



HAL
open science

Vers une approche neuro-biomécanique du couplage perception-action

Sylvain Cremoux

► **To cite this version:**

Sylvain Cremoux. Vers une approche neuro-biomécanique du couplage perception-action. Neurosciences. Université Toulouse 3 - Paul Sabatier, 2024. tel-04892410

HAL Id: tel-04892410

<https://hal.science/tel-04892410v1>

Submitted on 16 Jan 2025

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Rapport de Synthèse

En vue de l'obtention de l'

Habilitation à Diriger des Recherches

Disciplines : **Sciences et Technique des Activités Physiques et Sportives**

Spécialités : **Biomécanique et Neurosciences**

Présentée et Soutenue le 06 / 12 / 2024 par

Sylvain CREMOUX

Vers une approche neuro-biomécanique du couplage perception-action

Devant le jury composé de :

Bastien	BERRET	PU	CIAMS (EA 4532), Université Paris-Saclay	Rapporteur
Aymeric	GUILLOT	PU	LIBM (EA 7424), Université Claude Bernard Lyon 1	Rapporteur
Raphael	ZORY	PU	LAMHESS (UPR 6312), Université Côte d'Azur	Rapporteur
Isabelle	LOUBINOUX	DR	ToNIC (UMR 1214), Université de Toulouse	Examinatrice
Jessica	TALLET	MCF-HDR	ToNIC (UMR 1214), Université de Toulouse	Marraine

Remerciements

Si je ne devais remercier que deux personnes, ce serait évidemment *David Amarantini* et *Jessica Tallet*. Depuis nos premiers échanges par mail, en 2009, ils ont toujours été à mes côtés. Co-encadrants de stage de master, de thèse, collaborateurs, collègues mais surtout, et depuis longtemps, amis. Leur accompagnement tout au long de ces années fait de moi qui je suis aujourd'hui.

Mon parcours aurait été bien différent si je n'avais pas croisé leur route. *Eric Berton*, *Christophe Cornu*, *Thibault Deschamps*, merci pour votre confiance !

Une (première) mention spéciale à *Franck Barbier* et *Thierry-Marie Guerra* qui m'ont accompagné, soutenu et formé lors de mes premières années en tant que maître de conférences universitaires à l'Université Polytechnique des Hauts de France (ex- Université de Valenciennes et du Hainaut Cambrésis). Étant un grand rêveur, vous m'avez permis de m'épanouir tout en gardant les pieds sur terre. Merci ! Merci également aux collègues et étudiants du Nord avec qui j'ai pu travailler (ou seulement boire un café :-)) : *Juan*, *Delphine*, *Gauthier*, *Dimitri*, *Christophe*, *Jimmy*, *Sébastien*, *Emilie*, *Janick*, *Philippe*, *Émilie*, ... (j'en oublie certainement ...).

Une (seconde) mention spéciale à *Robin Baures* et *Rufin VanRullen* qui ont accepté de participer à mon projet de délégation CNRS au Centre de Recherche Cerveau et Cognition, premier pas vers mon intégration à l'université Paul Sabatier de Toulouse. Vous m'avez appris ce qu'est l'excellence et m'avez donné envie de me surpasser. Merci ! Merci également à tous les collègues et étudiants du Sud avec qui j'ai pu travailler (ou seulement boire un café :-p)) jusqu'à aujourd'hui !! : *Elise*, *Louis*, *Xuening*, *Joseph*, ...

Une (dernière) mention spéciale à mes amis « d'ailleurs », *Imran* et *Mads*, qui m'ont appris à collaborer et travailler différemment. Votre dynamisme et votre enthousiasme me fascinent encore aujourd'hui !

Je tiens à remercier les membres du jury, *Bastien Berret*, *Aymeric Guillot*, *Isabelle Loubinoux* et *Raphael Zory* d'avoir accepté d'expertiser mon travail d'HDR. Je suis enthousiaste à l'idée de partager ce travail avec vous au cours de la soutenance.

Sans vous, ma vie ne serait pas aussi agréable,
Vous êtes là dans les moments de joie,
Vous êtes là dans les moments durs,
Vous êtes pourquoi je vis,
Maiwenn, *Lucas*, *Céline*, *Joel*, *Michele*,
Mes amis, mes proches,
Merci pour votre présence et votre soutien indéfectible.

