur les noyaux cérébelleux profonds serait réduite. L'action excitatrice de ces noyaux sur M1 serait alors augmentée, ce qui peut se traduire, dans le cas présent, par la nécessité de stimuler à moindre intensité après la pratique mentale comparativement à avant.

Dans cette étude, nous apportons des éléments de discussion sur le versant neurophysiologique quant à la mise à jour des modèles internes induite par la pratique mentale, révélant un mécanisme potentiellement commun aux pratiques mentale et physique. Si ces pratiques induisent toutes deux cette mise à jour, cela n'implique cependant pas pour autant que cette mise à jour soit identique. Nombre de travaux suggèrent en effet que la pratique mentale mène à l'exécution de mouvements plus variables qu'après la pratique physique et ce, notamment en raison de l'absence de réafférences sensorielles durant la pratique mentale. Ces différences, principalement observées pour les paramètres de vitesse et de précision, n'ont été jusqu'à présent que peu explorées sur d'autres paramètres. Dans l'étude suivante, nous nous sommes intéressés aux effets des pratiques physique et mentale sur différents paramètres temporels, spatiaux et de fluidité du mouvement. Nous avons cherché, via l'implémentation d'une méthodologie statistique peu fréquente dans ce champ de recherche, à déterminer quels étaient les paramètres permettant de distinguer au mieux les pratiques mentale et physique.

Etude 3 : Smoothness Discriminates Physical from Motor Imagery practice of Arm Reaching Movements

Synthèse

Dans cette étude, nous avons évalué les effets des pratiques mentale et physique sur différents paramètres de performance motrice lors d'une tâche de pointage de cibles multiples. Ces paramètres comprenaient la durée du mouvement, les vitesses moyenne et maximale, la distance parcourue et la fluidité du mouvement, quantifiée via le nombre de pics de vitesse. Nous montrons notamment que les pratiques physique et mentale diffèrent au niveau de la fluidité du mouvement et proposons que cette distinction tienne au rôle des réafférences sensorielles, présentes lors de la pratique physique mais absentes lors de la pratique mentale, dans la mise à jour des modèles internes.

Etude 3 : Smoothness Discriminates Physical from Motor Imagery practice of Arm Reaching Movements

Célia Ruffino*, Dylan Rannaud Monany*, Charalambos Papaxanthis, Pauline M. Hilt, Jérémie Gaveau and Florent Lebon.

*These authors have contributed equally to this work.

Abstract

Physical practice (PP) and motor imagery practice (MP) lead to the execution of fast and accurate arm movements. However, there is currently no information about the influence of MP on movement smoothness, nor about which performance parameters best discriminate these practices. In the current study, we assessed motor performances with an arm pointing task with constrained precision before and after PP (n= 15), MP (n= 15), or no practice (n= 15). We analyzed gains between Pre- and Post-Test for five performance parameters: movement duration, mean and maximal velocities, total displacements, and the number of velocity peaks characterizing movement smoothness. The results showed an improvement of performance after PP and MP for all parameters, except for total displacements. The gains for movement duration, and mean and maximal velocities were statistically higher after PP and MP than after no practice, and comparable between practices. However, motor gains for the number of velocity peaks were higher after PP than MP, suggesting that movements were smoother after PP than after MP. A discriminant analysis also identified the number of velocity peaks as the most relevant parameter that differentiated PP from MP. The current results provide evidence that PP and MP specifically modulate movement smoothness during arm reaching tasks. This difference may rely on online corrections through sensory feedback integration, available during PP but not during MP.

Keywords: motor imagery, movement smoothness, feedbacks, internal models, motor learning.

doi: [10.1016/j.neuroscience.2021.12.022](https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2021.12.022)

Introduction

Motor skill learning is a central process in everyday life, sustaining adaptation and efficiency of motor behaviors in constantly changing environments. Through physical practice (PP), movements are performed faster, more accurately, and require less energy consumption (Willingham, 1998). Even if continuous and extended practice is known to greatly and durably improve motor performance (Robertson et al., 2004; Kitago and Krakauer, 2013), positive effects of practice can also be observed within a single training session. A growing number of studies indeed observed that a few minutes of practice is sufficient to induce gains in motor performance (e.g., speed and accuracy) on a wide variety of motor tasks, such as sequential finger-tapping or arm-reaching tasks (Karni et al., 1998; Walker et al., 2003; Gentili et al., 2006, 2010; Spampinato and Celnik, 2017; Ruffino et al., 2021). This fast learning process, known as motor acquisition, is considered as the first step towards the formation of new and robust motor memories.

Although skill learning usually requires PP, alternative forms of practice also exist. Among these, motor imagery, that is the mental simulation of an action without associated motor output, has been largely documented. In fact, mental practice (MP) improves several aspects of motor performance, such as movement accuracy, speed, and force (Yue and Cole, 1992; Yágüez et al., 1998; Ranganathan et al., 2004; Gentili et al., 2006, 2010; Allami et al., 2008; Lebon et al., 2010; Grosprêtre et al., 2018; Ruffino et al., 2021). Performance increases following MP is associated with specific neural mechanisms at both cortical and spinal levels (Avanzino et al., 2015; Grosprêtre et al., 2019; Ruffino et al., 2019). Specifically, an acute session of MP induces use-dependent plasticity into the primary motor cortex (Bonassi et al., 2017; Ruffino et al., 2019) and spinal circuitry (Grosprêtre et al., 2019). At the functional level, it is proposed that motor performance improvement following MP may reflect an update of internal forward models (Kilteni et al., 2018; Dahm and Rieger, 2019; Ruffino et al., 2021). Basically, internal forward models are neural network that predict the future sensorimotor state (e.g., velocity, movement duration, position) given the current state, the efferent copy of the motor command, and the goal of the movement (Kawato et al., 2003; Wolpert et Flanagan, 2001). Kilteni et al. (2018) strongly supported this assumption by showing that the sensory consequences of imagined movements are predicted during motor imagery.

Although PP and MP share common mechanisms, a number of dissimilarities also exist. Perhaps the main difference, at least the most visible, is that during MP there is no sensory feedback about movement (position velocity and acceleration), since the imagined segment **is**

inert. In error-based motor learning process, external sensory feedback is necessary to update the prediction of the internal forward model, via the discrepancy between the predicted state and the actual state (Kawato et al., 2003; Shadmehr et al., 2010; Shadmehr & Krakauer, 2008; Wolpert et al., 2011). Better state prediction will, in turn, improves the controller and thus the motor output. In the case of a model-free motor learning process, external feedback directly improves the controller through reward predictions error (Criscimagna-Hemminger et al., 2010; Izawa and Shadmehr, 2011). The absence of external feedback during MP could explain why after PP the performance improvement is better than after MP (Ingram et al., 2019). This assumption is supported by the study of Bonassi et al. (2017), which associated MP with peripheral nerve stimulation. The authors observed a better motor learning than after MP alone, and a similar motor learning than after PP. Thus, these results highlight the crucial role of peripheral feedback in the update of internal models and in the motor learning process. Theoretically, it is proposed that the difference between the prediction and the desired outcome based on stored movement representations would be returned as an input to improve the subsequent motor command via a “self-supervised process”, explaining motor performance improvement despite the external feedback during MP (Gentili et al., 2010, Ruffino et al., 2021).

Up to now, performance improvement after MP has been measured, and compared to PP, mainly on three parameters: force, accuracy, and speed. Nonetheless, other parameters are of importance for motor performance, such as movement smoothness that is enhanced after PP (Balasubramanian et al., 2015). Smoothness is related to the form of the velocity profile, which is singled-peaked with one acceleration and one deceleration phase. When the motor command is inaccurate a number of sub-movements are necessary to correct it, creating thus a non-optimal and clumsy movement (Kelso et al., 1979; Ketcham et al., 2002; Ketcham & Stelmach, 2004). Intriguingly, the effects of MP on this parameter are yet unknown.

In the current study, we sought to compare PP and MP, considering spatial, temporal, and smoothness parameters. We recorded movement-related trajectories on a graphic tablet from two training groups (PP and MP) and one control group (Ctrl, absence of practice). In line with the literature, we first hypothesized that PP and MP would similarly enhance arm reaching movements, with improvements for all parameters but with greater gains for PP. Alternatively, temporal parameters would similarly improve following PP and MP, as sensory feedback is not a prerequisite in that case, whereas spatial and smoothness parameters would be less improved after MP.

Method

Participants

Forty-five right-handed adults participated in this study after giving their informed consent. All were healthy and self-reported being free from neurological or physical disorders. The participants were randomly assigned into three groups: the Physical Practice group (PP, $n = 15$, 6 females, mean age: 25 ± 2 years old), the Mental Practice group (MP, $n = 15$, 9 females, mean age: 25 ± 6 years old), and the Control group (Ctrl, $n = 15$, 7 females, mean age: 28 ± 4 years old).

Motor imagery vividness of the MP group was assessed by the French version of the revised Movement Imagery Questionnaire ‘MIQr’ (Lorant and Nicolas, 2004). The MIQr is an 8-item self-report questionnaire, in which the participants rate the vividness of their mental images using 7-point scales ranging from 1 (really difficult to feel/visualize) to 7 (really easy to feel/visualize), on two modalities (visual imagery and kinesthetic imagery). The average score obtained in the current study was 42.1 ± 9.5 (maximum score: 56; minimum score: 8), revealing good imagery capabilities.

Experimental Device

The participants were comfortably seated on a chair in front of a graphic tablet (Intuos4, XL, Wacom, Krefeld, Germany), on which four square-targets (1x1 cm) were presented (see Fig.1A). The distance between the participants’ sternum and the first target (T1) was 10 cm. One trial included 10 successive target-to-target movements in the following order: 1 – 2 – 3 – 4 – 1 – 2 – 3 – 4 – 1 – 2 – 3. The participants were instructed to reach each target with a pencil as accurately and as fast as possible (Fig.1B). Accuracy was imposed during the experiment: participants were instructed to reach each target in the specified order to complete a trial. If the participant missed a target, the trial was aborted and performed again.

Experimental procedure

The experimental protocol included two *test* sessions (PreTest and PostTest) and one *training* session (Fig. 1C). During the *test* sessions, all the participants performed 3 actual trials as fast and accurately as possible. During the training session, the participants of the PP were trained as fast and accurately as possible to the task, while those of the MP group were instructed to imagine themselves performing the task as fast and accurately as possible,

combining kinesthetic and visual (first-person perspective) imagery modalities. Both training groups performed 60 trials, divided into 6 blocks with 1-min rest between blocks to avoid mental fatigue (Rozand et al., 2016). The Ctrl group watched a non-emotional documentary (“Home”, directed by Y. Arthus-Bertrand, 2009) for 30 min (the approximate time of both training sessions).

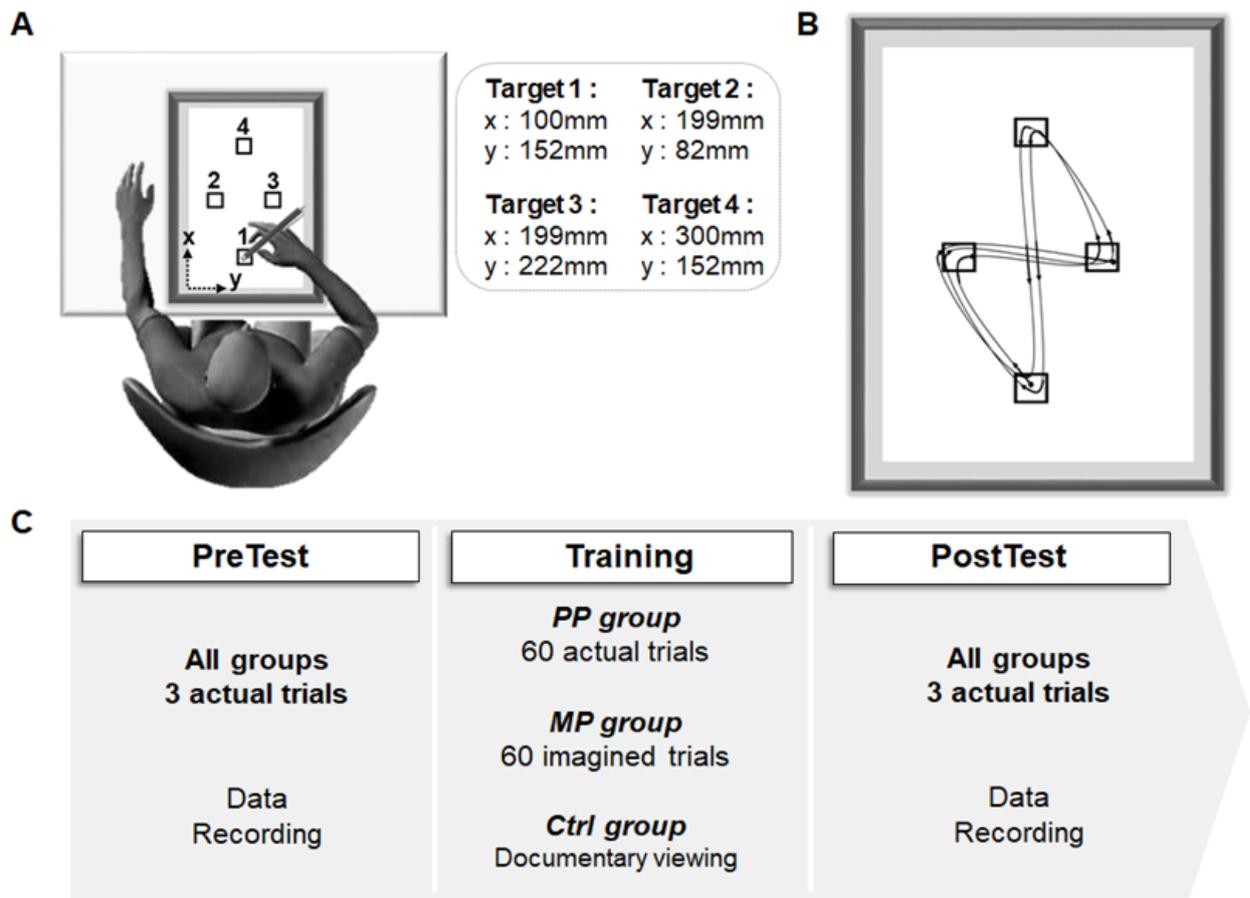


Fig. 1. *A.* Participants’ position and targets location on the graphic tablet. *B.* One trial included 10 successive track movements between the targets, as fast as possible without missing any target (1 – 2 – 3 – 4 – 1 – 2 – 3 – 4 – 1 – 2 – 3). *C.* Experimental procedure. The protocol included 2 test sessions of 3 actual trials (data recording for each trial) and one training session. During the training session, the Physical Practice (PP) group physically executed 60 repetitions of the 10 movements, and the Mental Practice (MP) group mentally simulated 60 repetitions of the 10 movements. The Control (Ctrl) group watched a non-emotional documentary.

Kinematics recording and analysis

We recorded movement kinematics at 100Hz using a graphic tablet (Intuos4 XL, Wacom, Krefeld, Germany). The spatial resolution in the present experiment was less than 1 mm. Data processing was performed using custom programs written in Matlab (Mathworks, Natick, MA). Position signals in the horizontal plane (X, Y) were low-pass filtered using a

digital fifth-order Butterworth filter (zero phase distortion, Matlab ‘butter’ and ‘filtfilt’ functions) at a cut-off frequency of 10 Hz.

We computed five parameters for each trial: i) movement duration (MD), i.e., the total time elapsed between the moment when the pencil exited the first target and entered the final target; ii) distance, i.e., the total two-dimensional displacement; iii) mean velocity (Vmean), i.e., the average inter-target movement speed; iv) maximal velocity (Vmax), i.e., the average of maximal inter-target movement speed; and v) number of velocity peaks (NbPeaks), i.e., the number of local maxima detected on velocity profiles. We used this parameter to quantify movement smoothness (Brooks et al., 1973; Fethers and Todd, 1987; Balasubramanian et al., 2015); the smaller the number of peaks, the smoother the movement.

For each parameter, we calculated the gain between PreTest and PostTest. To systematically represent gains with positive values, we calculated gains for MD, NbPeaks, and distance as follows:

$$Gain(\%) = \left(\frac{PreTest}{PostTest} - 1 \right) \times 100$$

and for Vmax and Vmean as follows:

$$Gain(\%) = \left(1 - \frac{PreTest}{PostTest} \right) \times 100$$

Electromyographic recording and analysis

To verify that muscles were not activated during mental training (MP group), electromyographic (EMG) activity of the biceps brachii (BB) and the triceps brachii (TB) muscles of the right arm were recorded during each imagined trial and compared to EMG activity at rest (10-second recording before training). We used pairs of bipolar silver chloride circular (10-mm diameter) surface electrodes. We positioned the electrodes parallel to muscle fibers, over the middle of the muscles belly with an inter-electrode (center-to-center) distance of 20 mm. The reference electrode was positioned on the medial elbow epicondyle. After shaving and dry-cleaning the skin with alcohol, the impedance was below 5 kΩ. EMG signals were amplified (gain 1000), filtered (with a bandwidth frequency ranging from 10 Hz to 1 kHz), and converted for digital recording and storage with PowerLab 26T and LabChart 7 (AD Instruments). We analyzed the EMG patterns of the muscles by computing their activation level (RMS, root mean square) using the following formula:

$$RMS = \sqrt{\frac{1}{MD} \int_0^{MD} (EMG)^2 dt}$$

Statistical analysis

We performed the analyses on motor gains to reduce variability between participants, especially at PreTest. We primarily checked the normality of the data (Shapiro-Wilk test), the equality of variance (Levene's test), and the sphericity (Mauchly's test).

First, we used unilateral one-sample t-tests compared to the reference value 100 to check whether motor performances improved between Pre and PostTest, for each parameter and each group. Cohen's d was reported for each test and the statistical significance threshold was set at 0.05. To control for multiple comparisons, we applied the Bonferroni correction method to adjust the P values computed for each parameter (three one-sample t-tests per parameter).

To compare gains between groups, we then performed one-factor ANOVAs with *Group* as a between-subject factor and planned comparisons using orthogonal contrasts analysis for each parameter (Howell, 2012). We constructed a contrast matrix to test the following *a priori* assumptions: i) MP and PP led to better gain when compared to an absence of practice, i.e., Ctrl group (contrast C1), and ii) PP led to better gain when compared to MP (contrast C2).

To identify the parameters that best discriminated the groups, we finally realized a stepwise generalized linear discriminant analysis. This exploratory data analysis first consisted in the identification of discriminant parameters, and then in the creation of functions that combined these discriminant parameters. The resulting functions were used as a linear classifier to investigate the data organization according to the categorical predictors (i.e., groups) and the independent variables (i.e., parameters). To test if the discriminant functions classified the experimental observations in their respective groups better than chance (i.e., if the combinations of identified factors were indeed relevant to group discrimination), we used the Press Q statistic (Hair et al., 1998).

Also, to ensure that participants of the MP group did not activate their muscles during MP, we used Friedman's ANOVAs, comparing the EMG activity of each imagined block with the rest condition, for each muscle (BB and TB).

Results

Summary data

Table 1 reports the mean values and the mean gains for the five kinematic parameters.

Table 1. Average values and standard deviation (SD) for the PreTest, PostTest, and gains of the five parameters and the three experimental groups. MD: Movement duration; Vmean: Mean velocity; Vmax: Maximal velocity; NbPeaks: Number of peaks, s: second, cm: centimeter.