Table des matières

<i>Liste des abréviations utilisées</i>	<i>1</i>
1 Avant-propos.....	2
2 Curriculum Vitae.....	5
3 Action : Analyse neuro-biomécanique du contrôle moteur humain.....	21
3.1 Historique, rationnel et objectif	21
3.2 Intégration des stratégies neurales dans un modèle neuro-biomécanique via les mesures de cohérence intermusculaire	29
3.2.1 Introduction.....	29
3.2.2 Méthodologie et Résultats	30
3.2.3 Discussion	32
3.3 Une nouvelle méthode pour généraliser l'analyse de la cohérence temps-fréquence entre les signaux EEG et EMG lors d'essais avec une importante variabilité intra-sujet.....	34
3.3.1 Introduction.....	34
3.3.2 Méthodologie et Résultats	34
3.3.3 Discussion	37
3.4 Les mesures de cohérence électrophysiologiques sont-elles sensibles aux adaptations motrices lors de protocoles longitudinaux.....	38
3.4.1 Introduction.....	38
3.4.2 Méthodologie et résultats.....	39
3.4.3 Discussion	42
3.5 Conclusion et Perspectives.....	45
4 Perception : De la perception des capacités d'action à l'influence de l'action sur la perception.....	46
4.1 Historique, rationnel et objectif	46
4.2 Les mouvements manuels influencent la perception de la dynamique temporelle d'une cible en mouvement	52
4.2.1 Introduction.....	52
4.2.2 Méthodologie et Résultats	53
4.2.3 Discussion	54
4.3 Influence de l'action sur les corrélats cérébraux associés à la perception de la dynamique temporelle d'une cible en mouvement.....	57
4.3.1 Introduction.....	57
4.3.2 Méthodologie et Résultats	58
4.3.3 Discussion	62
4.4 Conclusion et Perspectives.....	64
5 Perception-Action : Comment « Boucler la boucle » ?.....	65
5.1 Influence de la variabilité d'une action motrice dans la perception de la dynamique temporelle d'une cible en mouvement.....	66
5.2 Vers une approche neuro-biomécanique pour modéliser le couplage perception-action.....	68
6 Bibliographie	74
Résumé	85

Liste des abréviations utilisées

APAS	Activités Physiques Adaptées Et Santé
PMC	Cortex Prémoteurs (<i>Eng.</i> , Premotor Cortex),
SMC	Cortex Sensorimoteurs (<i>Eng.</i> , Sensorimotor Cortex)
VC	Cortex Visuel (<i>Eng.</i> , Visual Cortex)
ANOVA	Analyse De Variance (<i>Eng.</i> , Analysis Of Variance)
ATER	Attaché Temporaire À L'Éducation Et À La Recherche
AVC	Accident Vasculaire Cérébral
SCI	Blessure Médullaire (<i>Eng.</i> , Spinal Cord Injury)
BA	Muscle Brachial Antérieur
BB	Muscle Biceps Brachial
BR	Muscle Brachioradial
TB	Muscle Triceps Brachial
CERCO	Centre De Recherche Cerveau Et Cognition
UMR	Unité Mixte De Recherche
CMC	Cohérence Cortico-Musculaire (<i>Eng.</i> , Cortico-Muscular Coherence)
IMC	Cohérence Inter-Musculaire (<i>Eng.</i> , Inter-Muscular Coherence)
EEG	Électroencéphalographie
EMG	Électromyographie
GL	Chef Latéral Du Muscle Gastrocnémien
GM	Chef Médial Du Muscle Gastrocnémien
HDR	Habilitation À Diriger Des Recherches
HAS	Haute Autorité De Santé
ICC	Coefficient De Corrélation Intraclasse (<i>Eng.</i> , Intraclass Correlation Coefficient)
MDC	Changement Minimal Détectable (<i>Eng.</i> , Minimal Detectable Change)
MVC	Contraction Maximale Volontaire (<i>Eng.</i> , Maximal Voluntary Contraction)
PSE	Point Égalité Subjective (<i>Eng.</i> , Point Of Subjective Equality)
JND	Seuil De Discrimination (<i>Eng.</i> , Just Noticeable Difference)
S(n)PM	Modèle Statistique Paramétrique Ou Non Paramétrique (<i>Eng.</i> , Statistical Parametric Or Non-Parametric Mapping)
SO	Muscle Soléaire
STAPS	Sciences Et Techniques Des Activités Physiques Et Sportives
IP	Paradigme D'Interruption (<i>Eng.</i> , Interruption Paradigm)
PM	Prédiction De Mouvement (<i>Eng.</i> , Prediction Motion)
TA	Tibial Antérieur
TS	Triceps Sural
TTC	Temps Avant Contact (<i>Eng.</i> , Time To Contact)
UPHF	Université Polytechnique des Hauts de France

1 Avant-propos

Je considère l'Habilitation à Diriger des Recherches (HDR) comme l'aboutissement d'un travail de formation académique « à » et « par » la recherche, débuté en doctorat. Le plus souvent, ce travail est examiné sur la base d'un manuscrit et d'une soutenance orale présentant une rétrospective cherchant à mettre en évidence le fil conducteur des travaux de recherche menés par l'auteur depuis sa thèse, suivie d'une perspective de ces travaux, envisagée à court et long terme¹. Ce manuscrit s'inscrit dans cette démarche. Une première partie présente mon curriculum vitae. Les deuxième et troisième parties présentent de manière séparée une rétrospective puis une perspective des principales thématiques de recherche abordées depuis ma soutenance de thèse. La troisième partie conclut ce manuscrit en ouvrant plus largement la discussion.

... Mais commençons par le commencement ... l'action !