	PreTest	PostTest	Gain (%)	
	Mean (SD)	Mean (SD)	Mean (SD)	
<i>PP</i>	<i>MD (s)</i>	4.87 (0.97)	4.17 (0.78)	17.31 (15.26)
	<i>Distance (cm)</i>	162.01 (5.35)	163.19 (6.61)	-0.61 (4.23)
	<i>Vmean (cm/s)</i>	32.61 (8.07)	37.79 (8.42)	13.31 (11.81)
	<i>Vmax (cm/s)</i>	71.98 (22.12)	81.37 (26.18)	10.39 (10.34)
	<i>NbPeaks</i>	5.63 (2.14)	4.18 (1.47)	37.07 (29.37)
<i>MP</i>	<i>MD (s)</i>	4.80 (0.92)	4.43 (0.82)	9.11 (13.16)
	<i>Distance (cm)</i>	164.42 (5.24)	164.23 (3.72)	0.1 (1.94)
	<i>Vmean (cm/s)</i>	32.43 (5.38)	35.25 (5.91)	7.38 (11.34)
	<i>Vmax (cm/s)</i>	73.44 (13.25)	81.25 (12.35)	9.39 (11.43)
	<i>NbPeaks</i>	4.60 (1.13)	3.87 (0.77)	18.62 (15.25)
<i>Ctrl</i>	<i>MD (s)</i>	4.87 (0.84)	4.67 (0.87)	4.85 (7.89)
	<i>Distance (cm)</i>	163.55 (4.34)	163.54 (4.44)	0.02 (1.49)
	<i>Vmean (cm/s)</i>	32.31 (5.94)	33.76 (6.74)	3.82 (6.53)
	<i>Vmax (cm/s)</i>	71.59 (14.27)	71.18 (15.56)	-1.03 (6.30)
	<i>NbPeaks</i>	6.22 (2.27)	5.75 (2.45)	11.48 (19.15)

One sample t-tests

Firstly, to check whether motor performances improved between PreTest and PostTest after practices, we used unilateral one-sample t-tests compared to the reference value 100. Table 2 reports the results and effect sizes for one-sample t-tests analysis.

Table 2. Summarized results and effect sizes for one-sample t-tests analysis. PP: Physical practice group; MP: Mental practice group; Ctrl; Control group. MD: Movement duration; Vmean: Mean velocity; Vmax: Maximal velocity; NbPeaks: Number of peaks.

		t (14)	p (adjusted)	Cohen's d
<i>PP</i>	<i>MD</i>	4.39	0.0009	1.13
	<i>Vmean</i>	4.36	0.001	1.12
	<i>Vmax</i>	3.9	0.002	1
	<i>NbPeaks</i>	4.89	0.0003	1.26
	<i>Distance</i>	-0.55	1	-0.14
<i>MP</i>	<i>MD</i>	2.68	0.027	0.69
	<i>Vmean</i>	2.52	0.037	0.65
	<i>Vmax</i>	3.26	0.008	0.84
	<i>NbPeaks</i>	4.84	0.0004	1.25
	<i>Distance</i>	0.21	1	0.05
<i>Ctrl</i>	<i>MD</i>	2.38	0.048	0.61
	<i>Vmean</i>	2.26	0.06	0.58
	<i>Vmax</i>	-0.63	0.8	-0.16
	<i>NbPeaks</i>	2.32	0.053	0.6
	<i>Distance</i>	0.05	1	0.01

PP and MP groups significantly improved their performances between PreTest and PostTest sessions. Precisely, MD and NbPeaks decreased, while Vmax and Vmean increased after practice. The Ctrl group improved movement duration. No significant effect of Distance was observed (all p 's > 0.05).

One factor ANOVA and contrast analysis

Secondly, we compared gains between groups by means of one-factor ANOVAs and planned comparisons. The results are depicted in Figure 2.

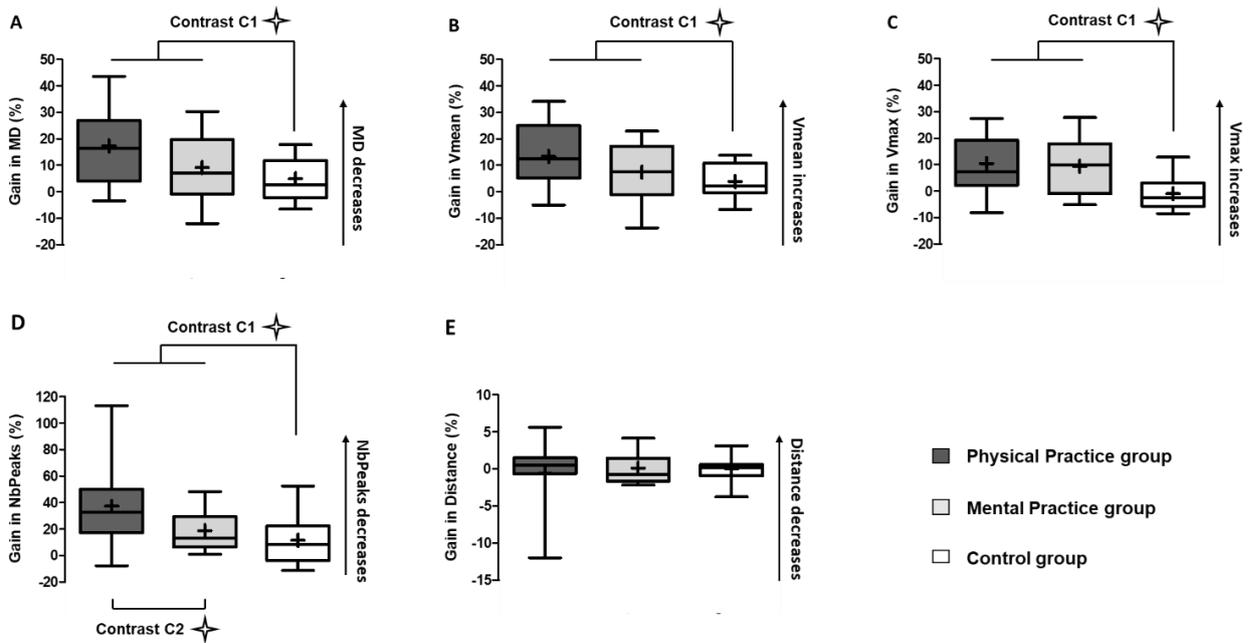


Fig. 2. Gains for MD ((A) movement duration), Vmean ((B) mean velocity), Vmax ((C) maximal velocity), NbPeaks ((D) number of peaks) and Distance (E) for each group. Cross and horizontal bars within the boxplots represent mean and median, respectively. Boxplots borders delimitate the first and third quartiles. Error bars represent the 5th and the 95th percentiles. Stars indicate significant effects of the contrasts (C1: Ctrl vs PP + MP and C2: PP vs MP).

The ANOVA revealed a main effect of Group for MD ($F_{2,42} = 3.85, p=0.03, \eta_p^2 = 0.15$), Vmean ($F_{2,42} = 3.32, p=0.045, \eta_p^2 = 0.14$), Vmax ($F_{2,42} = 6.64, p<0.01, \eta_p^2 = 0.24$) and NbPeaks ($F_{2,42} = 5.37, p<0.01, \eta_p^2 = 0.2$), but not for Distance ($F_{2,42} = 0.29, p=0.75$). The contrast analysis revealed a significant effect of the contrast C1 (Ctrl vs MP + PP) for MD ($t=2.11, p=0.04, \text{Cohen's } d=0.69$), Vmean ($t=2.02, p=0.049, \text{Cohen's } d=0.66$), Vmax ($t=3.63, p<0.01, \text{Cohen's } d=1.18$) and NbPeaks ($t=2.36, p=0.02, \text{Cohen's } d=0.78$), without effect for Distance ($t=-0.3, p=0.76$). This confirms that, except for Distance, practice (MP & PP) improved motor performance when compared to the absence of practice (Ctrl). The contrast C2 (MP vs PP) revealed no statistically significant difference for MD, Vmean, Vmax or Distance (*all p's* > 0.12). However, there was a significant effect for the contrast C2 regarding NbPeaks ($t=2.27, p=0.03, \text{Cohen's } d=0.82$), suggesting better performance after PP than MP.

Stepwise generalized linear discriminant analysis

Finally, we performed a stepwise generalized linear discriminant analysis to identify the parameters that best discriminated the groups. The three groups (PP, MP, and Ctrl) were considered as the dependent variable and the gains for each parameter as the independent variable. The discriminant power of each variable was tested using a forward stepwise

approach, revealing that Vmax and NbPeaks significantly contributed to group discrimination ($F_2 = 5.19, p < 0.01$ and $F_2 = 3.99, p = 0.025$, respectively), whereas MD ($F_2 = 1.41, p = 0.25$), distance ($F_2 = 0.04, p = 0.96$), and Vmean ($F_2 = 1.38, p = 0.26$) did not.

The discriminant analysis gave two canonical functions (*Wilks' λ* = 0.64; $\chi^2(4) = 18.62, p < 0.01$ for the first function; *Wilks' λ* = 0.84; $\chi^2(1) = 7.43, p < 0.01$ for the second one). The first discriminant function accounted for 30.94% of total variance, while the second one for 19.61%, for a total of 50.55%. The classification accuracy of the discriminant functions was 62.2% with a significant Press Q score ($\chi^2(1) = 16.9, p < 0.01$). This result ensures that the discriminant functions classified experimental observations in their respective groups better than chance (i.e., 50%). To conclude, the results of discriminant analysis and contrasts analysis suggest that Vmax discriminates practice from the absence of practice, whereas Nbpeaks also discriminates the performance improvement between PP and MP.

Electromyographic analysis

Participants did not activate their muscles during mental training in comparison to rest. Statistical comparison (Friedman's Anova) of EMG activity between each block of MP and rest revealed no significant difference neither for the BB muscle ($X^2 = 5.47; p = 0.48$) nor for the TB muscle ($X^2 = 10.39; p = 0.11$).

Discussion

In the current study, we identified the number of velocity peaks, an indicator of movement smoothness, as the most relevant parameter that differentiated PP from MP for an arm pointing task. While classical parameters as movement duration or maximal and mean velocity improved in a comparable extent following both practices, movement smoothness improved following MP but to a lower extent than that after PP. These findings provide relevant information about the specific influence of practice types on motor performance parameters.

General motor performance improvement

Motor performance improvement of arm reaching movement have been widely investigated, considering both PP and MP (Gentili et al. 2006; Gentili et al. 2010; Yàgüez et al. 1998; Ingram et al. 2019). Our findings corroborate previous results, showing an improvement of temporal parameters, such as movement duration, mean and maximal velocity after both practices, compared to the Control group.

The improvement of motor performance following MP could be explained by the concept of forward internal model (Gentili et al. 2006; Gentili et al. 2010; Dahm et Rieger 2019; Kiltani et al. 2018). The internal model theory postulates the existence of predictive processes that simulate sensory prediction and the dynamic consequences of action (Wolpert and Flanagan, 2001; Friston, 2011; Kiltani et al., 2018). During the mental simulation of a movement, a motor command is generated by the controller based on the desired outcome. In parallel, an efferent copy is also generated and transmitted to the forward models, which produce a sensorimotor prediction about the future states of the arm (Wolpert and Ghahramani, 2000). If the motor command is inaccurate, then the forward models would predict an undesired final state for the arm (e.g., pointing next to the target instead of reaching it). It is hypothesized that, during mental practice, a comparator integrates the discrepancy (i.e., the error) between the desired outcome and this sensorimotor prediction. This information would be sent back from the comparator to the controller as a teaching signal, permitting an internal adjustment of the future motor command despite the absence of sensory feedbacks. However, due to the absence of such feedbacks, the training of the internal models would be more variable, that could be one explanation for the well-known difference between mental and physical practice when considering performance-related motor gains (Gentili et al. 2006, 2010). Interestingly, PP and MP increased mean and maximal velocity to the same extent, but PP greater decreased the

number of velocity peaks. These findings provide evidence that PP and MP may improve specifically the parameters of performance for arm reaching tasks.

Movement smoothness discriminates physical and mental practices

The arm reaching movements can be decomposed in two distinct phases: i) an initial impulse phase, involving predictive loops and ii) a final phase, known as the corrective phase, implying online movement corrections (Elliott et al., 2001; Thompson et al., 2007). Kinematic analyses revealed that the first phase can be characterized by one or two high velocity peaks, permitting to quickly get closer to the target, while the second contains low secondary velocity peaks, which are likely to represent corrective sub-movements when approaching the target (Novak et al., 2002). The authors also suggested that PP leads to faster and precise initial movements in order to quickly approach the target and to reduce the number of corrective sub-movements, respectively. Here, we discuss the difference in number of velocity peaks between PP and MP groups, considering the insights of studies that investigated the absence of feedbacks during actual reaching movements (Khan et al., 2003; Franklin et al., 2017). These studies showed that the actual execution of fast and smooth movements during the initial phase is possible with or without feedbacks, whereas the reduction of the endpoint variability during the final phase is feedback-dependent. Because of the similar increase of V_{max} for both groups and the decrease of $NbPeaks$, even for MP, we suggest that both PP and MP may lead to the execution of faster and precise initial movements that minimize the corrective phase and thus reduce the number of sub-movements. The distinction between PP and MP could thus stand in the corrective phase, where sensory feedbacks are necessary. Indeed, the feedbacks of actual movements during PP may help to optimize the corrective phase when approaching the target, and therefore to greater reduce $NbPeaks$ in comparison to MP. The absence of sensory feedbacks during imagined movements would be an obstacle to reduce the number of sub-movements when actually approaching the target.

Limitations

The chosen experimental paradigm limits some additional analyses. Indeed, the instruction given to the participants was to pass through a target to validate it, without necessarily stopping the movement in each target. Thus, it is difficult to decompose the movement into acceleration and deceleration phases to interpret how arm motor control acquired the various targets. Further investigations could allow confirming our hypothesis concerning the distinction between the initial and the corrective phase about the decrease of the

number of peaks. For instance, an experimental paradigm using isolated pointing movements, would allow decomposing each movement in clear acceleration and deceleration phases, and therefore to quantify the evolution of the number of peaks in each phase, before and after physical or mental practices.

Likewise, further studies could analyze a broader range of movements, tasks (e.g., to perform and/or imagine the movement at different velocities) and smoothness metrics (e.g. dimensionless jerk or Spectral Arc Length; Balasubramanian et al., 2015; Gulde and Hermsdorfer 2018) to better characterize and understand the influence of MP on varied movements parameters.

Conclusion

In conclusion, the present study provided the first evidence that MP increased smoothness of arm-reaching movement, and that this performance parameter discriminated between PP from MP. Although, no sensory feedbacks are present during imagined movements, the increase of movement velocity would lead to greater smoothness after MP. Further studies could analyse a broader range of movements and tasks (e.g., to perform and/or imagine the movement at different velocities) to better understand the influence of MP on movements parameters.

Authors contributions

CR, CP, and FL designed the experiment; CR and DRM recorded the data; DRM and JG analysed the data; CR and DRM developed figures; CR, DRM, CP and FL wrote the manuscript; CP, JG, PMH and FL provided feedback on the manuscript; all co-authors read and approved the submitted version.

Funding

This work was supported by the French-German ANR program in human and social sciences (contract ANR-17-FRAL-0012-01).

Conflict of Interest Statement

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

Discussion Etude 3

Dans cette étude, nous avons cherché à déterminer les spécificités des pratiques mentale et physique au regard des gains de performances associés à plusieurs paramètres temporels, cinématiques et de fluidité du mouvement. Les résultats montrent une amélioration globale des performances motrices suite aux sessions de pratique mentale et physique, conformément à ce qui est observé dans la littérature. De manière intéressante, les analyses suggèrent également que, pour un gain statistiquement comparable entre ces pratiques pour la vitesse maximale, la fluidité du mouvement apparaît comme principale source de discrimination entre ces pratiques.

L'interprétation que nous proposons de ces résultats est, succinctement, la suivante. La littérature suggère que le pic de vitesse maximale serait associé à la partie « initiale » du mouvement, où l'on quitte le point de départ pour tendre rapidement vers la cible. Il est également suggéré qu'il est possible d'améliorer cette partie du mouvement et ce en l'absence de réafférences sensorielles, notamment visuelles (Franklin et al., 2017). Nous supposons que, malgré l'absence de telles réafférences durant la pratique mentale, cette dernière aurait permis d'améliorer la performance de manière comparable à la pratique physique au regard de ce paramètre. Concernant le nombre de pics de vitesse, reflétant la fluidité du mouvement, nous supposons que la différence entre pratiques physique et mentale tiendrait davantage à la partie du mouvement relative à l'atteinte de la cible. Les réafférences sensorielles auraient ici un rôle important, diminuant la variabilité associée à ces mouvements d'atteinte (Khan et al, 2006). La différence entre pratiques physique et mentale tiendrait ici à la possibilité d'améliorer davantage cette partie du mouvement via la pratique physique comparativement à la pratique mentale.

Les résultats des deux précédentes études montrent, en conformité avec la littérature, que la pratique mentale permet une amélioration de la performance motrice. Si les protocoles de pratique mentale ont un effet favorable sur cette performance, nous pouvons nous interroger quant aux leviers par lesquels nous pourrions renforcer leur efficacité. L'implémentation de protocoles de pratique mentale plus efficaces pourrait en effet se révéler intéressante dans un cadre appliqué, au regard par exemple de la réhabilitation motrice fonctionnelle. Dans la quatrième étude de ce manuscrit, nous nous consacrerons à l'étude des effets de l'exercice aérobie, connu pour potentialiser la pratique physique, sur l'acquisition et la consolidation motrice induites par pratique mentale.

Etude 4 : Effects of aerobic exercise on motor acquisition and consolidation following mental practice

Synthèse :

Dans cette étude, nous nous sommes intéressés aux effets de l'exercice aérobic à intensité modérée sur l'acquisition et la consolidation motrices induites par pratique mentale. Nous avons pour hypothèses de travail qu'une session d'exercice aérobic réalisée avant la pratique mentale potentialiserait l'acquisition motrice, tandis que l'exercice aérobic après la pratique mentale aurait un effet favorable sur la consolidation motrice. Les résultats suggèrent que l'exercice aérobic avant la pratique ne bénéficierait pas à l'acquisition motrice induite par la pratique mentale. Cependant, nous suggérons que la réalisation d'une session d'exercice aérobic après la pratique mentale potentialiserait la consolidation motrice.

Etude 4 : Effects of aerobic exercise on motor acquisition and consolidation following mental practice

Dylan Rannaud Monany, Charalambos Papaxanthis and Florent Lebon

Abstract

It is known that aerobic exercise enhances motor acquisition and consolidation induced by physical practice (PP). However, information about the effects of exercise on mental practice (MP) are missing. In the current study, four experimental groups were constituted: (ii) physical practice without exercise (PP-Rest); (iii) mental practice preceded by Exercise (Exe-MP); (iv) mental practice followed by Exercise (MP-Exe). We hypothesized that exercise before MP would promote motor acquisition, whereas exercise after MP would promote motor consolidation. Motor performances (movement speed and accuracy) were measured in a sequential finger tapping-task before practice (Pre-Test), immediately after (Post-Test 0h) and one day after (Post-Test 24h). T-tests and ANOVAs were run to respectively test within- and between-groups differences for motor acquisition and consolidation. Results show that exercise before MP does not enhance motor acquisition, whereas exercise after MP enhances motor consolidation. We speculate that the absence of exercise for motor acquisition induced by MP is due to a conflict between effects of motor imagery and exercise on short-intracortical inhibition, a known modulator of long-term potentiation-like plasticity induction. The fact that exercise potentiates motor consolidation could be promising with regard to the optimization of mental practice protocols in rehabilitation contexts.

Introduction

Motor learning is an important process in daily life. Following actual movement repetition, namely physical practice (PP), movements are performed faster and more accurately (Karni et al., 1998). The positive effects of PP on motor performance can be observed with different timescales, from a single practice session to several days or weeks after practice. Previous studies indeed reported that a few minutes of practice is enough to improve motor performance on various tasks, such as pointing tasks or sequential finger-tapping tasks (Spampinato et al. 2017; Ruffino et al. 2022; Walker et al., 2003). This fast learning process is defined as motor acquisition, and is considered as the first step for the development of new motor memories. The formation of new motor memories, also called motor consolidation, leads to a stabilization or an improvement (offline learning) of acquired performance levels between practice sessions (Krakauer and Shadmehr, 2006). On the neurophysiological plan, both motor acquisition and consolidation of motor skills are assumed to rely on neural changes within the sensorimotor system (Dayan and Cohen, 2011).

A growing number of studies evidenced that aerobic exercise, defined as an activity that requires oxygen as the main source of sugars combustion, enhances motor performances for PP (Roig et al., 2013; Mang et al., 2014; Statton et al., 2015; Thomas et al., 2016). The effects of exercise depend of its timing (i.e., before or after the practice session) and of its intensity (e.g., moderate or high). For instance, Statton et al., (2015) pointed that a single bout of moderate-intensity aerobic exercise before PP promotes motor acquisition, without effects on motor consolidation, whereas Thomas et al., (2016) showed that moderate exercise after PP promotes consolidation. For high-intensity, Roig et al., (2013) reported that aerobic exercise, performed before or after PP, promotes motor consolidation, without effect on motor acquisition. Positive effects of aerobic exercise on motor acquisition and consolidation are justified, at least in part, by exercise-induced neuroplasticity phenomena and modulation of neural activity. We could cite the facilitation of long-term-potential-like (LTP) plasticity induction within the primary motor cortex during motor acquisition (Mang et al., 2014; Ziemann et al., 2006), as well as the increase of circulating brain-derived neurotrophic factor (BDNF) and neuro-adrenergic system activity, which are both involved in motor consolidation (Bekinschtein et al., 2014; Kuo et al., 2021; Segal et al., 2012; Skriver et al., 2014).

Although motor learning usually relies on PP, alternative forms of practice exist. Among these, mental practice (MP) based on motor imagery (i.e., the mental simulation of an action without concomitant motor output), is well documented. On the behavioural plan, several studies reported positive effects of MP on motor acquisition and consolidation, considering parameters as movement speed or accuracy (Gentili et al., 2006, 2010; Ruffino et al., 2021). The effects of MP on motor performance are likely to be due to the engagement of overlapping neurocognitive resources between movement execution and motor imagery (Héту et al., 2013; Kiltene et al., 2018), as well as neuronal adaptations that sustain both motor acquisition and consolidation (Ruffino et al., 2017). Indeed, functional imagery and neuromodulation studies respectively showed that motor imagery and actual execution share overlapping cortico-subcortical networks and induce congruent modulations of corticospinal excitability (Grosprêtre et al., 2015; Harwick et al., 2018). Furthermore, other studies reported that MP induces neural changes after a single practice session (Avanzino et al., 2015; Ruffino et al., 2019) and after extended periods of practice (e.g., several days, Pascual-Leone et al., 1995).

One could argue that, if MP and PP involves overlapping neural substrates and induce neural changes within these substrates, aerobic exercise could also promote MP efficiency. However, the effects of aerobic exercise on MP have, to the best of our knowledge, never been explored. The aim of the following experiment was thus to probe the effects of moderate-aerobic exercise on motor acquisition and consolidation induced by MP. To these purposes, four groups were constituted: (i) physical practice without exercise (PP-Rest) (ii) mental practice without exercise (MP-Rest), (iii) mental practice preceded by Exercise (Exe-MP), (iv) mental practice followed by Exercise (MP-Exe). We hypothesized that a single bout of moderate aerobic exercise performed prior to MP would promote motor acquisition, while exercise after MP would promote motor consolidation.

Methods

Participants

Forty healthy right-handed volunteers participated in the study (17 women, mean age: 23.52 years old, range: 19 - 29). The participants were randomly assigned to the PP-Rest group (n=10, mean age: 22.8, range 19-29), the MP-Rest group (n=10, mean age: 25.6, range 21-27), the Exe-MP group (n=10, mean age: 24.1, range 21-27), or the MP-Exe group (n=10, mean age: 21.6, range 18-27). The study was complied with the standards set by the Declaration of Helsinki (Version 2013, except pre-registration).

Experimental protocol

The experiment took place in a quiet experimental room. Depending on their groups, participants were assigned (Exe-MP and MP-Exe groups) or not (MP-Rest and PP-Rest) to a moderate-intensity cycling exercise before or after a practice session of a sequential finger tapping-task.

Modality of exercise

Participants of the exercise groups were asked to perform a cycling exercise (*Wattbike Ltd*) during 30mn and to maintain themselves at 65-70% of maximal theoretical cardiac frequency (global mean and SD: 132.74 ± 2.89 beats per minutes [(Riebe et al., 2018)]). Participants were self-monitored with a cardiofrequencemeter (*Cyclus 2*) directly connected to the bike. The recorded cardiac frequency was displayed in real-time on the bike's screen. The experimenter regularly checked the compliance of the participant to the given instructions during exercise. Resistance of the bike was set to minimal for all participants.

Behavioral tasks

The motor task consisted in a sequential finger-tapping task. The participants were seated in front of a customized keyboard and performed a sequence of six movements with their left-hand fingers in the following order: 1-2-4-5-3-5 (1: thumb, 2: index finger, 3: middle finger, 4: ring finger, 5: pinky), as fast and accurately as possible. During the practice session, participants of the PP group had to execute the movement whereas participants of the MP groups had to imagine it.

Experimental procedures

The experimental protocol included three test sessions (Pre-Test, Post-Test 0h and Post-Test 24h) and a practice session. During the three test sessions, participants actually performed two trials of 30s as fast and accurately as possible. The practice session consisted in physical practice (10 trials of 30s) or mental practice (30 trials of 10s) of the motor sequence performed at Pre-Test. We chose to segment MP trials in that way to minimize the deleterious effects of long motor imagery trials on motor imagery clarity (Rozand et al., 2015). The participants of the MP groups imagined the motor sequence with the following instructions: “*try to imagine yourself performing the motor task as fast and accurately as possible, by feeling your fingers moving as if you were moving it*”. Electromyographic (EMG) activity was recorded during MP to ensure the absence of muscular activity (i.e., EMG below 0.02 mV, [Mizuguchi et al., 2012]). Depending on their groups, participants were asked to perform or not (PP-Rest and MP-Rest groups) a bout of moderate-intensity aerobic exercise before (Exe-MP group) or after practice (MP-Exe group).

A schematic summary of the experimental procedures can be found below (Figure 1).

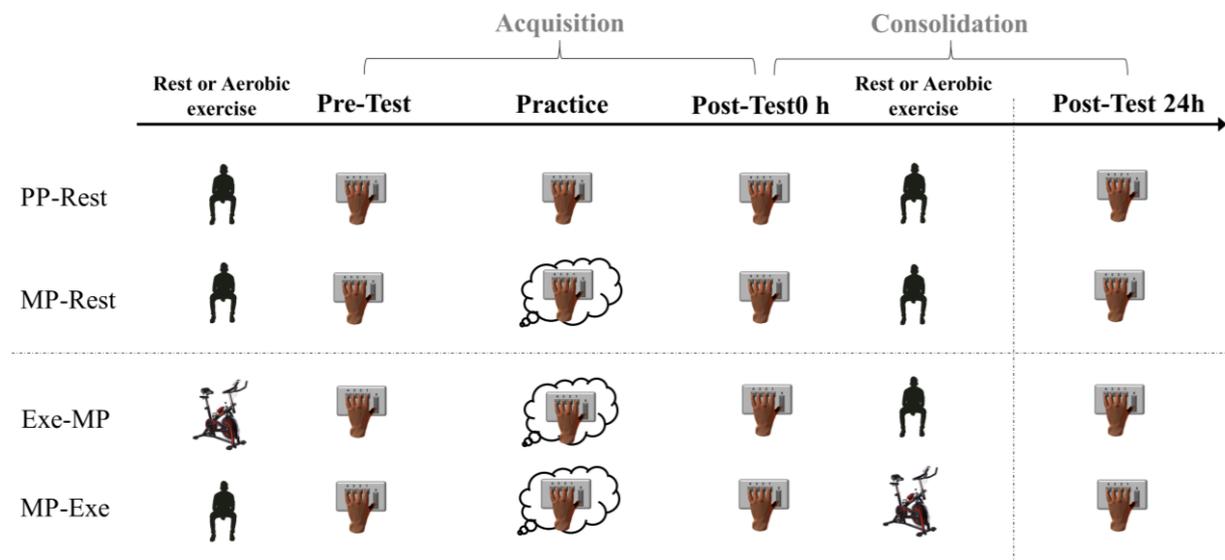


Fig. 1. Schematic representation of the experimental procedure. Before the Pre-Test session, participants of the Exe-MP group were assigned to a moderate aerobic exercise of 30mn. During the Pre-Test session, all participants performed two trials of the sequential finger-tapping task. Participants were then assigned to a physical or to a mental practice session. During the Post-Test 0h session, every participant performed again two actual trials. Depending on their group, participants were then either free to leave or were asked to performed the cycling exercise (MP-Exe group). All participants returned one day after to perform two trials of the sequential finger-tapping task (Post-Test 24h).

Electromyographic recording and analysis

Electromyographic (EMG) recordings of the left first dorsal interosseous muscle were made with surface Ag/AgCl electrodes in a belly-tendon montage. A ground electrode was placed on the styloid process of the ulna. The EMG signals were amplified and band-pass filtered (10–1000 Hz, Biopac Systems Inc.) and digitized at a sampling rate of 2000 Hz for offline analysis. Background EMG was monitored to ensure a complete muscle relaxation throughout the experiments (EMG below 0.02 mV), using the following formula:

$$RMS = \sqrt{\frac{1}{MD} \int_0^{MD} (EMG)^2 dt}$$

Motor imagery questionnaire

Participants of the three MP groups were asked to complete the French version of the Motor Imagery Questionnaire to assess self-estimation of their motor imagery vividness (Loison et al., 2013). For this questionnaire, the minimum score is 8 (low imagery vividness) and the maximum one is 56 (high imagery vividness). In the current study, the average score of the MP-Rest (41 ± 4.08), the Exe-MP (42.2 ± 7) and the MP-Exe (42.6 ± 6.96) participants suggests good motor imagery ability.

Data analysis and statistics

Motor parameters

Different motor parameters were assessed: i) movement speed (MS), define as the number of sequences performed in a trial and ii) accuracy (Acc), define as the number of correct sequences performed in a trial (Walker et al., 2003).

For each parameter, we calculated the gain between PreTest and Post-Test 0h (motor acquisition) as follows:

$$Gains \text{ for acquisition } (\%) = \left(1 - \frac{PreTest}{PostTest 0h}\right) \times 100$$

And between Post-Test 0h and Post-Test 24h (motor consolidation) as follows:

$$\text{Gains for consolidation (\%)} = \left(1 - \frac{\text{PostTest } 0h}{\text{PostTest } 24h}\right) \times 100$$

Statistical analysis

Statistical analyses were conducted using STATISTICA (13.0 version; Stat-Soft, Tulsa, OK). Normality and homogeneity of the data were tested for each parameter using Shapiro-Wilk test and Levene test, respectively. Cohen's d and partial eta square (η_p^2) are provided to inform on effect sizes for one-sample t-tests and ANOVAs, respectively. Pairwise comparisons (Fischer's tests) were applied in case of ANOVAs significance. The statistical significance threshold α was set at 0.05.

Control for between-groups differences at Pre-Test

We conducted one-factor (group) ANOVAs to control for potential between-groups difference at Pre-Test, considering raw values for MS and Acc at Pre-Test.

Gains for motor acquisition

One-sided one-sample t-tests against the reference value 0 were used to test motor gains at Post-Test 0h for each parameter and for each group. Holm-Bonferroni corrections were applied to adjust the P values computed for each parameter (four t-tests per parameter).

Then, we ran a one-factor (Group) ANOVAs to test for between-group differences for MS and Acc. Pairwise comparisons were managed in case of statistical significance.

Gains for motor consolidation

We managed exactly the same analysis as for motor acquisition, except that we considered the gains for motor consolidation.

Electromyographic recordings during mental practice

One-sample t-tests were conducted against the reference value 0.02 (see the "Electromyographic recording and analysis" section) to ensure EMG remained below this threshold during MP.

Results

Summary data

Table 1 reports mean, standard deviations and motor gains for each groups for both movement speed and accuracy.

Table 1. Means and SD for each group for the three recordings sessions. PP-Rest: Physical practice without exercise; MP-Rest: Mental practice without exercise; Exe-MP: Mental practice with exercise before; MP-Exe: Mental practice with exercise after; MS: Movement speed; Acc: Accuracy. SD: standard deviations.

		Pre-Test	Post-Test 0h	Post-Test 24h	Gains for acquisition (%)	Gains for consolidation (%)
		Mean (SD)	Mean (SD)	Mean (SD)	Mean (SD)	Mean (SD)
PP-Rest	<i>MS</i>	12.35 (3.25)	17.45 (4.69)	19.9 (5.37)	28.28 (10.10)	12.37 (5.94)
	<i>Acc</i>	11.25 (3.49)	15.4 (4.83)	18.1 (4.15)	24.81 (16.71)	16.46 (10.40)
MP-Rest	<i>MS</i>	15.3 (4.65)	20.1 (5.34)	20.45 (5.52)	24.60 (7.91)	0.54 (12.91)
	<i>Acc</i>	13.65 (4.23)	18.25 (5)	18.85 (6.42)	25.37 (10.01)	-1.38 (19.82)
Exe-MP	<i>MS</i>	12.65 (6.96)	17.25 (5.89)	17.60 (5.70)	30.31 (16.26)	2.21 (5.09)
	<i>Acc</i>	11.35 (7.11)	15.4 (4.40)	16.45 (5.25)	30.61 (25.57)	5.46 (9.72)
MP-Exe	<i>MS</i>	11.25 (6.73)	14.6 (6.29)	15.75 (6.05)	26.24 (15.89)	8.94 (10.77)
	<i>Acc</i>	9.85 (6.35)	12.95 (5.42)	14.5 (5.07)	28.05 (21.64)	12.46 (11.79)

Control for between-groups differences at Pre-Test

ANOVAs did not reveal between-groups differences at Pre-Test for both MS ($F_{3,36}=0.93$, $p=0.43$) or Acc ($F_{3,36}=0.82$, $p=0.49$), suggesting statistically comparable performance levels at Pre-Test for the two performance parameters.

Gains for acquisition

All groups improved their performances between Pre-Test and Post-Test 0h in both MS and Acc (all p 's<0.05, Table 1 and Figure 2). This first result suggests that both MP and PP induced motor acquisition. However, ANOVAs were not significant for MS ($F_{3,36}=0.36$, $p=0.78$) or Acc ($F_{3,36}=0.26$, $p=0.86$).

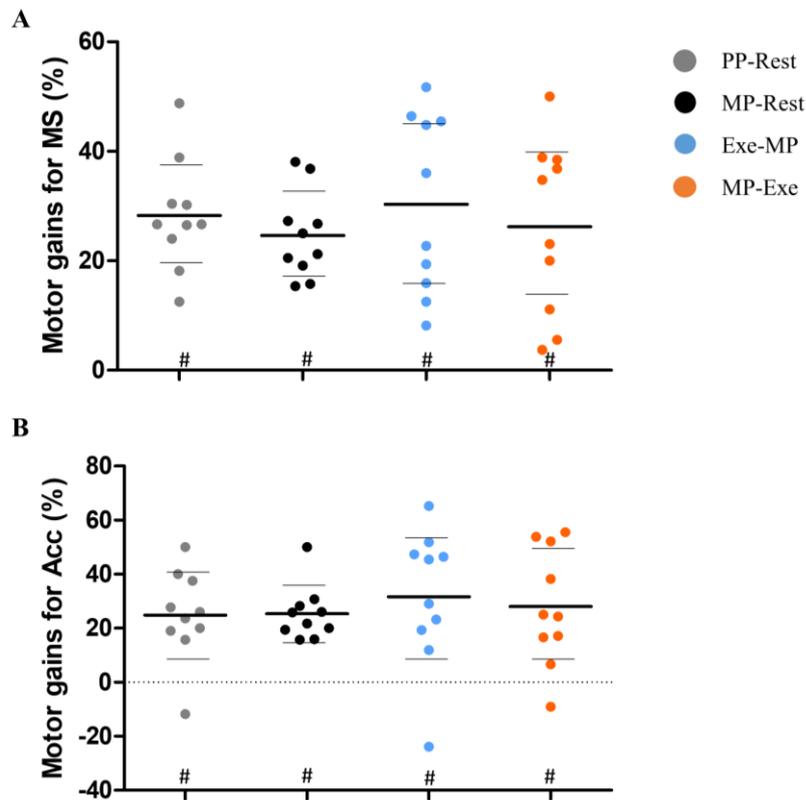


Fig. 2. Gains for movement speed (A) and Accuracy (B). Thick and thin horizontal lines mark mean and SD, respectively. PP-Rest: Physical practice without exercise; MP-Rest: Mental practice without exercise; Exe-MP: Mental practice with exercise before, MP-Exe: Mental Practice with exercise after; MS: movement speed; Acc: Accuracy; #: $p < 0.05$ (comparison to 0).

These results suggest that all groups increased performance in a statistically comparable manner, and thus that moderate exercise did not statistically promote motor acquisition for MP.

Effect of exercise on motor consolidation

Gains for consolidation

One sample t-tests showed no significant improvements for the MP-Rest and Exe-MP groups for both MS (MP-Rest: $0.54 \pm 12.91\%$; Exe-MP: $2.21 \pm 5.09\%$) or Acc (MP-Rest: $-1.38 \pm 19.82\%$; Exe-MP: $5.46 \pm 9.72\%$) with all p 's > 0.05 , suggesting the maintain of acquired performance levels for these groups (Table 1, Figure 3). Interestingly, both PP-Rest and MP-Exe groups improved performance for MS (PP-Rest: $12.37 \pm 5.94\%$, $t_9 = 6.58$, $p < 0.01$, *Cohen's d* = 2.08; MP-Exe: $8.94 \pm 10.77\%$, $t_9 = 2.63$, $p = 0.027$, *Cohen's d* = 0.83) and Acc (PP-Rest: $16.46 \pm 10.4\%$, $t_9 = 5.00$, $p < 0.01$, *Cohen's d* = 1.58; MP-Exe: $12.46 \pm 11.79\%$, $t_9 = 3.34$, $p < 0.01$, *Cohen's d* = 1.05). These results suggest that exercise after MP enhanced motor consolidation.

ANOVAs revealed a significant effect of Group for both MS ($F_{3,36}=3.62$, $p=0.022$, $\eta_p^2=0.23$) and Acc ($F_{3,36}=3.37$, $p=0.028$, $\eta_p^2=0.22$). Considering MS, pairwise comparisons revealed a significant difference between the PP-Rest group and the MP-Rest group ($p<0.01$) and a marginal difference between the MP-Exe group and the MP-Rest group ($p=0.0501$). With regards to Acc, pairwise comparisons showed significant differences between the PP-Rest group and the MP-Rest group ($p<0.01$) as well as between the MP-Exe group and the MP-Rest group ($p=0.028$). It is worth noting that MP-Exe and PP-Rest were statistically comparable for both MS ($p=0.41$) and Acc ($p=0.51$).