Pour être tout à fait honnête, les motivations qui m'ont amené à réaliser un doctorat ont été relativement tardives. Après la validation d'une Licence STAPS Activités Physiques Adaptées et Santé (APAS) à l'Université Paul Sabatier de Toulouse, j'ai poursuivi mes études en Master APAS afin d'obtenir de nouvelles compétences dans l'encadrement de projet APAS. Dans ce Master, les cours de *Neurosciences Cognitives* de Marieke Longcamp, et plus précisément la présentation des « cas d'école » cliniques ont eu un effet décisif sur mes motivations professionnelles. A cette époque, j'étais fortement impliqué dans une association sportive de rugby fauteuil (handisport pratiqué par des personnes tétraplégiques ou assimilées). Le croisement entre ces deux « activités » (universitaire et bénévole) détermina définitivement l'orientation « recherche » de mon parcours. Je sollicitais alors pour la première fois David Amarantini et Jessica Tallet comme encadrants de mon stage de Master 2 recherche². A la suite du Master, David et moi sollicitons Eric Berton afin de co-encadrer mes travaux de

¹ A titre personnel, je considère qu'une rétrospective ne peut être réellement appréciée qu'en prenant en compte l'ensemble des événements professionnels ET personnels de l'auteur. Toutefois, ces événements ne seront pas explicitement détaillés dans le manuscrit.

² Master STAPS Sciences, Technologies, Santé à finalité Recherche, Mention « Sciences du sport et du mouvement humain ». Université Paul Sabatier, Toulouse III, Toulouse, France

doctorat à l'université d'Aix-Marseille³. En quelques mots, ces travaux de recherche ont cherché à évaluer les mécanismes neuro-biomécaniques impliqués dans le contrôle d'une action motrice et leurs réorganisations suite à une blessure médullaire à partir des mesures de cohérence cortico- et inter- musculaires. Suite à mon recrutement en tant que maître de conférences à l'Université Polytechnique des Hauts de France (UPHF), j'ai orienté une partie de mes travaux de recherche sur l'applicabilité de ces mesures pour traquer les adaptations neuro-biomécaniques dans un contexte clinique. Ces travaux sont détaillés dans la première partie du manuscrit.

... Retour vers le futur... la perception pour l'action !

Pendant mes deux dernières années de thèse et de l'année en tant qu'ATER à l'Université de Nantes, j'ai élargi mon champ de recherche aux liens entre action et perception, la perception étant la première étape du traitement de l'information nécessaire à la réalisation d'une action. J'ai collaboré au travail de thèse de Yannick Daviaux, co-encadré par Christophe Cornu et Thibault Deschamps, sur la compréhension des processus cérébraux impliqués dans la perception des capacités d'action. Ce travail, à la frontière entre psychologie (approche écologique) et neurosciences (approche cognitive), fut pour moi l'occasion de découvrir les recherches s'intéressant au couplage perception-action ; thématique qui questionne le *lien fonctionnel entre les représentations sensorielles sollicitées lors de la perception d'une action et les représentations motrices utilisées lors de la planification de l'action*. Actuellement, à l'Université Paul Sabatier, mes travaux de recherche cherchent à identifier les corrélats cérébraux associés à l'influence de l'action sur la perception visuelle, notamment dans des tâches de prédiction de mouvement visuel. Ces travaux sont présentés dans la seconde partie du manuscrit.

... Vers l'infini et au-delà... la boucle perception – action !

Jusqu'à très récemment, mes travaux de recherche ont questionné de manière séparée les processus cognitifs, cérébraux, ou biomécaniques de l'action et de la perception. L'influence

³ Doctorat STAPS, Mention « Sciences du mouvement humain ». Université d'Aix-Marseille, Marseille, France

réci-proque de l'action et de la perception nous invite cependant à étudier ces sujets de manière combinée. La troisième partie du manuscrit ouvre des perspectives de recherche en justifiant de la nécessité d'une approche neuro-biomécanique du couplage perception-action pour comprendre l'interaction entre notre capacité à construire des représentations de notre environnement et notre capacité à y agir.

3 Action : Analyse neuro-biomécanique du contrôle moteur humain

3.1 Historique, rationnel et objectif

Chez l'Homme, la production d'une action motrice volontaire résulte d'un ensemble de commandes nerveuses émises par le cortex sensorimoteur, codant la stratégie nerveuse sélectionnée (De Luca & Erim, 2002). De nombreux paramètres moteurs (*e.g.*, direction, vitesse, amplitude, force) sont encodés au niveau cortical et transmis vers les effecteurs musculaires (Georgopoulos et al., 1986). Ces informations sont encodées sous la forme de primitives d'action (ou synergies musculaires), c'est-à-dire l'activation cohérente dans l'espace ou dans le temps d'un groupe de muscles, afin d'en simplifier le contrôle par le système nerveux (d'Avella & Tresch ; 2006). Les mécanismes neurophysiologiques sous-jacents à la communication des primitives d'actions entre les différentes structures neurales et musculaires sont encore débattus dans la littérature scientifique.