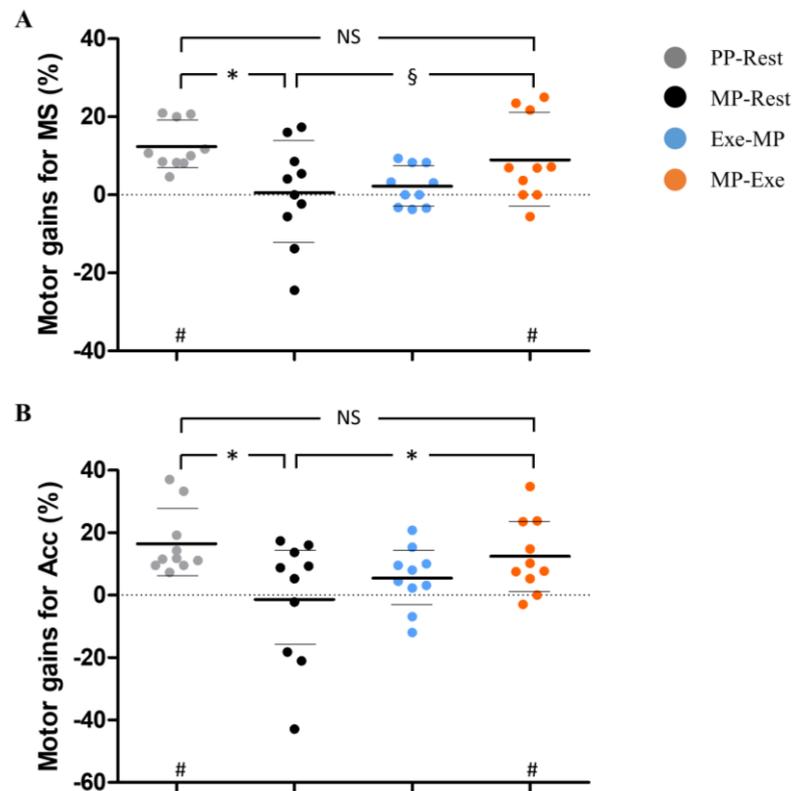


Fig. 3. Gains for movement speed (A) and Accuracy (B). Thick and thin horizontal lines mark mean and SD, respectively. Brackets with asterisks refer to significant pairwise comparisons. PP-Rest: Physical practice without exercise; MP-Rest: Mental practice without exercise; Exe-MP: Mental practice with exercise before, MP-Exe: Mental Practice with exercise after; MS: movement speed; Acc: Accuracy; #: $p<0.05$ (comparison to 0); *: $p<0.05$ (pairwise comparisons); §: $p=0.0501$ (pairwise comparison); NS: Non-significant pairwise comparison.

Overall, the current results suggest beneficial effects of exercise on motor consolidation following MP, especially with regards to accuracy.

Electromyographic recordings during mental practice

EMG remained below 0.02 for each group and for each block (all p 's <0.05), ensuring that participants were at rest during MP.

Discussion

In this study, we sought to investigate the effect of moderate-intensity aerobic exercise on motor acquisition and consolidation induced by MP. Consistently with previous reports, we show a global performance improvement during motor acquisition for both MP and PP. However, analyses pointed that exercise before MP did not potentiate motor acquisition, suggesting that MP and PP are not equally sensitive to exercise. Interestingly, we revealed that exercise after MP potentiates motor consolidation, leading to higher gains when compared to MP without exercise.

Global performance improvement

The current findings are in accordance with previous literature, showing that both MP and PP lead to the execution of faster and more accurate movements (Gentili et al., 2006, 2010). It is currently assumed that the improvement of performance induced by MP and PP relies on neural adaptations that occur through an overlapping cortico-subcortical network. Such adaptations have been mainly probed at the level of the primary motor cortex, considering both motor acquisition and consolidation. For example, previous work of Avanzino et al. (2015) and Bonassi et al. (2017) showed that both MP and PP induce LTP-like plasticity and increase corticospinal excitability after motor acquisition. Also, Pascual-Leone et al. (1995) suggested that extended MP and PP both lead to motor consolidation through cortical reorganization mechanisms. It is worth noting that neural adaptations induced by MP and PP have also been reported at the level of other sensorimotor areas, notably including premotor areas and the cerebellum (Lacourse et al., 2004). Altogether, these studies support the involvement of shared plasticity mechanisms for MP and PP with regards to motor acquisition and consolidation.

Non-significant effect of exercise on motor acquisition

As a reminder, we hypothesized that exercise before MP would promote motor acquisition and increase motor performances comparatively to MP at rest. Such hypothesis was raised based on previous work of Statton et al. (2015) on PP. Specifically, these authors observed that moderate-intensity exercise before PP promotes motor acquisition and leads to better motor performances when compared to PP without exercise. It is proposed that aerobic exercise enhances motor acquisition by acting on psychological and neuroendocrinological factors, as well as neuroplastic mechanisms. Previous work showed, for example, that exercise increases arousal, that has been associated with better cognitive performances (Lambourne and

Temporoski, 2010). Exercise also modulates the circulation of various neuroendocrine substances, as dopamine, that are implied in motor acquisition (Foley and Fleshner, 2008; de Sousa Fernandes et al., 2020). Importantly, exercise facilitates the induction of LTP-like plasticity by transiently reducing short-interval intracortical inhibition (SICI) at the level of the primary motor cortex (Devanne and Allart, 2019; Singh et al., 2014, 2015). Considering the latter mechanism, we suggest that the difference between MP and PP with regards to motor acquisition may rely in part to the effects of motor imagery on SICI. Recent work of our team (Neige et al., 2020) indeed pointed that motor imagery is likely to increase SICI, perhaps to prevent movement execution while imagining. Accordingly, we speculate that there may be a conflict between the lowering and increasing of SICI, respectively due to exercise and motor imagery. Such conflict could have diminished the effects of exercise on LTP-like plasticity induction and reduced the effects of exercise on motor acquisition for MP.

Exercise after MP potentiates motor consolidation

The current results pointed a stabilization (MP-Rest and Exe-MP) or an improvement (PP-Rest and MP-Exe) of performances between Post-Test 0h and Post-Test 24h, attesting in both cases of motor consolidation (Krakauer and Shadmehr, 2006; Walker et al., 2003). Interestingly, exercise after MP potentiated motor consolidation, leading to better motor performances when compared to MP without exercise. The ways that exercise potentiates motor consolidation are numerous and not fully identified, even for PP. Previous reports present the increase of lactate and BDNF levels induced by exercise as important factors to explain its effect on motor consolidation (Skriver et al., 2014). Nonetheless, effects of exercise on these biomarkers are intensity-dependent, meaning that high intensity exercises are more likely to induce such increase than moderate- or low- intensities ones (Ferris et al., 2007). Reports are less consistent in the case of moderate-intensity exercise. One study however pointed that a bout of moderate exercise increases the activity of the neuro-adrenergic system (Segal et al., 2012), which is involved in motor consolidation (Kuo et al., 2021).

To our knowledge, only one study investigated the effects of moderate-intensity exercise on motor consolidation when performed after PP (Thomas et al., 2016). In that study, authors found positive effects of exercise on motor consolidation seven days after PP but not one day after. Put in relation with the current findings, this increase questions the potential differences between MP and PP with regards to motor consolidation. Recent behavioral studies suggested that motor consolidation after MP and PP may rely on distinct processes (Ruffino et

al., 2021; Truong et al., 2022). Specifically, motor consolidation by MP would involve slower processes than PP, that notably intervene during the passage of time that follows motor acquisition. In agreement with that hypothesis, we speculate that exercise could have promoted such processes when performed after MP, explaining the better consolidation for the MP-Exe group when compared to the MP-Rest group. Further investigations will be required to elucidate the processes that sustain motor consolidation following MP, as well as the effects of moderate-intensity aerobic exercise on these processes.

Limitations

The current work contains some limitations. First, it should be noticed that, even the number of participants was chosen based on a previous study (Statton et al., 2015), power analysis was not performed prior to the experiment. It is worth noting that the implementation of neuromodulation protocols, as transcranial magnetic stimulation, to measure corticospinal excitability and SICI, would have been highly beneficial to support our interpretations. Finally, measurements of perceived exercise intensity, using effort perception scales, would have been of interest ensure that exercise was perceived as moderate by the participants.

Conclusions

In that study, we sought to investigate the effect of a single bout of moderate aerobic exercise on motor acquisition and consolidation following MP. Interestingly, we found that exercise enhances motor consolidation for MP. Even if further experiments will be necessary to understand the effects of aerobic exercise on MP, the current findings could be of interest for a more optimal use of such practice in sports and/or rehabilitation protocols.

Author contributions

DRM, CP and FL designed the experiment, DRM conducted the experiment, analyzed the data, prepared the figures and the first draft of the manuscript, CP and FL provided feedback on the manuscript.

Discussion Etude 4

Dans cette étude, nous avons cherché à déterminer les effets de l'exercice aérobic d'intensité modérée sur l'acquisition et la consolidation motrices induite par pratique mentale. Nous avons pour hypothèses de travail que la réalisation d'une session d'exercice avant la pratique mentale potentialiserait l'acquisition motrice, tandis qu'une session d'exercice après cette pratique potentialiserait la consolidation motrice. Les résultats obtenus ne montrent pas d'effet significatif de l'exercice aérobic sur l'acquisition motrice. En revanche, ceux-ci suggèrent un effet positif de l'exercice aérobic sur la consolidation motrice lorsque celui est réalisé après la pratique mentale.

Concernant l'acquisition motrice, nous suggérons que les différences entre pratiques mentale et physique au regard des effets de l'exercice résident, en partie, dans l'augmentation de la SICI pendant l'imagerie motrice comparativement à l'exécution de l'action. Cette augmentation de la SICI rentrerait en conflit avec l'un des leviers par lesquels l'exercice aérobic facilite la plasticité *mPLT* pendant la pratique, à savoir la diminution de la SICI.

Les résultats relatifs à la consolidation motrice sont encourageants quant à l'utilisation de l'exercice aérobic dans les protocoles de pratique mentale pour augmenter leur efficacité. Nous devons cependant reconnaître un manque de connaissances important, concernant tout autant les processus par lesquels la consolidation motrice s'opère suite à la pratique mentale que les leviers par lesquels l'exercice aérobic d'intensité modérée améliore la consolidation motrice. Comblé ce manque apparaît nécessaire pour mieux circonscrire les effets de l'exercice aérobic sur la pratique mentale, et définir les modalités de l'exercice permettant d'optimiser au mieux cette pratique.

DISCUSSION GENERALE

Ce travail doctoral visait à contribuer aux connaissances concernant l'imagerie motrice et la pratique mentale. Les travaux associés ont permis de suggérer l'implication de certains mécanismes neurophysiologiques dans l'imagerie motrice et dans la pratique mentale (études 1 et 2, respectivement), et de suggérer des différences existant entre pratiques mentale et physique au regard de la performance motrice ou de leur optimisation (études 3 et 4).

Considérations méthodologiques en SMT lors de l'évaluation de différents états.

Les résultats de la première étude montrent que l'intensité de la stimulation conditionnante influe sur l'augmentation ou la diminution de la SICI lors de l'imagerie motrice. Un corollaire est que l'administration de stimulations conditionnantes à une seule intensité ne serait pas suffisante pour statuer quant à la modulation de la SICI en fonction de l'état considéré. Cela a été suggéré dans les travaux d'Ibanez et al. (2020), qui montrent que l'administration de stimulations conditionnantes à différentes intensités est susceptible de conduire à des conclusions opposées concernant la modulation de la SICI au cours de la préparation motrice (i.e., avant l'initiation du mouvement). Mises en commun, ces études suggèrent donc la nécessité de considérer prudemment les paramètres de SMT lors de l'étude de processus cognitivo-moteurs discrets mais malgré tout susceptibles de moduler l'excitabilité de la voie corticospinale (e.g., observation d'action, imagerie motrice, préparation du mouvement). De même, ces études permettent de fournir de potentielles recommandations pratiques quant à l'utilisation de la SMT. Au regard de la SMT simple, il pourrait par exemple être intéressant de réaliser les mesures de seuil moteur et de courbe de recrutement à la fois en condition de repos et lors du processus étudié. Cela permettrait d'évaluer plus clairement les propriétés de cette courbe (e.g., pente et plateau) et des comparer leurs changements dans un protocole commun. Au regard de la SMT à double-impulsions, l'administration de stimulations conditionnantes à différentes intensités minimiserait le risque d'établir des conclusions trop univoques et permettrait d'évaluer plus exhaustivement le(s) processus d'intérêt.

Nous pourrions ici évoquer une limitation de cette étude au regard des paramètres de stimulation que nous avons utilisé. Pour rappel, nous proposons que les intensités de stimulations conditionnantes les plus élevées réduisent la SICI par la sollicitation involontaire

des réseaux intracorticaux facilitateurs. Cette contamination serait due au fait que l'imagerie motrice réduit le seuil moteur comparativement au seuil moteur de repos, et donc que l'intensité des stimulations conditionnantes les plus élevées sont vraisemblablement plus proches du seuil moteur que l'on pourrait observer en imagerie motrice. En conséquence, et en lien direct avec les recommandations proposées précédemment, une mesure du seuil moteur pendant l'imagerie motrice aurait pu être pertinente pour appuyer le propos. Nous aurions ainsi pu déterminer si nous répliquions ce résultat, puis déterminer dans quelle mesure l'intensité de stimulation conditionnante la plus élevée était proche de l'intensité nécessaire à l'obtention du seuil moteur en imagerie motrice.

Augmentation de la SICI et lien avec la pratique mentale

Pour les intensités de stimulations conditionnantes moins élevées, cette étude suggère que la SICI augmente pendant l'imagerie motrice, ce que nous supposons être un mécanisme d'inhibition de la commande motrice générée durant l'imagerie. Outre cette supposition, ce résultat vient également apporter un élément de discussion relatif aux effets des pratiques mentale et physique sur la *t*PLT (Avanzino et al., 2015 ; Bonassi et al., 2017). Les travaux d'Avanzino et al. (2015) et Bonassi et al. (2017) montrent en effet que les pratiques physique et mentale modulent différemment l'induction de plasticité *t*PLT lors de l'acquisition motrice. Spécifiquement, Bonassi et collaborateurs (2017) ont montré que la pratique physique induit davantage de plasticité *t*PLT que la pratique mentale. Les auteurs ont alors fait l'hypothèse selon laquelle cette différence réside dans l'implication plus importante de mécanismes inhibiteurs, et notamment la SICI, lors de l'imagerie motrice et, par extension, de la pratique mentale. Cette implication participerait à la sollicitation moindre de la voie corticospinale pendant la pratique mentale et donc à l'induction moins importante de *t*PLT comparativement à la pratique physique. Les résultats de la première étude semblent donc appuyer cette hypothèse.

Les travaux de Bonassi et al. (2017) suggèrent en outre que la combinaison de la pratique mentale avec des stimulations nerveuses périphériques amène à une induction de *t*PLT comparable avec ce qui est observé à la pratique physique. En parallèle, les travaux menés par

Coxon et al. (2014) montrent que la pratique physique induit une réduction de la SICI. Une perspective intéressante pourrait être d'étudier les effets d'une pratique mentale combinée à ce type de stimulations sur la SICI, tout en les comparant aux effets des pratiques mentale et physique sans stimulations. Nous pourrions ici faire l'hypothèse selon laquelle la pratique mentale avec stimulations induirait une réduction de la SICI cohérente avec ce qui est observé pour la pratique physique seule. De tels résultats conforteraient l'hypothèse du lien existant entre SICI et *t*PLT au regard de l'apprentissage moteur et étendrait cette relation à la pratique mentale.

Une seconde perspective pourrait être d'étudier les effets de l'imagerie motrice sur l'excitabilité corticospinale au-delà de l'échelle corticale. Bien que, dans ce travail doctoral, nous nous soyons focalisés sur l'étage cortical, il convient en effet de noter que l'activité corticospinale générée pendant l'imagerie motrice n'est pas pleinement inhibée à ce niveau-là. Les travaux de Grosprêtre et al. (2020a) ont par exemple mis en exergue des phénomènes de plasticité au niveau spinal suite à une session aiguë de pratique mentale, montrant donc une modulation de l'excitabilité spinale induite par l'imagerie motrice. Il pourrait donc être intéressant de déterminer, au niveau spinal, de quelle manière s'opère l'inhibition de l'excitabilité corticospinale lors de l'imagerie motrice.

La levée de l'inhibition entre le cervelet et M1 : un mécanisme commun aux pratiques mentale et physique ?

Dans la seconde étude, nous avons cherché à déterminer si la pratique mentale pouvait induire des modulations de la connectivité fonctionnelle entre le cervelet et M1. Nous avons utilisé un paradigme de SMT à double-bobines et avons évalué cette connectivité avant et après une session de pratique mentale basée sur une tâche de séquence motrice manuelle. Les résultats suggèrent qu'outre l'amélioration des performances suite à la pratique mentale, cette dernière induirait également des adaptations neuronales au niveau du cervelet, produisant une levée d'inhibition cérébelleuse sur M1 comparable à ce qui est observé pour la pratique physique. Cela supporterait l'hypothèse de l'implication des modèles internes durant l'imagerie motrice et la pratique mentale.

Comme présentée sur l'illustration ci-dessous, la différence principale entre pratiques physique et mentale tiendrait aux réafférences sensorielles, présentes dans la pratique physique mais pas dans la pratique mentale. Au regard de l'hypothèse du comparateur modifié (de Zeeuw et al., 1998) sur laquelle nous nous sommes en partie appuyés pour expliquer nos résultats, cela signifierait que la comparaison des signaux internes par l'olive inférieure serait suffisante pour induire des adaptations neuronales au niveau cérébelleux. Spécifiquement, l'olive inférieure recevrait des informations relatives aux conséquences souhaitées du mouvement, ainsi qu'une prédiction relative aux conséquences qu'aurait eu le mouvement s'il avait été exécuté. Sur la base des entrées reçues, l'olive inférieure induirait des adaptations neuronales *t*DLT au niveau des projections issues des cellules de Purkinje. La réduction de l'influence inhibitrice de ces dernières sur les noyaux cérébelleux profonds augmenterait leur activité excitatrice sur M1.

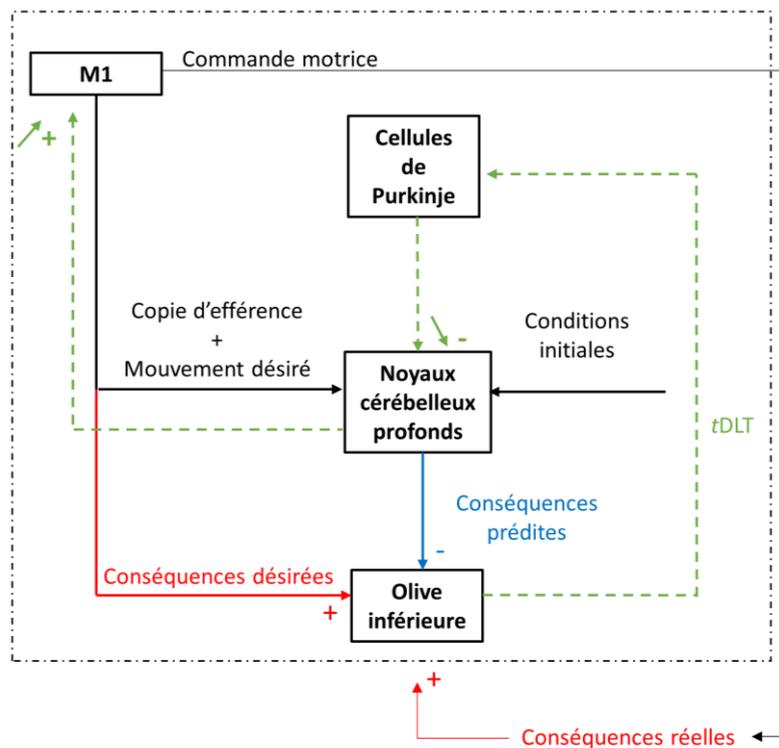


Figure 19. Illustration de l'hypothèse faite quant à l'implication et à la mise à jour des modèles internes lors de la pratique mentale. Le rectangle noir en pointillé marque la différence entre pratiques physique (où sont intégrées les conséquences réelles de l'action) et mentale. Lors de la pratique mentale, la comparaison des signaux internes par l'olive inférieure résulterait en une plasticité de type dépression à long-terme (*t*DLT) au niveau des projections issues des cellules de Purkinje, diminuant leur influence inhibitrice sur les noyaux cérébelleux profonds, ce qui augmenterait l'influence facilitatrice de ces derniers sur M1 (flèches vertes pointillées). M1 : Cortex moteur primaire.

Les résultats obtenus dans cette étude sont encourageants quant à l'implication du cervelet dans la pratique mentale, fournissant indirectement une preuve neurophysiologique de l'implication des modèles internes prédictifs lors de l'imagerie motrice et de la pratique mentale. Cependant, de nombreuses expérimentations seront nécessaires afin de confirmer ou d'infirmer ce premier résultat et, dans le premier cas, de caractériser plus finement cette implication.

Une première perspective serait de réaliser une expérience analogue auprès de patients présentant des déficiences au niveau cérébelleux. Si le cervelet est effectivement impliqué dans l'imagerie motrice et la pratique mentale, nous pourrions nous attendre à ce que les capacités à imaginer et à pratiquer mentalement un mouvement soit altérées pour les patients cérébelleux (e.g., accidents vasculaires cérébraux, maladies neurodégénératives). Si nous disposons, à l'heure actuelle, d'études montrant bien une altération des capacités d'imagerie motrice chez les patients cérébelleux (Battaglia et al., 2006 ; Saunier et al., 2021), ce n'est pas le cas, à notre connaissance, pour la pratique mentale. Il pourrait alors être intéressant de tester si l'amélioration des performances motrices suite à la pratique mentale est réduite chez les patients cérébelleux comparativement à des participants neurotypiques. Cela fournirait une corroboration clinique complémentaire quant à l'implication du cervelet dans la pratique mentale.

Une seconde perspective, ici chez le participant neurotypique, consisterait à identifier plus précisément la dynamique des adaptations entre le cervelet et M1 induites par la pratique mentale. Une méthode pourrait être d'appliquer la SMT à double-bobines à différents stades de la pratique mentale (e.g., avant la pratique, entre chaque bloc de pratique, immédiatement après la pratique et un certain laps de temps après). Cela permettrait d'évaluer plus précisément la vitesse à laquelle ces adaptations sont susceptibles de se produire ainsi que le caractère transitoire de ces adaptations.

Une troisième perspective pourrait être de moduler la connectivité entre le cervelet et M1 préalablement à la pratique mentale via la stimulation transcrânienne à courant direct. Cette technique d'électrostimulation permet de moduler la connectivité fonctionnelle entre deux régions cérébrales via l'apposition d'électrodes à la surface du crâne. Dépendamment du positionnement des électrodes et du sens du courant induit, la stimulation électrique à courant direct permet d'induire une hypo- ou une hyper-excitabilité transitoire de la zone d'intérêt, en

faisant donc une solution adéquate pour étudier l'implication d'une région cérébrale dans un comportement donné. Il pourrait être ici intéressant d'implémenter un protocole de stimulation transcrânienne à courant direct visant à modifier l'excitabilité cérébelleuse avant une phase de pratique mentale, afin de déterminer si l'hypo- ou l'hyper-excitabilité cérébelleuse aurait, respectivement, un effet défavorable ou favorable sur l'amélioration des performances motrices observée suite à la pratique mentale.

Enfin, il pourrait être intéressant de tester les adaptations neurales entre le cervelet et M1 induites par la pratique mentale en utilisant des paradigmes d'adaptations sensorimotrices, particulièrement appropriés pour étudier la mise à jour des modèles internes. En 2013, Michel et collaborateurs ont par exemple testé la pratique mentale via un paradigme d'adaptation sensorimotrice appelé « adaptation prismatique » (Michel et al., 2013). Succinctement, ce paradigme expérimental permet d'induire une discordance entre perception et action via le port de lunettes prismatiques provoquant une déviation du champ visuel. Lors d'une tâche de pointage de cibles, les participants doivent adapter leurs mouvements conformément à cette déviation. Cette adaptation serait expliquée par le processus de mise à jour des modèles internes. Michel et al. (2013) ont ici montré que la pratique mentale combinée au port de lunettes prismatiques était également susceptible d'induire une telle adaptation. Nous pourrions donc envisager une étude dans laquelle serait dans un premier temps sondée l'inhibition entre le cervelet et M1. Dans un second temps, les participants seraient soumis ou non (premier groupe témoin), à une session de pratique mentale basée sur une tâche d'atteinte de cibles, associée (groupe test) ou non (deuxième groupe témoin) au port de lunettes prismatiques. Enfin, l'inhibition entre le cervelet et M1 serait sondée de nouveau. L'obtention de résultats comportementaux et neurophysiologiques pour le groupe test, témoignant respectivement d'une adaptation sensorimotrice et d'une levée de l'inhibition entre le cervelet et M1, permettrait de généraliser nos résultats et de consolider l'interprétation que nous proposons les concernant.

Il est important de préciser ici qu'il n'existe pas, à notre connaissance, d'autre étude ayant cherché à évaluer la connectivité entre le cervelet et M1 en utilisant la méthode de chasse au seuil. Il découle de cela que certains paramètres de stimulation que nous avons utilisés (e.g., intensité de la stimulation administrée au niveau du cervelet) n'ont pas été directement issus d'études antérieures sur lesquelles nous aurions pu nous appuyer. Il convient donc de noter que notre choix dans la sélection des paramètres de stimulation cérébelleuse (e.g., intensités fixées à 150% du seuil moteur de repos) manque de fondement. La présente étude souffre d'autre

limitations qu'il convient de reconnaître, à savoir la petite taille des échantillons et l'importante variabilité interindividuelle en résultant, qui minimisent la généralisation des résultats présentés. Ces limites sont toutes deux attribuables au grand inconfort généré par les stimulations cérébelleuses : pour atteindre le nombre final de participants inclus dans l'étude (N=20), plus de 40 participants ont été testés. Une importante proportion de ces participants a souhaité interrompre l'expérience en raison de l'inconfort généré par les stimulations cérébelleuses. Si cela est possible, l'étude de la connectivité fonctionnelle entre le cervelet et M1 bénéficierait grandement d'expériences méthodologiques visant à déterminer les d'intensités minimales nécessaires pour solliciter le cervelet.

La fluidité du mouvement comme paramètre discriminant les pratiques physique et mentale : l'importance des réafférences sensorielles

Dans la troisième étude, nous avons cherché à comparer les effets des pratiques mentale et physique lors d'une tâche d'atteinte de cible. A cette fin, nous avons évalué les performances motrices sur cinq paramètres temporels, spatiaux et de fluidité du mouvement. Nous montrons que les pratiques physique et mentale permettent une amélioration statistiquement comparable de la performance au regard des paramètres de vitesse et de vélocité maximale pour cette tâche motrice. De manière intéressante, les résultats suggèrent également que, si pratiques physique et mentale conduisent à l'exécution de mouvements plus fluides, la fluidité du mouvement serait un facteur distinctif entre ces deux formes de pratiques. Nous proposons d'expliquer cette distinction entre pratiques physique et mentale au regard des réafférences sensorielles, présentes dans la première mais pas dans la seconde. Comme illustrée ci-dessous, nous suggérons que ces réafférences permettraient d'améliorer la partie du mouvement relative à l'atteinte de la cible, réduisant le nombre de mouvements, et donc de pics de vélocité, nécessaires à son atteinte.

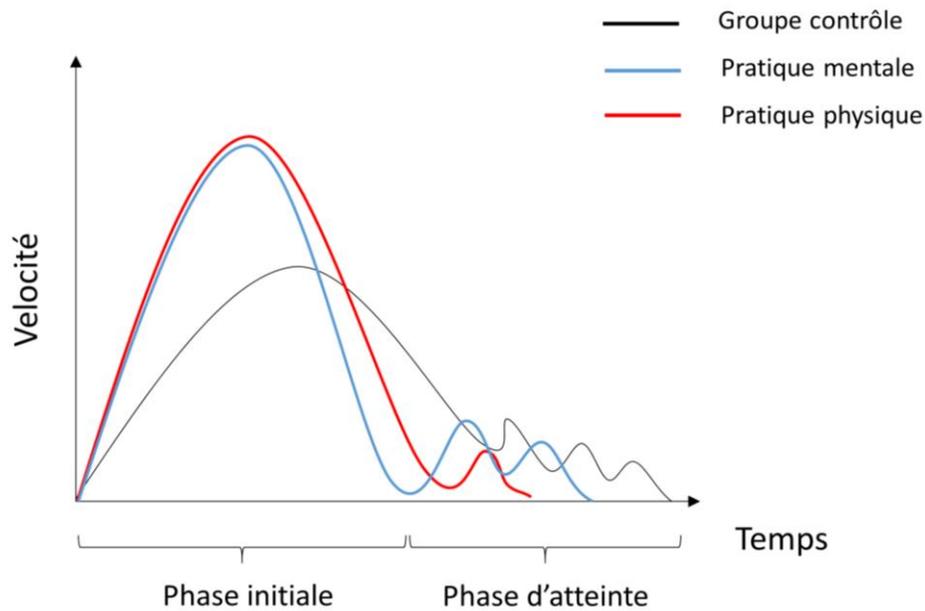


Figure 20. Illustration de l'interprétation proposée des résultats au regard des paramètres de vitesse maximale et du nombre de pics de vitesse. Deux phases distinctes sont proposées, à savoir la phase initiale du mouvement, dépendante des boucles prédictives et la phase d'atteinte, où les réafférences sensorielles liées au mouvement joueraient un rôle important dans la correction de ce dernier. Le groupe contrôle, représenté en noir, demeure lent dans son approche et imprécis dans son atteinte. Le groupe pratique mentale, en bleu, se rapprocherait rapidement de la cible mais demeurerait relativement imprécis dans son atteinte. Le groupe pratique physique, en rouge, se rapprocherait rapidement de la cible et serait plus fluide dans son atteinte.

Les résultats de cette étude peuvent être mis en relation avec ceux de la seconde étude. Spécifiquement, ces travaux permettent de supporter l'hypothèse selon laquelle pratiques physique et mentale sollicitent toutes deux les modèles internes et permettent leur mise à jour via un mécanisme commun, impliquant des adaptations neuronales au niveau des voies reliant le cervelet et M1. Cependant, l'absence de réafférences sensorielles pendant la pratique mentale la distinguerait de la pratique physique au regard de la qualité de cette mise à jour, et cette distinction serait d'autant plus notable au regard de paramètres fins du mouvement.

Dans la discussion de cette étude, nous proposons, au regard de la littérature antérieure portant sur les mouvements de pointages, que les mouvements constitutifs d'un essai soient décomposés en deux sous parties distinctes, à savoir la phase d'initiation, dépendante des mécanismes subservant la planification du mouvement, et la phase d'atteinte, régulée par réafférences sensorielles (cf. Figure 20). Le paradigme expérimental employé ne permet cependant pas de décomposer ces phases présumées et d'interpréter clairement la façon dont les

cibles ont été atteintes. Cette limitation est intrinsèquement dépendante de l'objectif demandé aux participants qui, pour rappel, n'était pas d'atteindre et de marquer un arrêt sur chaque cible, mais de toutes les traverser sans marquer d'arrêt. Or, les études visant à étudier les phases d'accélération et de décélération au regard, respectivement, des modèles internes prédictifs et de l'intégration des réafférences sensorielles, utilisent des mouvements isolés (Khan et al., 2006). Dans de telles tâches, les moments de début d'accélération et de fin de décélération correspondent précisément aux moments où le doigt, ou le stylet, quitte et entre dans une cible, respectivement. Ce n'est pas le cas dans une tâche avec mouvements continus telle qu'utilisée dans cette étude. En conséquence, une perspective intéressante serait ici de réaliser une expérience basée sur un paradigme comparable, à la différence que les participants marqueraient un arrêt net à chaque cible. L'analyse des profils de vitesse associés aux mouvements permettrait de tester notre hypothèse explicative en déterminant l'effet des pratiques mentale et physique sur le nombre de pics de vitesse antérieurs ou ultérieurs au pic de vitesse maximale.

L'exercice aérobie avant la pratique mentale n'améliore pas l'acquisition motrice.

Dans l'étude 4, nous nous sommes intéressés aux effets de l'exercice aérobie à intensité modérée sur l'acquisition et la consolidation motrice induites par pratique mentale. Contrairement à notre hypothèse de travail, nous n'observons pas d'effet de l'exercice aérobie sur l'acquisition motrice induite par pratique mentale, et proposons l'hypothèse selon laquelle cette absence d'effet soit due à un conflit entre imagerie motrice (i.e., augmentation de la SICI, étude 1) et de l'exercice aérobie (diminution de la SICI). Spécifiquement, l'augmentation de la SICI pendant l'imagerie motrice aurait pu diminuer les effets facilitateurs de l'exercice aérobie sur l'induction de plasticité *t*PLT et sur la performance motrice.

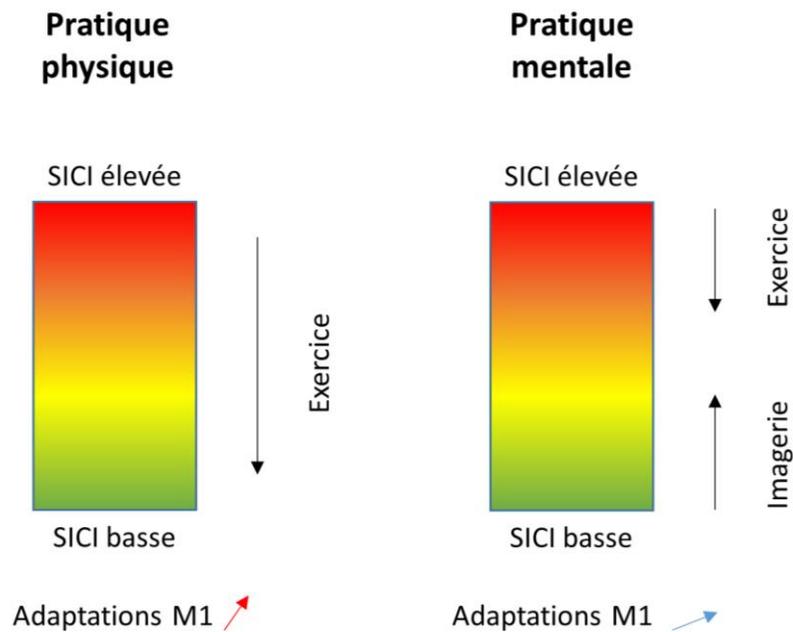


Figure 21. Illustration de l’hypothèse faite quant à la relation entre exercice aérobie, SICI et adaptations neuronales pendant les pratiques physique (à gauche) et mentale (à droite). La réalisation d’une session d’exercice aérobie avant la pratique physique permet une diminution de la SICI, facilitant la plasticité de type potentialisation à long-terme au niveau du cortex moteur primaire (M1). Pour la pratique mentale, nous spéculons quant au fait que l’augmentation de la SICI lors de l’imagerie motrice ait diminué les effets facilitateurs de l’exercice sur ces adaptations. SICI : Inhibition intracorticale à courte latence.

L’exercice aérobie après la pratique mentale améliore la consolidation motrice.

Le résultat principal de cette étude est une potentialisation de la consolidation motrice induite par l’exercice aérobie. De manière intéressante, nous montrons des gains supérieurs pour la pratique mentale suivi d’un exercice comparativement à la pratique mentale sans exercice, ainsi que des gains statistiquement comparables entre pratique mentale suivi d’un exercice et pratique physique. En outre, la divergence entre nos résultats et ceux de Thomas et al. (2016) sur la pratique physique suivie de l’exercice (i.e., pas d’effet de l’exercice 24 heures après la pratique physique mais 7 jours après celle-ci) corrobore indirectement l’hypothèse de processus distincts entre pratiques physique et mentale au regard de la consolidation motrice. Nous ne disposons que de peu de connaissances quant aux potentielles différences entre pratiques mentale et physique au regard de la consolidation motrice, ainsi que sur les mécanismes par lesquels

l'exercice aérobie à intensité modérée potentialise cette consolidation. Malgré cela, les résultats obtenus ici se révèlent prometteurs quant à l'implémentation de sessions d'exercice aérobie pour optimiser les protocoles de pratique mentale.

Bien que nous observions un effet positif de l'exercice aérobie sur la consolidation motrice induite par pratique mentale, il convient de noter que les résultats que nous obtenons ne sont pas tout à fait cohérents avec certaines études récentes (Ruffino et al., 2021 ; Truong et al., 2022). Nous obtenons, à l'inverse de ces études, une amélioration de la performance motrice pour le groupe avec pratique physique et une stabilisation pour le groupe avec pratique mentale sans exercice. Cela conduit à une limitation de cette étude qui concerne la durée des essais comportementaux pour la pratique physique. Pour rappel, chaque essai de pratique physique consistait en une période de 30 secondes durant lesquelles les participants devaient réaliser une séquence donnée le plus rapidement et le plus correctement possible. Des essais d'une telle durée ne seraient pas optimaux pour évaluer l'apprentissage moteur, au regard de l'acquisition comme de la consolidation motrice (Brawn et al., 2010 ; Pan et Rickard, 2015). Spécifiquement, des essais de 30 secondes généreraient une fatigue qui impacterait négativement la performance pendant les essais de pratique physique et de post-test immédiat, diminuant la performance en post-test immédiat et creusant artificiellement un écart entre les post-tests immédiat et différé, où cette fatigue est moindre. Cette limitation pourrait donc avoir impacté simultanément l'acquisition et la consolidation motrice pour la pratique physique, expliquant en partie le gain de performance comparable en acquisition entre pratiques mentale et physique et le gain de performance observé en consolidation pour la pratique physique.

Au regard des limitations présentées ci-dessus, un soin plus important devrait être apporté concernant les paramètres de la tâche comportementale utilisée et à l'évaluation, par les participants, des caractéristiques de l'exercice imposé. Il pourrait se révéler intéressant de sonder les effets d'un exercice aérobie d'intensités haute et modérée sur la pratique mentale, sur l'acquisition comme sur la consolidation motrice, en introduisant des mesures SMT simple et à double-impulsions. Cela permettrait, dans un premier temps, d'obtenir des informations plus riches quant aux effets de l'intensité de l'exercice sur le gain de performance motrice associé à la pratique mentale. Ensuite, cela permettrait d'identifier plus clairement les mécanismes neurophysiologiques par lesquels l'exercice aérobie pourrait potentialiser la pratique mentale, ainsi que les potentielles différences entre pratiques mentale et physique (e.g., SICI) au regard des effets de l'exercice.