Au niveau cortical, certains auteurs proposent que la communication s'effectue par la synchronisation des oscillations neurales, pouvant être quantifiée par l'intensité de la cohérence, *i.e.*, le niveau de synchronie, entre ces oscillations (Schnitzler & Gross, 2005 ; Fries, 2015). Au niveau musculaire, les fréquences de décharge de différentes unités motrices d'un même muscle sont également synchronisées (De Luca et al., 1982). Dans ce contexte, les auteurs supposent l'existence d'une « commande commune » reçue par plusieurs groupes de motoneurones spinaux (De Luca et al., 1982). Cette commande, appelée *common drive*, permet de synchroniser l'activité de plusieurs unités motrices au sein d'un muscle pour contrôler le niveau de force produit (Figure 1). Cette notion de commande commune a ensuite été étendue au contrôle d'unités motrices appartenant à différents muscles qui participent à une même action motrice (De Luca & Erim, 2002), *e.g.*, les muscles agonistes et antagonistes agissant autour d'une même articulation (Figure 1). En d'autres termes, les muscles agonistes et antagonistes reçoivent une commande commune provenant du cortex moteur. Cette commande commune permettrait la synchronisation des activations des unités motrices appartenant à des muscles différents et pourrait refléter la transmission des synergies musculaires (Zandvoort et al., 2019). Chaque muscle recevrait également une commande

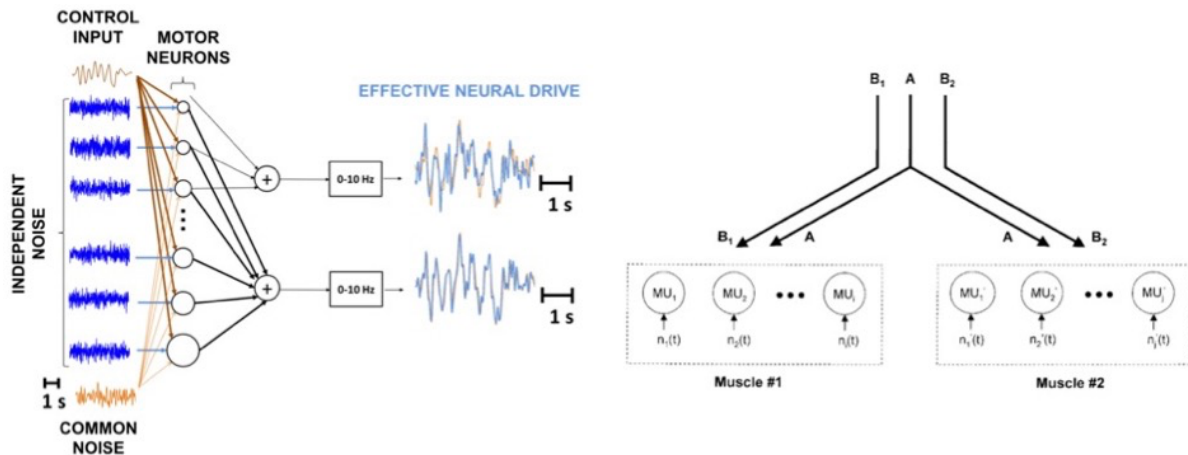


Figure 1. (Gauche). Représentation schématique d'une modélisation au cours de laquelle 112 motoneurons ont été modélisés et ont reçu 3 types de commande : une commande commune (control input), un bruit commun (common noise) et un bruit indépendant (independent noise). Les sommes des décharges de trois (tracé supérieur) et de 112 (tracé inférieur) motoneurons sont représentées dans la colonne de droite par un tracé bleu. Superposée à ce tracé, la somme de la commande commune et du bruit commun est représentée en rouge. On peut remarquer une parfaite superposition des décharges des groupes de motoneurons avec les commandes communes. Le groupe de motoneurons agit donc comme un filtre sélectionnant la commande commune. Reproduit de Farina & Negro (2015). (Droite) Schématisation de la commande commune. La commande A est commune aux deux muscles alors que les commandes B1 et B2 sont indépendantes à chacun des muscles. Les motoneurons recevraient à la fois des commandes communes (A) et indépendantes (B1, B2) provenant de la voie corticospinale. Reproduit de De Luca & Erim, (2002)

matrice unique, indépendante, permettant un contrôle précis de chacune des activations musculaires en lien avec la tâche à réaliser (De Luca & Erim, 2002).

Les commandes motrices communes et indépendantes peuvent être estimées par les mesures de cohérence corticomusculaire (CMC) et intermusculaire (IMC). La CMC correspond à la corrélation spectrale entre l'activité corticale, mesurée par électroencéphalographie (EEG) à la surface du cortex moteur primaire, et l'activité musculaire, mesurée par électromyographie (EMG) à la surface du muscle actif. L'IMC correspond à la corrélation spectrale entre l'activité EMG de deux muscles actifs. Ces mesures sont censées refléter le lien physiologique entre les neurones du cortex moteur primaire et les motoneurons localisés au niveau de la moelle épinière. De nombreuses études ont mis en évidence une modulation de l'intensité des mesures de cohérences électrophysiologiques par des facteurs internes, externes, ou par certaines pathologies (Salenius & Hari, 2003, Boonstra et al., 2009 ; Boonstra, 2013).