Conclusion :

Les études exposées ici apportent des éléments de discussion nouveaux quant à l'imagerie motrice et la pratique mentale, sur les versants neurophysiologique et comportemental. Dans la première étude, nous suggérons que l'imagerie motrice induit une augmentation de la SICI. Ces résultats témoignent indirectement de l'importance du choix des paramètres de stimulations dans l'étude de ce processus. En outre, ils permettent de supposer l'augmentation de la SICI comme un mécanisme intervenant dans l'inhibition de la commande motrice générée lors de l'imagerie motrice. Dans la seconde étude, nous nous sommes consacrés à l'étude des modifications de connectivité fonctionnelle entre le cervelet et M1 induites par la pratique mentale. Les résultats suggèrent que la pratique mentale permette d'induire des adaptations neuronales au niveau des voies reliant le cervelet et M1. Nous suggérons que ce résultat corrobore, au niveau neurophysiologique, l'hypothèse de l'implication et de la mise à jour des modèles internes lors de la pratique mentale. Dans une troisième étude, nous avons cherché à étudier les effets des pratiques mentale et physique au regard de gains de performance associés à différents paramètres cinématiques du mouvement. Nous montrons que ces deux pratiques diffèrent notamment au regard de la fluidité du mouvement, et proposons que cet écart soit dû à l'absence de réafférences sensorielles durant la pratique mentale. En l'absence de ces réafférences, la mise à jour des modèles internes serait plus variable, menant à la production de mouvements plus erratiques lors de la phase d'atteinte de la cible. Enfin, dans une quatrième étude, nous nous sommes intéressés aux effets de l'exercice aérobic sur la pratique mentale. L'objectif était de déterminer si l'exercice permettrait d'optimiser les effets de la pratique mentale, en induisant un gain de performance motrice supérieur lorsque comparé à une pratique mentale seule. Nous montrons principalement que l'exercice aérobic réalisé après la pratique mentale potentialise la consolidation motrice, suggérant un intérêt potentiel de l'exercice aérobic dans l'optimisation des protocoles de pratique mentale.

Ces travaux s'inscrivent dans le champ de recherche lié à l'imagerie motrice et de la pratique mentale, et fournissent quelques éléments de discussion quant aux liens supposés entre imagerie motrice, pratique mentale, et modèles internes, ainsi qu'à l'optimisation de cette pratique.

BIBLIOGRAPHIE

A

Abbruzzese, G., Assini, A., Buccolieri, A., Marchese, R. & Trompetto, C. (1999) Changes of intracortical inhibition during motor imagery in human subjects. *Neuroscience Letters*, 263: 113–116.

Ah Sen, C.B., Fassett, H.J., El-Sayes, J., Turco, C.V., Hameer, M.M. & Nelson, A.J. (2017). Active and resting motor threshold are efficiently obtained with adaptive threshold hunting. *PLoS One*, 12: 1–9.

Allami, N., Paulignan, Y., Brovelli, A. & Boussaoud, D. (2008). Visuo-motor learning with combination of different rates of motor imagery and physical practice. *Experimental Brain Research*, 184: 105–113.

Amandusson, Å., Flink, R. & Axelson, H.W. (2017). Comparison between adaptive and fixed stimulus paired-pulse transcranial magnetic stimulation (ppTMS) in normal subjects. *Clinical Neurophysiology Practice*, 2: 91–97.

Angelini, M., Calbin M., Ferrari, A., Sbriscia-Fioretti, B., Franca, M., Gallesin V. & Umiltà M.A. (2016). Motor inhibition during overt and covert actions: an electrical neuroimaging study. *PLoS One*, 10: e0126800, 2015.

Augurelle, A., Penta, M., White, O. & Thonnard, J.L. (2002). The effects of a change in gravity on the dynamics of prehension. *Journal of gravitational physiology: a journal of the International Society for Gravitational Physiology*, 9(1): 51-53.

Avanzino, L., Gueugneau, N., Bisio A., Ruggeri, P., Papaxanthis, C. & Bove, M. (2015). Motor cortical plasticity induced by motor learning through mental practice. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 9: 105.

Awiszus, F. (2003). TMS and threshold hunting. *Supplements to Clinical Neurophysiology*, 56: 13–23.

Awiszus, F. (2014). Using relative frequency estimation of transcranial magnetic stimulation motor threshold does not allow to draw any conclusions about true threshold. *Clinical Neurophysiology*, 125: 1285–1286.

Awiszus, F., Feistner, H., Urbach, D. & Bostock, H. (1999). Characterisation of paired-pulse transcranial magnetic stimulation conditions yielding intracortical inhibition or i-wave facilitation using a threshold-hunting paradigm. *Experimental Brain Research*, 129: 317–324.

B

- Baarbé, J., Yilder, P., Daligadu, J., Behbahani, H., Haavik, H. & Murphy, B.A. (2014). A novel protocol to investigate motor training-induced plasticity and sensorimotor integration in the cerebellum and motor cortex. *Journal of Neurophysiology*, 111(4): 715-721.
- Balasubramanian, S., Melendez-Calderon, A. & Burdet, E. (2012). A Robust and Sensitive Metric for Quantifying Movement Smoothness. *IEEE Transactions of Biomedical Engineering*, 59(8): 2126–136.
- Balasubramanian, S., Melendez-Calderon, A. Roby-Brami, A. & Burdet, E. (2015). On the analysis of movement smoothness. *Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation*, 12(112).
- Battaglia, F., Quartarone, A., Ghilardi, A. M. F., Dattola, R., Bagnato, S., Rizzo, V., Morgante, L. & Girlanda, P. (2006). Unilateral cerebellar stroke disrupts movement preparation and motor imagery *Clinical Neurophysiology*. 117: 1009-1016.
- Bays, P. & Wolpert, D. (2007). Computational principles of sensorimotor control that minimize uncertainty and variability. *Journal of Physiology*, 578(2): 387-396.
- Bekinschtein, P., Cammarota, M. & Medina, J.H. (2014). BDNF and memory processing. *Neuropharmacology*, 76(C): 677-683.
- Bestmann, S. & Krakauer, J.W. (2015). The uses and interpretations of the motor-evoked potential for understanding behaviour. *Experimental Brain Research*, 233: 679–689.
- Blakemore, S., Wolpert, D. & Frith, C. (1998). Central cancellation of self-produced tickle sensation. *Nature Neuroscience*, 1(7).
- Blakemore, S., Wolpert, D. & Frith, C. (2000). Why can't you tickle yourself? *Neuroreport*, 11: 11-16.
- Bliss, T. & Lomo, T. (1973). Long-lasting potentiation of synaptic transmission in the dentate area of the anaesthetized rabbit following stimulation of the perforant path. *Journal of Physiology*, 232(2): 331-356.
- Bonassi, G., Biggio, M., Bisio, A., Ruggeri, P., Bove, M. & Avanzino, L. (2017). Provision of somatosensory inputs during motor imagery enhances learning-induced plasticity in human motor cortex. *Scientific Reports*, 7: 1–10.
- Bonassi, G., Lagravinese, Bisio, A., Ruggeri, P., Pelosin, E., Bove, M. & Avanzino, L. (2020). Consolidation and retention of motor skill after motor imagery training. *Neuropsychologia*, 143: 107472.

Brawn, T.P., Fen, K.M., Nusbaum, H. & Margoliash, D. (2010). Consolidating the Effects of Waking and Sleep on Motor-Sequence Learning. *Journal of Neuroscience*, 30(42): 13977-13982.

Bunday, K.L., Tazoe, T., Rothwell, J.C. & Perez, M.A. (2014). Subcortical Control of Precision Grip after Human Spinal Cord Injury. *Journal of Neuroscience*, 34(21): 7341-7350.

C

Cahill, L. & Alkire, M.T. (2003). Epinephrine enhancement of human memory consolidation: Interaction with arousal at encoding. *Neurobiology of Learning and Memory*, 79(2): 194-198.

Cantarero, G., Tang, B., O'Malley, R., Salas, R. & Celnik, P. (2013). Motor Learning Interference Is Proportional to Occlusion of LTP-Like Plasticity. *Journal of Neuroscience*, 33(11): 4634-4641.

Celnik, P. (2015). Understanding and modulating motor learning with Cerebellar stimulation. *Cerebellum* 14(2): 171-174.

Cian, C., Barraud, P., Melin, B. & Raphel, C. (2001). Effects of fluid ingestion on cognitive function after heat stress or exercise-induced dehydration. *International Journal of Psychophysiology*, 42(3): 243–251.

Cirillo, J. & Byblow, W.D. (2016). Threshold tracking primary motor cortex inhibition: The influence of current direction. *Experimental Brain Research*, 233: 679-689.

Cirillo, J., Semmler, J. G., Mooney, R. A. & Byblow, W. D. (2018). Conventional or threshold-hunting TMS? A tale of two SICIs. *Brain Stimulation*, 11: 1296–1305.

Citri, A. & Malenka, R.C. (2007). Synaptic Plasticity: Multiple Forms, Functions, and Mechanisms. *Neuropsychopharmacology*, 33: 18–41

Classen, J., Liepert, J., Wise, S.P., Hallet, M. & Cohen, L. (1998). Rapid plasticity of human cortical movement representation induced by practice. *Journal of Neurophysiology*, 79: 1117–23.

Clos, P., Lepers, R. & Garnier, Y. (2021). Locomotor activities as a way of inducing neuroplasticity: insights from conventional approaches and perspectives on eccentric exercises. *European Journal of Applied Physiology*, 121: 697-706.

Cohen, D.A., Pascual-Leone, A., Press, D.Z. & Robertson, E.M. (2005). Off-line learning of motor skill memory: a double dissociation of goal and movement. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102: 18237–18241.

Collet, C., Guillot, A., Lebon F., MacIntyre, T. & Moran, A. (2011). Measuring Motor Imagery Using Psychometric, Behavioral, and Psychophysiological Tools. *Exercise and Sport Sciences Reviews*, 39: 85–92.

Collingridge, G.L., Peineau, S., Howland, J.G. & Tian Wang, Y. (2010). Long-term depression in the CNS. *Nature Reviews Neuroscience*, 11: 459-473.

Cowie, M.J., MacDonald, H.J., Cirillo, J. & Byblow, W.D. (2016). Proactive modulation of long-interval intracortical inhibition during response inhibition. *Journal of Neurophysiology*, 116: 859–867

Coxon, J.P., Peat, N.M. & Byblow, W.D. (2014). Primary motor cortex disinhibition during motor skill learning. *Journal of Neurophysiology*, 112(1): 156-164.

D

Dahm, S. F., & Rieger, M. (2019). Is imagery better than reality? Performance in imagined dart throwing. *Human Movement Science*, 66: 38–52.

Daskalakis, Z.J., Christensen, B.K. Fitzgerald, P.B., Roshan, L. & Chen, R. (2002). The mechanisms of interhemispheric inhibition in the human motor cortex. *Journal of Physiology*, 543(1): 317-326.

Dayan, E., & Cohen, L.G. (2011). Neuroplasticity subserving motor skill learning. *Neuron*, 72(3): 443-454.

Debarnot, U., Creveaux, T., Collet, C., Doyon, J. & Guillot, A. (2009). Sleep Contribution to Motor Memory Consolidation: A Motor Imagery Study. *Sleep*, 32(12): 1559-1565.

Decety, J. (1996). The neurophysiological basis of motor imagery. *Behavioral Brain Research*, 77: 45–52.

Decety, J. & Jeannerod, M. (1996). Mentally simulated movements in virtual reality: does Fitts's law hold in motor imagery? *Behavioral Brain Research*, 72(1-2): 127-134.

Decety, J. & Michel, F. (1989). Comparative analysis of actual and mental movement times in two graphic tasks. *Brain and Cognition*, 11(1): 87-97.

Demougeot, L., & Papaxanthis, C. (2011). Muscle fatigue affects mental simulation of action. *The Journal of Neuroscience*, 31: 10712–10720.

de Sousa Fernandes, M.S., Ordônio, T.F., Santos, G.C.J., Santos, L.E.R., Calazans, C.T., Gomes, D.A. and Santos, T.M. (2020). Effects of Physical Exercise on Neuroplasticity and

Brain Function: A Systematic Review in Human and Animal Studies. *Neural Plasticity*, 14: 8856621.

Devanne, H. & Allart, E. (2019). Boosting brain motor plasticity with physical exercise. *Clinical Neurophysiology*, 49(2): 91-93.

De Zeeuw, C.I., Simpson, J.I., Hoogenraad, C.C., Galjart, N., Koekkoek, S.K. & Ruigrok, T.J. (1998). Microcircuitry and function of the inferior olive. *Trends in Neuroscience*, 21(9): 391-400.

Diedrichsen, J., White, O., Newman, D. & Lally, N. (2010). Use-Dependant and Error-Based Learning of Motor Behaviors. *Journal of Neuroscience*, 30(15): 5159-5166.

Di Lazzaro, V., Oliviero, A., Saturno, E., Dileone, M., Pilato, F., Nardone, R., Ranieri, F., Musumeci, G., Fiorilla, T. & Tonali, P.A. (2005). Effects of lorazepam on short latency afferent inhibition and short latency intracortical inhibition in humans. *Journal of Physiology*, 564: 661–668.

Di Lazzaro, V., Rothwell, J. & Capogna, M. (2017). Noninvasive Stimulation of the Human Brain: Activation of Multiple Cortical Circuits. *Neuroscientist*, 24(3): 246-260.

Di Rienzo, F., Debarnot, U., Daligault, S., Saruco, E., Delpuech, C., Doyon, J., Collet, C. & Guillot, A. (2016). Online and offline performance gains following motor imagery practice: A comprehensive review of behavioral and neuroimaging studies. *Frontiers in Human Neuroscience*, 10: 315

Ding, Q., Triggs, W.J., Kamath, S.M. & Patten, C. (2019). Short Intracortical Inhibition During Voluntary Movement Reveals Persistent Impairment Post-Stroke. *Frontiers in Neurology*, 9:1105.

Dounskaia, N., & Shimansky, Y. (2016). Strategy of arm movement control is determined by minimization of neural effort for joint coordination. *Experimental Brain Research*, 34(6): 1335–1350.

Duque, J., Greenhouse, I., Labruna, L. & Ivry, R.B. (2017). Physiological Markers of Motor Inhibition during Human Behavior. *Trends in Neuroscience*, 40: 1–18.

E

Ehrsson, H.H., Geyer, S. & Naito, E. (2003). Imagery of voluntary movement of fingers, toes, and tongue activates corresponding body-part-specific motor representations. *Journal of Neurophysiology*, 90(5): 3304-3316.

Elliott, D., Chua, R., & Helsen, W.F. (2001). A century later: Woodworth's (1899) two-component model of goal-directed aiming. *Psychological Bulletin*, 127(3): 342–357.

El-Sayes, J., Harasym, D., Turco, C.V., Locke, M.B. & Nelson, A.J. (2018). Exercise-Induced Neuroplasticity: A Mechanistic Model and Prospects for Promoting Plasticity. *The Neuroscientist*, 25(1): 65-85

Emken, J.L., Benitez, R., Sideris, A., Bobrow, J. E., & Reinkensmeyer, D.J. (2007). Motor adaptation as a greedy optimization of error and effort. *Journal of Neurophysiology*, 97(6): 3997–4006.

F

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 Neurologica Scandinavica*, 105: 146–151.

Fadiga, L., Buccino, G., Craighero, L., Fogassi, L., Gallese, V. & Pavesi, G. (1999). Corticospinal excitability is specifically modulated by motor imagery: A magnetic stimulation study. *Neuropsychologia*, 37: 147-158.

Faul, F., Erdfelder, E., Lang, A. & Buchner, A. (2007). G*Power: A flexible statistical power analysis program for social, behavioral, and biomedical sciences. *Behavioral Research Methods*, 39: 175-191.

Ferris, L., Williams, J. & Shen, C. (2007). The effect of acute exercise on serum brain-derived neurotrophic factor levels and cognitive function. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 39(4): 728–734.

Fisher, K.M., Lai, H.M., Baker, M.R. & Baker, S.N. (2009). Corticospinal activation confounds cerebellar effects of posterior fossa stimuli. *Clinical Neurophysiology*. 120(12): 2109-2113.

Fisher, R.J., Nakamura, Y., Bestmann, S., Rothwell, J.C. & Bostock, H. (2002). Two phases of intracortical inhibition revealed by transcranial magnetic threshold tracking. *Experimental Brain Research*, 143: 240–248.

Fleming, M.K., Stinear, C.M. & Byblow, W.D. (2010). Bilateral parietal cortex function during motor imagery. *Experimental Brain Research*, 201(3): 499-508.

Foley, T.E. & Fleshner, M. (2008). Neuroplasticity of dopamine circuits after exercise: implications for central fatigue. *Neuromolecular Medicine*, 10(2): 67-80.

Franklin, D.W., So, U., Burdet, E. & Kawato, M. (2017). Visual Feedback is Not Necessary for the Learning of Novel Dynamics. *PLoS One*, 2(12): e1336.

Friston, K. (2011). What is optimal about motor control? *Neuron*, 72(3): 488-498.

Fuchs, E. & Flügge, G. (2014). Adult neuroplasticity: More than 40 years of research. *Neural Plasticity*, 2014: 541870

Fusco, A., Iasevoli, L., Iosa, M., Gallotta, M.C., Padua, L., Tucci L., Antonucci, G., Baldari, C. & Guidetti, L. (2019). Dynamic motor imagery mentally simulates uncommon real locomotion better than static motor imagery both in young adults and elderly. *PLoS One*, 14: e0218378.

G

Galea, J.M., Vazquez, A., Pasricha, N., Orban de Xivry, J.J. & Celnik, P. (2011). Dissociating the Roles of the Cerebellum and Motor Cortex during Adaptive Learning: The Motor Cortex Retains What the Cerebellum Learns. *Cerebral Cortex* 21(8): 1761-1770.

Garry, M.I. & Thomson, R.H.S. (2009). The effect of test TMS intensity on short-interval intracortical inhibition in different excitability states. *Experimental Brain Research*, 193: 267–274.

Gentili, R., Han, C.E., Schweighofer, N. & Papaxanthis, C. (2010) Motor learning without doing: trial-by-trial improvement in motor performance during mental training. *Journal of Neurophysiology*, 104: 774–783.

Gentili, R., Papaxanthis, C. & Pozzo, T. (2006). Improvement and generalization of arm motor performance through motor imagery practice. *Neuroscience*, 137: 761–772.

Groppa, S., Oliviero, A., Eisen, A., Quartarone, A., Cohen, L.G., Mall, V., Kaelin-Lang, A., Mima, T., Rossi, S., Thickbroom, G.W., Rossini, P.M., Ziemann, U., Valls-Solé, J. & Siebner, H.R. (2012). A practical guide to diagnostic transcranial magnetic stimulation: Report of an IFCN committee. *Clinical Neurophysiology*, 123: 858–882.

Grosprêtre, S., Jacquet, T., Lebon, F. & Papaxanthis, C. (2018). Neural mechanisms of strength increase after one-week motor imagery training. *European Journal of Sports Science*, 18(2): 209-218.

Grosprêtre, S., Lebon, F., Papaxanthis, C. & Martin, A. (2016). New evidence of corticospinal network modulation induced by motor imagery. *Journal of Neurophysiology*, 115: 1279–1288.

Grosprêtre, S., Lebon, F., Papaxanthis, C. & Martin, A. (2020a). Spinal plasticity with motor imagery practice. *Journal of Physiology*, 593(3): 9221-934.

Grosprêtre, S., Papaxanthis, C. & Martin, A. (2020b). Corticospinal modulations during Motor Imagery of Concentric, Eccentric, and Isometric Actions. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 52(5): 1031-1040.

Grosprêtre, S., Ruffino, C., Lebon, F. (2015). Motor imagery and cortico-spinal excitability: A review. *European Journal of Sport Sciences*, 16: 317-324.

Grush, R. (2004). The Emulation Theory of Representation: Motor Control, Imagery, and Perception. *Behavioral and Brain Sciences*, 27(3): 377-396.

Gueugneau, N., Schweighofer, N., & Papaxanthis, C. (2016). Daily update of motor predictions by physical activity. *Scientific Reports*, 5(1): 17933.

Guillot, A., & Collet, C. (2005). Duration of mentally simulated movement: a review. *Journal of Motor Behavior*, 37(1): 10–20.

Guillot, A., Collet, C., Nguyen V.A., Malouin, F., Richards, C. & Doyon, J. (2009). Brain activity during visual versus kinesthetic imagery: an fMRI study. *Human Brain Mapping*, 30 (7): 2157-2172.

Guillot, A., Di Rienzo, F., Moran, A., MacIntyre, T. & Collet, C. (2012). Imagining is not doing but involves motor commands: a review of experimental data related to motor inhibition. *Frontiers in Human Neuroscience*, 6: 247.

Guillot, A., Lebon, F., Rouffet, D., Champely, S., Doyon, J. & Collet, C. (2007). Muscular responses during motor imagery as a function of muscle contraction types. *International Journal of Psychophysiology*, 66(1): 18–27.

H

Hair, J.F., Anderson, R.E., Tatham, R.L. & Black, W.C. (1998). Multivariate data analysis. In 5th ed. Upper Saddle River. New Jersey: Prentice-Hall, Inc.

Hanakawa, T. (2016). Organizing motor imageries. *Neuroscience Research*, 104: 56–63.

Hardwick, R., Caspers, S., Eickhoff, S. & Swinnen, S. (2018). Neural correlates of action: Comparing meta-analyses of imagery, observation and execution. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 34: 31-44.

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.

Hardwick, R., Therrien, A. & Lesage, E. (2021). Non-invasive stimulation of the motor cerebellum has potential confounds. *Brain Stimulation*. 14(4): 922-923.

Harris, C.M. & Wolpert, D.M. (1998). Signal-dependent noise determines motor planning. *Nature*, 394:780–784.

Hebb, D. (1949). *The organization of behavior*. New York: Wiley.

He, Q., Duguid, I., Clark, B., Panzanelli, P., Patel, B., Thomas, P., Fritschy, J.M. & Smart, T.G. (2015). Interneuron- and GABA_A receptor-specific inhibitory synaptic plasticity in cerebellar Purkinje cells. *Nature Communications*, 6(7364).

Hétu, S., Grégoire, M., Saimpont A, Coll, M.P., Eugène, F. Michon, P.E. & Jackson, P. (2013). The neural network of motor imagery: An ALE meta-analysis. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 37: 930–949.

Holland, P., Codol, O. and Galea, J.M. (2018). Contribution of explicit processes to reinforcement-based motor learning. *Journal of Neurophysiology*, 119(6): 2241-2255.

Honda, T., Nagao, S., Hashimoto, Y., Ishikawa, K., Yokota, T., Mizusawa, H. & Ito, M. (2018). Tandem internal models execute motor learning in the cerebellum. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(28): 7428-7433.

I

Ibáñez, J., Spampinato, D.A., Paraneetharan, V. & Rothwell, J.C. (2020). SICI during changing brain states: Differences in methodology can lead to different conclusions. *Brain Stimulation*, 13: 353–356.

Ilić, T.V., Meintzschel, F., Cleff, U., Ruge, D., Kessler, K.R. & Ziemann, U. (2002). Short-interval paired-pulse inhibition and facilitation of human motor cortex: The dimension of stimulus intensity. *Journal of Physiology*, 545: 153–167

Ishikawa, T., Tomatsu, S., Izawa, J. & Kakei, S. (2016). The cerebro-cerebellum: Could it be loci of forward models? *Neuroscience Research*, 104: 72-79.

Izawa, J., Criscimagna-Hemminger, S. E. & Shadmehr, R. (2012). Cerebellar Contributions to Reach Adaptation and Learning Sensory Consequences of Action. *Journal of Neuroscience*, 32(12): 4230-4239.

Izawa, J., & Shadmehr, R. (2011). Learning from Sensory and Reward Prediction Errors during Motor Adaptation. *PLoS Computational Biology*, 7: e1002012.

J

Jeannerod, M. (1995). Mental imagery in the motor context. *Neuropsychologia*, 33: 1419–1432.

Jeannerod, M. (2001). Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. *Neuroimage*, 14: 103-109.

Jeannerod, M. (2006). *Motor Cognition: What Actions Tell the Self*. Oxford: Oxford University Press.

Jeannerod, M. & Decety, J. (1995). Mental motor imagery: a window into the representational stages of action. *Current Opinion in Neurobiology*, 5: 727–732.

Jeon, Y.K. & Ha, C.H. (2017). The effects of exercise intensity on brain derived neurotrophic factor and memory in adolescents. *Environmental Health and Preventive Medicine*, 22: 27.

K

Kallioniemi, E., Awiszus, F., Pitkänen, M. & Julkunen, P. (2021). Fast acquisition of resting motor threshold with a stimulus-response curve – Possibility or hazard for transcranial magnetic stimulation applications? *Clinical Neurophysiology Practice*, 7: 7-15.

Karabanov, A.N., Raffin, E. & Siebner, H.R. (2015). The resting motor threshold - Restless or resting? A repeated threshold hunting technique to track dynamic changes in resting motor threshold. *Brain Stimulation*, 8: 1191–1194.

Karlinsky, M. & Flash, T. (2015). Timing of continuous motor imagery: The two-thirds power law originates in trajectory planning. *Journal of Neurophysiology*, 113(7): 2490-2499.

Karni, A., Meyer, G., Rey-Hipolito, C. H., Jezzard, P., Adams, M.M., Turner, R. & Ungerleider, L.G. (1998). The acquisition of skilled motor performance: Fast and slow experience-driven changes in primary motor cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95(3): 861-868.

Kasai, T., Kawai, S., Kawanishi, M. & Yahagi, S. (1997). Evidence for facilitation of motor evoked potentials (MEPs) induced by motor imagery. *Brain Research*, 744: 147–150.

Kasses, C., Windischberger, C., Cunnington, R., Lanzenberger, R., Pezawas, R. & Moser, E. (2008). The suppressive influence of SMA on M1 in motor imagery revealed by fMRI and dynamic causal modelling. *Neuroimage*, 40(2): 828-837.

Kawato, M. (1999). Internal models for motor control and trajectory planning. *Current Opinion in Neurobiology*, 9(6): 718-727.

- Kawato, M., Kuroda, T., Imamizu, H., Nakano, E., Miyauchi, S. & Yoshioka, T. (2003). Internal forward models in the cerebellum: fMRI study on grip force and load force coupling. *Progress in Brain Research*, 142: 171-188.
- Kawato, M., Ohmae, S., Hoang, H. & Sanger, T. (2021). 50 Years Since the Marr, Ito, and Albus Models of the Cerebellum. *Neuroscience*, 462: 151-174.
- Kelso, J.A.S., Southard, D. L., & Goodman, D. (1979). On the nature of human interlimb coordination. *Science*, 203(4384): 1029–1031.
- Khan, M.A., Lawrence, G.P., Fourkas, I., Franks, I., Elliott, D. and Pembroke, S. (2003). Online vers offline processing of visual feedbacks in the control of movement amplitude. *Acta Psychologica*, 113(1): 83-97.
- Khan, M.A., Franks, I., Elliott, D., Lawrence, G.P., Chua, R., Bernier, P.M., Hansen, S. & Weeks, D.J. (2006). Inferring online and offline processing of visual feedback in target-directed movements from kinematic data. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 30(8): 1106-1121.
- Kilteni, K., Anderson, B. J., Jouborg, C. & Ehrsson, H. H. (2018) Motor imagery involves predicting the sensory consequences of the imagined movement. *Nature Communications*, 9(1): 1617.
- Kilteni, K. & Ehrsson, H. (2017). Body ownership determines the attenuation of self-generated tactile sensations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(31): 8426-8431.
- Klomjai, W., Katz, R. & Lackmy-Vallée, A. (2015). Basic principles of transcranial magnetic stimulation (TMS) and repetitive TMS (rTMS). *Annals of Physical and Rehabilitation Medicine*, 58(4): 208-213.
- Klöppel, S., Lauer, E., Peter, J., Minkova, L., Nissen, C., Normann, C., Reis, J., Mainberger, F., Bach, M. & Lahr, J. (2015). LTP-like plasticity in the visual system and in the motor system appear related in young and healthy subjects. *Frontiers in Human Neuroscience*, 9(695).
- Kono, M., Kakegawa, W., Yoshida, K. & Yuzaki, M. (2019). Interneuronal NMDA receptors regulate long-term depression and motor learning in the cerebellum. *Journal of Physiology*, 597(3): 903-920.
- Kossev, A.R., Siggelkow, S., Dengler, R. & Rollnik, J.D. (2003). Intracortical inhibition and facilitation in paired-pulse transcranial magnetic stimulation: Effect of conditioning stimulus intensity on sizes and latencies of motor evoked potentials. *Journal of Clinical Neurophysiology*, 20: 54–58.
- Krakauer, J., Ghez, C. & Ghilardi, M. (2005). *Journal of Neuroscience*, 25(2): 473-478.

Krakauer, J. & Shadmehr, R. (2006). Consolidation of motor memory. *Trends in Neurosciences*, 29(1): 58-64.

Kühberger, A. Fritz, A. and Scherndl. (2014). Publication Bias in Psychology: A Diagnosis Based on the Correlation between Effect Size and Sample Size. *PLoS ONE*, 9(9): e105825.

Kujirai, T., Caramia, M.D., Rothwell, J.C., Day B.L., Thompson, P.D., Ferbert, A., Wroe, S., Asselman, P. & Marsden, C.D. (1993). Corticocortical inhibition in human motor cortex. *Journal of Physiology*, 471: 501–519.

Kukke, S.N., Paine, R.W., Chao, C.C., De Campos, A.C. & Hallett, M. (2014). Efficient and reliable characterization of the corticospinal system using transcranial magnetic stimulation. *Journal of Clinical Neurophysiology*, 31: 246–252.

Kumru, H., Soto, O., Casanova, J. & Valls-Sole, J. (2008). Motor cortex excitability changes during imagery of simple reaction time. *Experimental Brain Research*, 189: 373–378.

Kuo, H., Qi, F.X., Paulus, W., Kuo, M.F. & Nitsche, M.A. (2021). Noradrenergic Enhancement of Motor Learning, Attention, and Working Memory in Humans. *International Journal of Neuropsychopharmacology*, 24(6): 490-498.

L

Lacourse, M.G., Turner, J.A., Randolph-Orr, E., Schandler, S.L. and Cohen, M.J. (2004). Cerebral and cerebellar sensorimotor plasticity following motor-imagery-based mental practice of a sequential movement. *Journal of Rehabilitation Research and Development*, 41(4):505-524.

Lambourne, K. & Tomporowski, P. (2010). The effect of exercise-induced arousal on cognitive task performance: a meta-regression analysis. *Brain Research*, 1341: 12–24.

Lebon, F., Byblow, W.D., Collet, C., Guillot, A. & Stinear, C.M. (2012a). The modulation of motor cortex excitability during motor imagery depends on imagery quality. *European Journal of Neuroscience*, 35: 323–331.

Lebon F., Collet, C. & Guillot, A. (2010). Benefits of motor imagery training on muscle strength. *The Journal of Strength & Conditioning Research*, 24(6): 1680-1687.

Lebon, F., Lotze, M., Stinear, C.M. & Byblow, W.D. (2012b). Task-Dependent Interaction between Parietal and Contralateral Primary Motor Cortex during Explicit versus Implicit Motor Imagery. *PLoS One*, 7: e37850.

- Lebon, F., Ruffino, C., Greenhouse, I., Labruna, L., Ivry, R.B. & Papaxanthis, C. (2019). The Neural Specificity of Movement Preparation During Actual and Imagined Movements. *Cerebral Cortex*, 29: 689–700.
- Li, S. (2007). Movement-specific enhancement of corticospinal excitability at subthreshold levels during motor imagery. *Experimental Brain Research*, 179: 517–524.
- Liepert, J. & Neveling, N. (2009). Motor excitability during imagination and observation of foot dorsiflexions. *Journal of Neural Transmission*, 116: 1613–1619.
- Loison, B., Moussaddaq, A. S., Cormier, J., Richard, I., Ferrapie, A. L., Ramond, A. & Dinomais, M. (2013). Translation and validation of the French Movement Imagery Questionnaire – Revised Second Version (MIQ-RS). *Annals of Physical and Rehabilitation Medicine*, 56(3): 157-173.
- Lorant, J. & Nicolas, A. (2004). Validation de la traduction française du Movement Imagery Questionnaire-Revised (MIQ-R). *Science & Motricité*, 53: 57–68.
- Lotze, M., Montoya, P., Erb, M., Hulsmann, E., Flor, H., Klose, U., Birbaumer, N. & Grodd, W. (1999). Activation of cortical and cerebellar motor areas during executed and imagined hand movements: an fMRI study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 11: 491–501.
- Lulic, T., El-Sayes, J., Fassett, H.J. & Nelson, A.J. (2017). Physical activity levels determine exercise-induced changes in brain excitability. *PLoS One*, 12(3): e0173672.

M

- Mang, C.S., Snow, N.J., Campbell, K.L., Ross, C.J.D. & Boyd, L.A. (2014). A single bout of high-intensity aerobic exercise facilitates response to paired associative stimulation and promotes sequence-specific implicit motor learning. *Journal of Applied Physiology*, 117 (11): 1325-1336.
- Maruff, P. & Velakoulis, D. (2000). The voluntary control of motor imagery: Imagined movements in individuals with feigned motor impairment and conversion disorder. *Neuropsychologia* 38(9): 1251-1260.
- Marusic, U., Grosprêtre, S., Paravlic, A., Kovac, S. & Taube, W. (2018). Motor imagery during action observation of locomotor tasks improves rehabilitation outcome in older adults after total hip arthroplasty. *Neural Plasticity*, 2018: 1–9.
- Menon, P., Geevasinga, N., Yiannikas, C., Howells, J., Kiernan, M.C. & Vucic, S. (2015). Sensitivity and specificity of threshold tracking transcranial magnetic stimulation for diagnosis of amyotrophic lateral sclerosis: A prospective study. *Lancet Neurology*, 14: 478–484.

Miall, R.C. & Wolpert, D. (1996). Forward Models for Physiological Motor Control. *Neural Networks*, 9(8): 1265-1279.

Michel, C., Gaveau, J., Pozzo, T. & Papaxanthis, C. (2013). Prism adaptation by mental practice. *Cortex*, 49(8): 2249-2259.

Michotte, A., Piéron, H. & Duprat G.L. (1912). Phénomènes intellectuels. – Pensées et attitudes mentales. – Logique. *L'année psychologique*, 19: 449-463.

Mizuguchi, N., Sakamoto, M., Muraoka, T., Nakagawa, K., Kanazawa, S., Nakata, H., Moriyama, N. & Kanosue, K. (2012). The Modulation of Corticospinal Excitability during Motor Imagery of Actions with Objects. *PLoS ONE*, 6(10): e26006.

N

Naish, K.R., Houston-Price, C., Bremner, A.J. & Holmes, N.P. (2014). Effects of action observation on corticospinal excitability: Muscle specificity, direction, and timing of the mirror response. *Neuropsychologia*, 64: 331–348.

Neige, C., Rannaud Monany, D. & Lebon F. (2021). Exploring cortico-cortical interactions during action preparation using by means of dual-coil transcranial magnetic stimulation: A systematic review. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 128: 678-692.

Neige, C., Rannaud Monany, D., Stinear, C. M., Byblow, W. D., Papaxanthis, C. & Lebon, F. (2020). Unravelling the Modulation of Intracortical Inhibition During Motor Imagery: An Adaptive Threshold-Hunting Study. *Neuroscience*, 434: 102–110.

Nielsen, C.S.-Z., Samusyte, G., Pugdahl, K., Blicher, J.U., Fuglsang-Frederiksen, A., Cengiz, B. & Tankisi, H. (2021). Test-Retest Reliability of Short-Interval Intracortical Inhibition Assessed by Threshold-Tracking and Automated Conventional Techniques. *eNeuro*, 8(5): EN EURO.0103-21

Novak, K., Miller, L. & Houk, J. (2002). The use of overlapping submovements in the control of rapid hand movements. *Experimental Brain Research*, 144(3): 351–364.

Nystoriak, M.A. & Bhatnagar, A. (2018). Cardiovascular Effects and Benefits of Exercise. *Frontiers in Cardiovascular Medicine*, 5: 135.

O

Oldfield, R.C. (1971). The assessment and analysis of handedness: The Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, 9: 97–113.

P

Pan, S.C. & Rickard, T.C. (2015). Sleep and motor learning: Is there room for consolidation? *Psychological Bulletin*, 141(4): 812–834.

Papaxanthis, C., Schieppati M., Gentili, R. & Pozzo, T. (2002). Imagined and actual arm movements have similar durations when performed under different conditions of direction and mass. *Experimental Brain Research*, 143(4): 447-452.

Paris-Aleman, A., La Touche, R., Gadea-Mateos, L., Cuenca-Martínez, F. & Suso-Marti, L. (2019). Familiarity and complexity of a movement influences movement imagery in dancers: A cross-sectional study. *Scandinavian Journal of Medicine and Science in Sports*, 29(6): 987-906.

Parsons, L.M. (1994). Temporal and kinematic properties of motor behavior reflected in mentally simulated action. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 20: 709-730.

Pascual-Leone, A., Nguyet, D., Cohen, L.G., Brasil-Neto J.P., Cammarota, A. & Hallett, M. (1995). Modulation of muscle responses evoked by transcranial magnetic stimulation during the acquisition of new fine motor skills. *Journal of Neurophysiology*, 74(3): 1037-1045.

Patuzzo, S., Fiaschi, A. & Manganotti, P. (2003). Modulation of motor cortex excitability in the left hemisphere during action observation: A single- and paired-pulse transcranial magnetic stimulation study of self- and non-self-action observation. *Neuropsychologia*, 41: 1272–1278

Pauly, M.G., Steinmeier, A., Bolte, C., Hamami, F., Tzvi, E., Münchau, A., Bäumer, T. & Weissbach, A. (2021). Cerebellar rTMS and PAS effectively induce cerebellar plasticity. *Scientific Reports*, 11: 3070.

Pellegrini, M., Zoghi, M. & Jaberzadeh, S. (2018). The effect of transcranial magnetic stimulation test intensity on the amplitude, variability and reliability of motor evoked potentials. *Brain Research*. 1700: 1900-198.

Pitcher, J.B., Doeltgen, S.H., Goldsworthy, M.R., Schneider, L.A., Vallence, A.M., Smith, A.E., Semmler, J.G., McDonnell, M.N. & Ridding, M.C. (2015). A comparison of two methods for estimating 50% of the maximal motor evoked potential. *Clinical Neurophysiology*, 126: 2337–2341.

Peurala, S.H., Müller-Dahlhaus, J.F., Arai, N. & Ziemann, U. (2008). Interference of short-interval intracortical inhibition (SICI) and short-interval intracortical facilitation (SICF). *Clinical Neurophysiology*, 119: 2291–2297.

Pierella, C., Casadio, M., Mussa-Ivaldi, F.A., & Solla, S.A. (2019). The dynamics of motor learning through the formation of internal models. *PLoS Computational Biology*, 15(12): e1007118.