Il a été observé que la CMC est maximale avec les oscillations neurales enregistrées au-dessus du cortex sensorimoteur (Mima & Hallett, 1999 ; Figure 2.b). La CMC est principalement observée dans les fréquences de 20 à 30Hz (beta), moins souvent dans les fréquences ~10hz (alpha) ou au-delà de 40Hz (gamma) (Ushiyama et al., 2012 ; Figure 2.c). En quantifiant le décalage de phase des signaux EEG et EMG, il est possible de déterminer la direction du flux

d'information. La CMC semble principalement « dirigée » depuis le cortex sensorimoteur vers les muscles avec un décalage de phase entre les signaux EEG et EMG d'environ 10ms (Hari & Salenius, 1999 ; Figure 2.d). La magnitude de la CMC dépend principalement du type et de l'intensité de la contraction musculaire. Elle est plus importante pour des contractions isométriques comparativement à des contractions isotoniques et peut être abolie lors de mouvement (Masakado & Nielsen, 2008 ; Kilner et al., 1999 ; Gwin et Ferris, 2012). Mais les

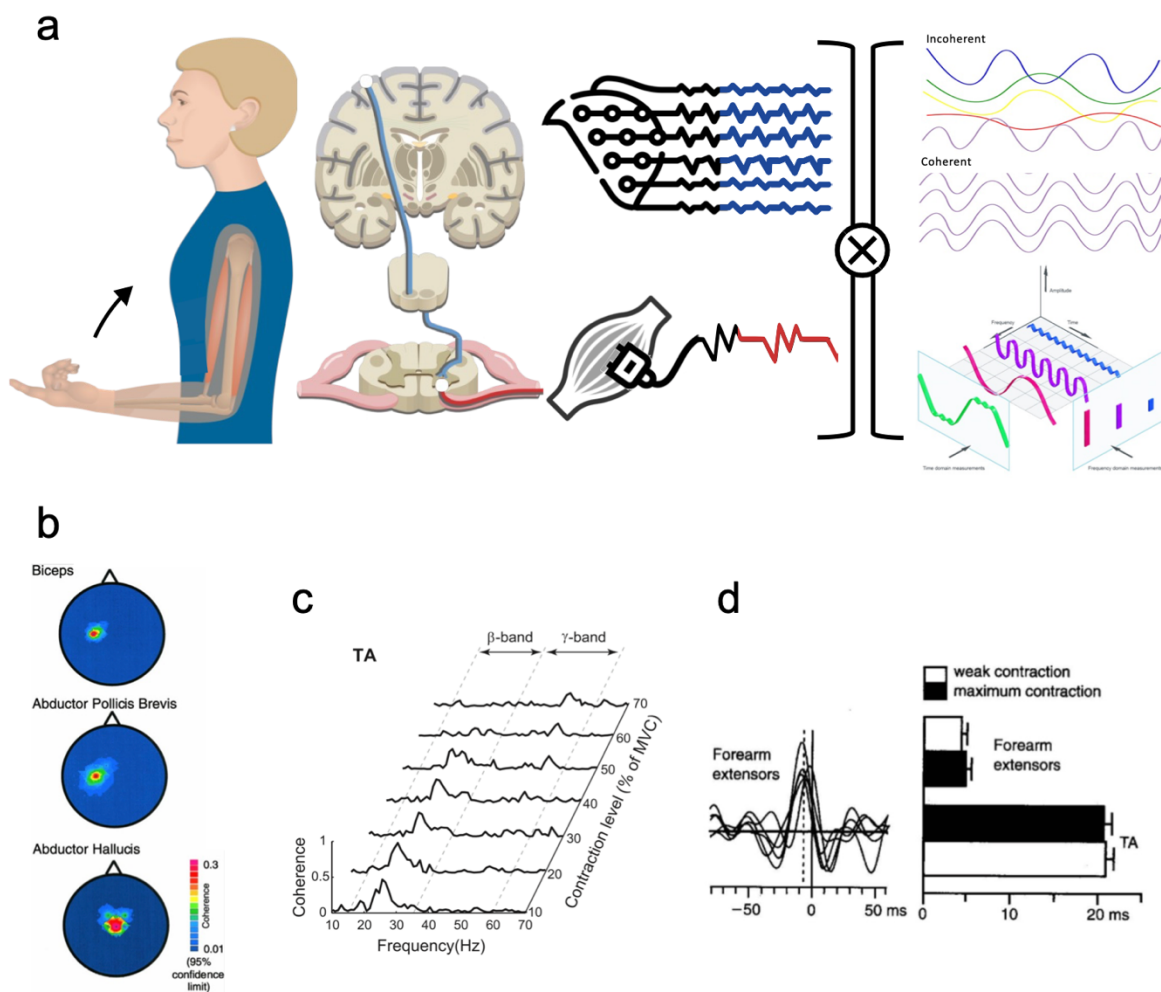


Figure 2. **(a)** Lors d'une contraction musculaire volontaire, la production d'un moment de force autour d'une articulation, p.ex. lors d'une flexion du coude, résulte d'une commande neurale émise par le cortex moteur primaire envoyé via le faisceau pyramidal vers les muscles effecteurs. Pendant la contraction, l'activité électroencéphalographique (EEG) et électromyographique (EMG) présentent une cohérence significative dans certaines bandes de fréquences. **(b)** Distribution topographique de la CMC pour le biceps brachial, l'abducteur du pouce et l'abducteur de l'hallux droit chez un sujet représentatif. La CMC respecte une distribution somatotopique grossière (adaptée de Mima & Hallett, 1999). **(c)** Amplitude de la CMC lors de contractions musculaires du tibial antérieur (TA) à différents niveaux de force. Pour les niveaux de force faible à modéré, la CMC est principalement observée dans les bandes de fréquences ~ 10 Hz et 20 Hz. Pour les niveaux de force les plus intenses, la CMC est observée dans les bandes de fréquence ~ 20 Hz et ~ 40 Hz (adaptée de Ushiyama et al. 2012). **(d)** A gauche, le Cross-corrélogrammes MEG-EMG lors de contractions des extenseurs de l'avant-bras. La ligne verticale pointillée indique la latence moyenne pour le pic de cross-corrélation. A droite, délai moyen (\pm erreur standard) du pic de corrélation MEG-EMG lors de contractions faible et intense de l'extenseur de l'avant-bras et du tibial antérieur (empruntée à Hari & Salenius, 1999).

paramètres « mécaniques » ne sont pas les seuls facteurs modulant la magnitude de la CMC. Certains paramètres perceptifs tel que les retours proprioceptifs (Budini et al., 2014) ou visuels (Riddle & Baker, 2005) peuvent également moduler la magnitude de la CMC. Chez le patient ayant une lésion neurologique, l'impact de l'accident ou de la maladie sur les structures neurophysiologiques amène une modulation de la CMC. Ainsi, comparativement à des sujets sains, la CMC diminue à la suite d'un accident vasculaire cérébral (AVC ; Fang et al., 2009) ou de la maladie de Parkinson (Caviness et al., 2003 ; 2006). Ces études se sont cependant limitées à mesurer la cohérence entre l'EEG et l'EMG des muscles agonistes. Pourtant, même lors d'une contraction musculaire isométrique simple, de nombreux muscles, agonistes et antagonistes, agissent autour de l'articulation (Gribble et al., 2003).

L'intensité des activations musculaires agonistes et antagonistes dépend de la tâche motrice à effectuer, du niveau de force produit (Amarantini et Bru, 2015) et peut-être modulée par l'apprentissage (Baratta et al., 1988) ou suite à un accident neurologique (blessés médullaires cervicaux, Cremoux et al., 2012 ; 2016 ; AVC ; El-Abd et al., 1993). La question est donc de savoir comment se fait la communication entre le cortex moteur et les agonistes et antagonistes. Les travaux de thèse de Fabien Dal Maso (2012) et moi-même (Cremoux, 2013) se sont donc intéressés à la modulation de la communication cortico-musculaire avec les muscles agonistes et antagonistes chez des sujets sportifs entraînés en force et chez des participants blessés médullaires cervicaux. Préalablement, nous avons raffiné la méthode de quantification de la CMC (Bigot et al., 2011). Cette nouvelle méthode de quantification détermine la significativité des interactions cortico-musculaires directement à partir du spectre commun et des auto-spectres des signaux EEG et EMG afin de mieux prendre en compte la particularité des signaux électrophysiologiques (Figure 3). Nous avons appliqué cette méthode pour mesurer les adaptations de la communication cerveau-muscles (agonistes et antagonistes) induite par un entraînement sportif ou suite à un traumatisme médullaire cervical.

Dans l'étude de Dal Maso et al. (2017), les participants étaient regroupés selon leurs spécialités sportives (athlètes ou haltérophiles). La tâche expérimentale consistait à réaliser des contractions isométriques autour de l'articulation du genou, en flexion et en extension, selon différents niveaux de force (Figure 4). Les résultats mettent en évidence que, malgré une production de force maximale équivalente entre les groupes (Figure 4.d), l'activité des muscles antagonistes est plus faible (Figure 4.e) et l'intensité de la CMC-beta avec les muscles

antagonistes est plus importante (Figure 4.f) chez les sujets entraînés en force comparativement aux sujets entraînés en endurance. Ces résultats pourraient refléter