Pitcher, J.B., Doeltgen, S.H., Goldsworthy, M.R., Schneider, L.A., Vallence, A.M., Smith, A.E., Semmler, J.G., McDonnell, M.N. & Ridding, M.C. (2015). A comparison of two methods for estimating 50% of the maximal motor evoked potential. *Clinical Neurophysiology*, 126: 2337–2341.

Popa, L.S. & Ebner, T.J. (2019). Cerebellum, Predictions and Errors. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, 12: 524.

Priot, A.-E., Revol, P. Sillan, O., Prablanc, C. & Gaveau, V. (2020). Sensory Prediction of Limb Movement is Critical for Automatic Online Control. *Frontiers in Human Neurosciences*, 14: 549537.

Q

R

Rannaud Monany, D., Barbiero, M., Lebon, F., Babič, J., Blohm, G., Nozaki, D. & White, O. (2022). Motor imagery helps updating internal models during microgravity exposure. *Journal of Neurophysiology*, 127(2): 434-443.

Rannaud Monany, D., Lebon, F., Dupont, W. & Papaxanthis, C (2022). Mental practice modulates functional connectivity between the cerebellum and the primary motor cortex. *iScience*, 25(6), 104397.

Rannaud Monany, D., Papaxanthis, C., Guillot, A. & Lebon F. (2022). Motor Imagery and Action Observation following Immobilization-Induced Hypoactivity: A narrative review. *Annals of Physical and Rehabilitation Medicine*, 65(4): 101541.

Reis, J., Swayne, O.B., Vandermeeren, Y., Camus, M., Dimyan, M.A., Harris-Love, M., Perez M.A., Ragert, P., Rothwell, J.C. & Cohen, L.G. (2008). Contribution of transcranial magnetic stimulation to the understanding of cortical mechanisms involved in motor control. *Journal of Physiology*, 586: 325–351.

Riebe, D., Ehrman, J., Liguori, G. & Magal, M. (2018). ACSM's Guidelines for Exercise Testing and Prescription. *American College of Sports Medicine (Eds.)*.

- Ridding, M.C. & Rothwell, J.C. (1999). Afferent input and cortical organisation: a study with magnetic stimulation. *Experimental Brain Research*, 126: 536–544.
- Roig, M., Nordbrandt, S., Geertsen, S. & Nielsen, J. (2013). The effects of cardiovascular exercise on human memory: a review with meta-analysis. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 37(8): 1645-1666.
- Roig, M., Skriver, K., Lundbye-Jenssen, J., Kiens, B. & Nielsen, J. (2012). A single bout of exercise improves motor memory. *PLoS One*, 7(9): e44594.
- Roig, M., Nordbrandt, S., Geertsen, S.S. & Nielsen, J.B. (2013). The effects of cardiovascular exercise on human memory: a review with meta-analysis. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 37: 1645–1666.
- Rossini, P.M., Berardelli, A., Deuschl, G., Hallett, M., Maertens de Noordhout, A.M., Paulus W. & Pauri, F. (1999). Applications of magnetic cortical stimulation. *International Federation of Clinical Neurophysiology*, 52: 171–185.
- Rossini, P.M., Rossi, S., Pasqualletti, P. & Tecchio, F. (1999). Corticospinal excitability modulation to hand muscles during movement imagery. *Cerebral Cortex*, 9: 161-167.
- Rothwell, J.C., Day, B.L., Thompson, P.D. & Kujirai, T. (2009). Short latency intracortical inhibition: one of the most popular tools in human motor neurophysiology. *Journal of Physiology*, 581(Pt 1): 11-12.
- Rozand, V., Lebon, F., Stapley, P. J., Papaxanthis, C. & Lepers, R. (2015). A prolonged motor imagery session alter imagined and actual movement durations: Potential implications for neurorehabilitation. *Behavioral Brain Research*, 297: 67-75.
- Rozenkranz, K., Kacar, A. & Rothwell, J.C. (2007). Differential Modulation of Motor Cortical Plasticity and Excitability in Early and Late Phases of Human Motor Learning. *Journal of Neuroscience*, 27(44): 12058-12066
- Rozenkranz, K., Seibel, J., Kacar, A. & Rothwell, J.C. (2014). Sensorimotor Deprivation Induces Interdependent Changes in Excitability and Plasticity of the Human Hand Motor Cortex. *Journal of Neuroscience*, 34(21):7375-7382
- Ruffino, C., Gaveau, J., Papaxanthis, C. & Lebon, F. (2019). An acute session of motor imagery training induces use-dependant plasticity. *Scientific Reports*, 9(1):20002
- Ruffino, C., Papaxanthis, C. & Lebon, F. (2017). Neural plasticity during motor learning with motor imagery practice: Review and perspectives. *Neuroscience* 341: 61-78.

Ruffino, C., Rannaud Monany, D., Gaveau, J., Hilt, P.M., Papaxanthis, C. & Lebon, F. (2022). Smoothness discriminates motor performance improvement following mental and physical practices of arm-reaching movements. *Neuroscience*, 483: 24-31.

Ruffino, C., Truong, C., Dupont, W., Bouguila, F., Michel, C., Lebon, F. & Papaxanthis, C. (2021). Acquisition and consolidation processes following motor imagery practice. *Scientific Reports*, 11: 2295.

S

Samusyte, G., Bostock, H., Rothwell, J. & Koltzenburg, M. (2018). Short-interval intracortical inhibition: Comparison between conventional and threshold-tracking techniques. *Brain Stimulation*, 11: 806–817.

Saunier, G., Fontana, A. P., De Oliveira, J. M., Py, M. O., Pozzo, T. & Vargas, C.D. (2021). Cerebellar damage affects the inference of human motion. *Neurocase*, 1-9.

Segal, S.K., Cotman, C.W. & Cahill, L.F. (2012). Exercise-induced noradrenergic activation enhances memory consolidation in both normal aging and patients with amnesic mild cognitive impairment. *Journal of Alzheimer's Disease*, 32(4): 1011-1018

Seidler, R.D., Kwak, Y., Fling, B.W. & Bernard, J.A. (2013). Neurocognitive mechanisms of error-based motor learning. *Advances in Experimental Medicine and Biology*, 782: 39–60.

Schmidt, R.A. & Lee, T.D (1999). Motor control and learning: A behavioral emphasis (3rd ed.). *Human Kinetics*.

Schmolesky, M.T., Webb, D.L. & Hansen, R.A. (2013). The effects of aerobic exercise intensity and duration on levels of brain-derived neurotrophic factor in healthy men. *Journal of Sports Science and Medicine*, 12(3): 502-511.

Schuster, C., Hilfiker, R., Amft, O., Scheidhauer, A., Andrews, B., Butler, J., Kischka, U. & Ettl, T. (2011). Best practice for motor imagery: a systematic literature review on motor imagery training elements in five different disciplines. *BMC Medicine*, 9:75.

Sejnowski, T. (1998). Making smooth moves. *Nature*, 394: 725-726.

Singh, A.M., Duncan, R.E., Neva, J.L. & Staines, W.R. (2014). Aerobic exercise modulates intracortical inhibition and facilitation in a nonexercised upper limb muscle. *BMC sports science, medicine and rehabilitation*, 6: 23.

Singh, A.M. & Staines, W.R. (2015). The effects of acute aerobic exercise on the primary motor cortex. *Journal of Motor Behavior*, 47(4): 328-339.

- Shadmehr, R. & Holcomb, H. (1997). Neural correlates of motor memory consolidation. *Science*, 277(5327): 821-825.
- Shadmehr, R., & Mussa-Ivaldi, F.A. (1994). Adaptive representation of dynamics during learning of a motor task. *Journal of Neuroscience*, 14(5): 3208–3224.
- Shergill, S., Bays, P., Frith, C. & Wolpert, D. (2003). Two eyes for an eye: the neuroscience of force escalation. *Science*, 301(5630): 187.
- Sing, G.C. & Smith, M.A. (2010). Reduction in Learning Rates Associated with Anterograde Interference Results from Interactions between Different Timescales in Motor Adaptation. *PLoS Computational Biology*, 6(8): e1000893
- Skriver, K., Roig, M., Lundbye-Jensen, J., Pingel, J., Helge, J., Kiens, B. & Nielsen, J. (2014). Acute exercise improves motor memory: exploring potential biomarkers. *Neurobiology of Learning and Memory*, 116: 46-58.
- Smith, P., Blumenthal, J., Hoffman, B., Cooper, H., Strauman, T., Welsh-Bohmer, K., Browndyke, J.N. & Sherwood, A. (2010). Aerobic exercise and neurocognitive performance: a meta-analytic review of randomized controlled trials. *Psychosomatic Medicine*;72(3): 239–252.
- Sohn, Y.H., Dang, N. & Hallett, M. (2006). Suppression of Corticospinal Excitability During Negative Motor Imagery. *Journal of Neurophysiology* 90: 2303–2309.
- Solodkin, A., Hlustik, P., Chen, E.E. & Small, S.L. (2004). Fine modulation in network activation during motor execution and motor imagery. *Cerebral Cortex* 14 (11): 1246-1255.
- Spampinato, D. & Celnik, P. (2017). Temporal dynamics of cerebellar and motor cortex physiological processes during motor skill learning. *Scientific Reports* 7: 40715.
- Spampinato, D. & Celnik, P. (2021). Multiple Motor Learning Processes in Humans: Defining their Neurophysiological Bases. *The Neuroscientist*, 27(3): 246-267.
- Spampinato, D., Celnik, P. & Rothwell, J. (2020). Cerebellar-Motor Cortex Connectivity: One or Two Different Networks? *Journal of Neuroscience*. 40(21): 4230-4239.
- Spurny, B., Seiger, R., Moser, P., Vanicek, T., Reed, M.B., heckova, E., Michenthaler, P., Basaran, A., Gryglewski, G., Klöbl, M., Trattinig, S., Kasper, S., Bogner, W. & Lanzenberger. (2020). Hippocampal GABA levels correlate with retrieval performance in an associative learning paradigm. *NeuroImage*, 204: 116244.
- Statton, M.A., Encarnacion, M., Celnik, P. & Bastian, A. (2015). A Single Bout of Aerobic Exercise Improves Motor Skill Acquisition. *PLoS One* 10(10): e0141393.

Stinear, C.M. & Byblow, W.D. (2004). Impaired Modulation of Intracortical Inhibition in Focal Hand Dystonia. *Cerebral Cortex*. 14(5): 555-561.

Stinear, C.M. & Byblow, W.D. (2004). Modulation of corticospinal excitability and intracortical inhibition during motor imagery is task-dependent. *Experimental Brain Research* 157: 351–358.

Stinear, C.M. & Byblow, W.D. (2003). Motor imagery of phasic thumb abduction temporally and spatially modulates corticospinal excitability. *Clinical Neurophysiology*, 114: 909-914.

Stinear, C.M., Byblow, W.D., Steyvers, M., Levin, O. & Swinnen, S.P. (2006). Kinesthetic, but not visual, motor imagery modulates corticomotor excitability. *Experimental Brain Research*, 168: 157–164.

Synofzik, M., Lindner, A. & Their, P. (2008). The Cerebellum Updates Predictions about the Visual Consequences of One's Behavior. *Current Biology*. 18: 814-818.

T

Tanaka, H., Matsugi, A. & Okada, Y. (2018). The effects of imaginary voluntary muscle contraction and relaxation on cerebellar brain inhibition. *Neuroscience Research*, 133: 15-20 (2018).

Tanaka, H., Ishikawa, T., Lee, J. & Kakei, S. (2020). The Cerebro-Cerebellum as a Locus of Forward Model: A Review. *Frontiers in System Neuroscience*, 14: 19.

Thomas, R., Beck, M.M., Lind, R.R., Korsgaard Johnsen, L., Geertsen, S.S., Christiansen, L., Ritz, C., Roig, M. & Lundbye-Jensen, J. (2016). Acute Exercise and Motor Memory Consolidation: The Role of Exercise Timing. *Neural Plasticity*, 2016: 6205452.

Thompson, S.G., McConnell, D.S., Slocum, J.S., & Bohan, M. (2007). Kinematic analysis of multiple constraints on a pointing task. *Human Movement Science*, 26(1): 11–26.

Tomporowski, P., Ellis, N. & Stephens, R. (1987). The immediate effects of strenuous exercise on free-recall memory. *Ergonomics*, 30(1): 121–129

Truong, C., Hilt, P.M., Bouguila, F., Bove, M., Lebon, F., Papaxanthis, C. & Ruffino, C. (2022). Time-of-day effects on skill acquisition and consolidation after physical and mental practices. *Scientific Reports*, 12: 5933.

U

V

Van der Bos, M.A.J., Menon, P., Howells, J., Geevasinga, N., Kiernan, M. C. & Vucic, S. (2018). Physiological processes underlying short interval intracortical facilitation in the human motor cortex. *Frontiers in Neuroscience*, 12: 1-11.

van de Ruit, M., Pearson, T. & Grey, M.J. (2019). Novel tools for rapid online data acquisition of the TMS stimulus-response curve. *Brain Stimulation*, 12: 192–194.

Vargas, C.D., Olivier, E., Craighero, L., Fadiga, L., Duhamel, J.R., & Sirigu, A. (2004). The influence of hand posture on corticospinal excitability during motor imagery: A transcranial magnetic stimulation study. *Cerebral Cortex*, 14: 1200–1206.

Vassiliadis, P., Derosiere, G., Dubuc, C., Lete, A., Crevecoeur, F., Hummel, F.C. & Duque, J. (2021). Reward boosts reinforcement-based motor learning. *iScience*, 24: 102821

Vucic, S., Cheah, B.C., Krishnan, A.V., Burke, D. & Kiernan, M.C. (2009). The effects of alterations in conditioning stimulus intensity on short interval intracortical inhibition. *Brain Research*, 1273: 39–47

Vucic, S., Howells, J., Trevillion, L. & Kiernan, M.C. (2006). Assessment of cortical excitability using threshold tracking techniques. *Muscle and Nerve*, 33: 477–486.

Vucic, S., van den Bos, M.A.J., Menon P., Howells, J., Dharmadasa, T. & Kiernan, M.C. (2018). Utility of threshold tracking transcranial magnetic stimulation in ALS. *Clinical Neurophysiology Practice*, 3: 164–172.

W

Wagle-Shukla, A., Ni, Z., Gunraj, C.A., Bahl, N. & Chen, R. (2009). Effects of short interval intracortical inhibition and intracortical facilitation on short interval intracortical facilitation in human primary motor cortex. *Journal of Physiology*, 587: 5665–5678.

Walker, M.P., Brakefield, T., Seidman, J., Morgan, A., Hobson, J. A. & Stickgold, R. (2003). Sleep and the Time Course of Motor Skill Learning. *Learning and Memory*. 10(4): 275-284.

Watson, M.E. & Robin, D.C. (1996). Spatial imagery preserves temporal order. *Memory*, 4: 515-534.

Wolpert, D. & Flanagan, J. (2001). Motor prediction. *Current Biology*. 11(18): 729-732.

Wolpert, D., Ghahramani, Z., & Flanagan, J. (2001). Perspectives and problems in motor learning. *Trends in Cognitive Sciences*, 5(11): 487-494.

X

Y

Yahagi, S. & Kasai, T. (1998). Facilitation of motor evoked potentials (MEPs) in first dorsal interosseous (FDI) muscle is dependent on different motor images. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 109: 409–417.

Yágüez, L., Nagel, D., Hoffman, H. & Canavan, A. (1998). A mental route to motor learning: improving trajectorial kinematics through imagery training. *Behavioural Brain Research*, 90(1): 95–106.

Z

Ziemann, U., Ilić T.V. & Jung, P. (2006). Chapter 3: Long-term potentiation (LTP)-like plasticity and learning in human motor cortex – investigations with transcranial magnetic stimulation (TMS). *Supplements to Clinical Neurophysiology*, 56: 19-25.

Ziemann, U., Ilić T.V., Pauli, C., Meintzschel, F. & Ruge, D. (2004). Learning modifies subsequent induction of long-term potentiation-like and long-term depression-like plasticity in human motor cortex. *Journal of Neuroscience*, 24(7): 1666-1672.

Zouhal, H., Jacob, C., Delamarche, P. & Gratas-Delamarche, A. (2008). Catecholamines and the effects of exercise, training and gender. *Sports Medicine*, 38(5): 401-423.

ANNEXES

Annexe 1 : Exploring cortico-cortical interactions during action preparation using by means of dual-coil transcranial magnetic stimulation: A systematic review.

doi: [10.1016/j.neubiorev.2021.07.018](https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2021.07.018)

Annexe 2 : Motor imagery helps updating internal models during exposure to microgravity.

doi: [10.1152/jn.00214.2021](https://doi.org/10.1152/jn.00214.2021)

Annexe 3 : Motor Imagery and Action Observation following Immobilization-Induced Hypoactivity : A narrative review.

doi: [10.1016/j.rehab.2021.101541](https://doi.org/10.1016/j.rehab.2021.101541)



ÉCOLE DOCTORALE

Environnements - Santé

Titre : Comprendre et optimiser les stratégies mentales au cours de l'apprentissage moteur

Mots clés : Imagerie motrice, Apprentissage moteur, Neurophysiologie

Résumé : L'apprentissage moteur par imagerie motrice, aussi appelé pratique mentale, permet d'améliorer les performances motrices. Des interrogations demeurent cependant quant aux mécanismes impliqués dans la pratique mentale, aux niveaux neurophysiologique et comportemental. Dans une première étude, nous montrons une augmentation de l'inhibition intracorticale à courte latence durant l'imagerie motrice, supportant l'hypothèse selon laquelle l'imagerie motrice induirait la génération d'une commande motrice inhibée. Dans une seconde étude, nous montrons des modulations de la connectivité fonctionnelle entre le cervelet et le cortex moteur primaire suite à une session de pratique mentale, corroborant au niveau neurophysiologique

l'hypothèse de l'implication et de la mise à jour des modèles internes suite à cette pratique. Dans une troisième étude, des gains de performances spécifiques aux pratiques physique et mentale au regard de la fluidité du mouvement, et proposons l'absence de réafférences sensorielles pendant la pratique mentale comme une cause possible de cette distinction. Dans une quatrième et dernière étude, nous nous sommes intéressés aux effets d'un exercice de type aérobie sur l'acquisition et la consolidation motrices induite par pratique mentale. Les résultats indiquent un effet positif de l'exercice aérobie sur la consolidation motrice, suggérant donc que l'exercice aérobie permettrait d'optimiser les protocoles de pratique mentale.

Title: Understand and optimize mental strategies during motor learning

Keywords: Motor imagery, Motor learning, Neurophysiology

Abstract: Motor imagery-based motor learning, also known as mental practice, can improve motor performance. However, questions remain concerning the mechanisms involved in mental practice, at the neurophysiological and behavioral levels. In a first study, we show an increase of short-interval intracortical inhibition during motor imagery, supporting the hypothesis that motor imagery induces the generation of an inhibited motor command. In a second study, we show modulations in functional connectivity between the cerebellum and the primary motor cortex following a mental practice session, corroborating at the neurophysiological level the hypothesis of the involvement and updating of internal models

after practice. In a third study, we show specific motor gains between physical and mental practices with regards to movement smoothness, and suggest the absence of sensory reafferences during mental practice as a possible cause of such distinction. In a fourth and final study, we investigated the effects of aerobic exercise on motor acquisition and consolidation induced by mental practice. The results show a positive effect of exercise on motor consolidation, suggesting that aerobic exercise could optimize mental practice protocols.