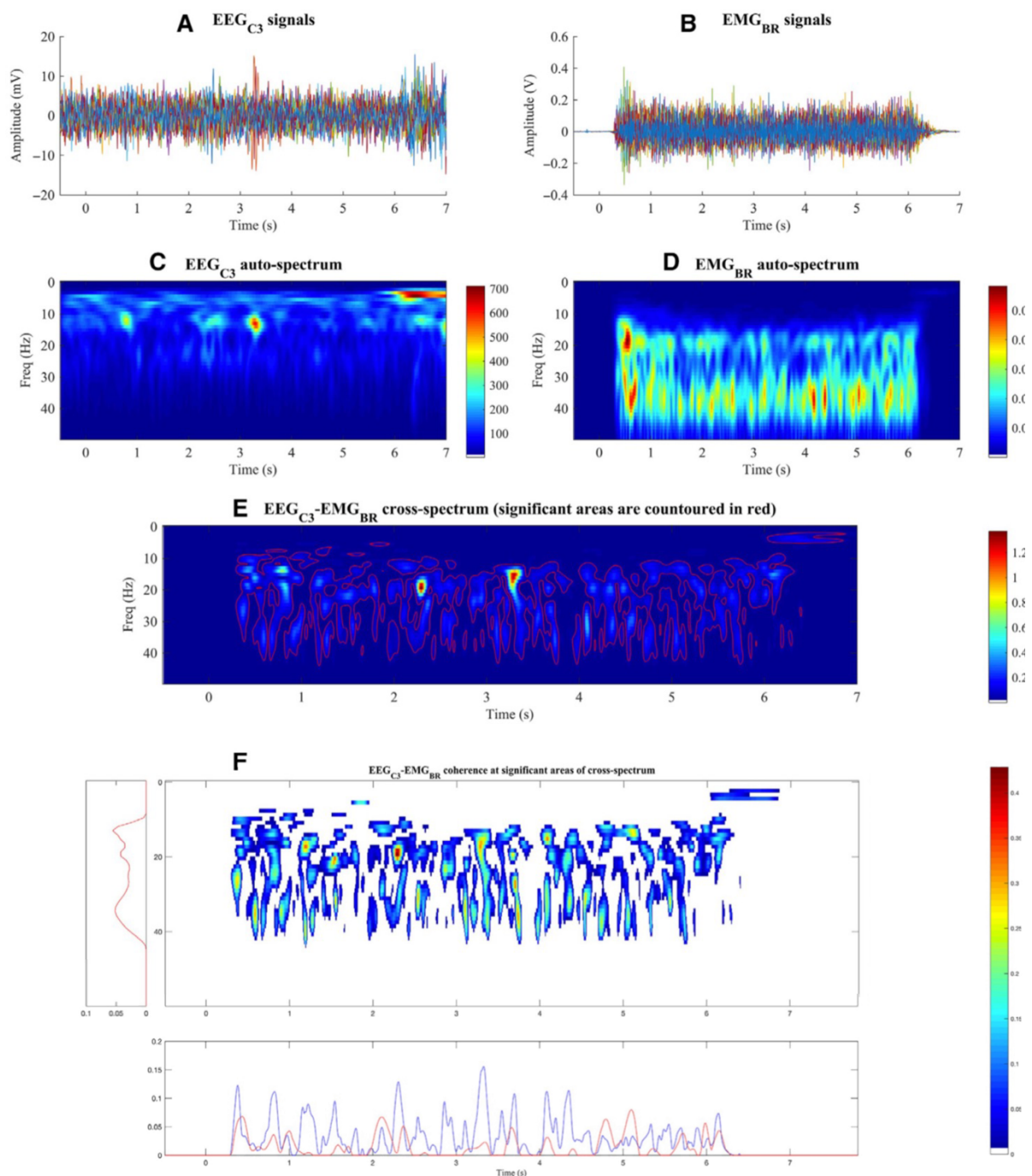


Figure 3. Illustration des étapes de traitement réalisées pour l'analyse temps-fréquence de la CMC pour un sujet représentatif. 1^{ère} ligne : Signal EEG_{C3} enregistré par l'électrode C3 (A) et signal EMG_{BR} du muscle brachioradial (B), filtrés et normalisés, lors de contraction musculaire volontaire à 20% de la contraction volontaire maximale (MVC). 2^{ème} ligne : Auto-spectre des signaux EEG_{C3} (C) et EMG_{BR} (D). 3^{ème} ligne (E) : Spectre commun des signaux EEG_{C3} et EMG_{BR}. Le contour rouge identifie les aires temps-fréquences où la corrélation entre les signaux EEG_{C3} et EMG_{BR} est significative. 4^{ème} ligne (F) : CMC significative entre les signaux EEG_{C3} et EMG_{BR} dans le domaine temps-fréquence. Toutes les valeurs non-significatives ont été masquées. Panneau de gauche : CMC moyenne sur la période temporelle [+3 :+6] s en fonction des fréquences. Panneau du bas : CMC moyenne dans la bande de fréquence 8-13Hz (ligne rouge) et 13-31Hz (ligne bleu) en fonction du temps (adaptée de Cremoux et al., 2017).

l'optimisation de la régulation corticale permettant une diminution des activations musculaires antagonistes pendant la contraction.

Dans l'étude de Cremoux et al. (2017), les performances d'un groupe de blessés médullaires cervicaux (SCI) étaient comparées à celles d'un groupe contrôle. La tâche expérimentale

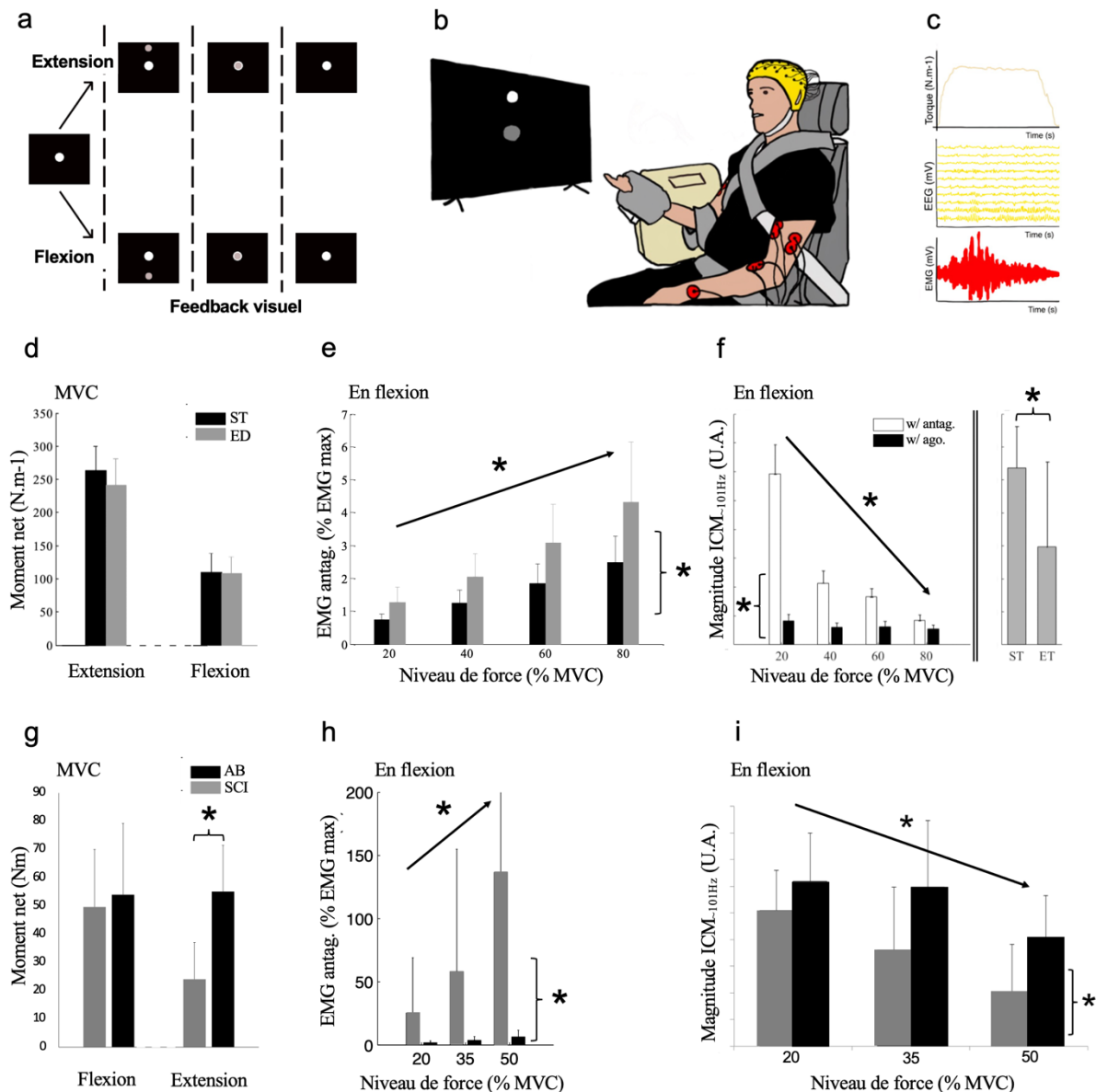


Figure 4. (a) Représentation schématique de la succession des informations au cours d'un essai. De gauche à droite, le pointeur est absent de l'écran, ce qui indique au participant qu'il doit rester au repos. Dès l'apparition du pointeur, le participant doit déplacer le pointeur vers la cible en réalisant une contraction musculaire isométrique ; en extension si le curseur apparaît au-dessus de la cible ; en flexion si le curseur apparaît en dessous de la cible. Le niveau de force requis est atteint quand le pointeur est superposé sur la cible. Disparition du pointeur à la fin de la contraction, le participant doit se relâcher en attendant le prochain essai (adaptée de Dal Maso, 2012 ; Cremoux, 2013). (b, c) Représentation schématique du setup expérimental et des données enregistrées (force, EEG et EMG). Le sujet est assis sur le fauteuil de l'ergomètre avec le genou (Dal Maso, 2012) ou le coude (Cremoux, 2013) droit fixé à l'appareil de mesure (adaptée de Tisseyre et al., 2022). (d, g) Moment de force maximal net développé lors de contractions isométriques en flexion et extension autour de l'articulation du genou ou du coude. (e, h) Activité EMG (% EMG max) des muscles antagonistes lors de flexion à différents niveaux de force sous-maximaux. (f, i) Magnitude de la CMC (U.A.) avec les muscles antagonistes dans la bande de fréquence alpha et beta. (adaptée de Cremoux et al., 2017 ; Dal Maso et al., 2017).

consistait à réaliser des contractions isométriques autour de l'articulation du coude, en flexion et en extension, selon différents niveaux de force (Figure 4). Comparativement au groupe contrôle, les résultats mettent en évidence une production de force maximale préservée en flexion mais altérée en extension pour le groupe SCI (Figure 4.g). En flexion, l'activité des muscles antagonistes (extenseurs du coude) était modulée par le niveau de force pour tous les participants mais l'intensité des activations était plus importante chez les participants SCI (Figure 4.h). De plus, l'intensité de CMC alpha avec les muscles antagonistes plus faible chez les SCI comparativement au groupe contrôle (Figure 4.i). Ces résultats ont permis de mettre en évidence le rôle des structures corticales dans la régulation des activations musculaires agonistes et antagonistes et renforcent l'idée d'une commande commune transmise à un ensemble de muscles synergistes. Chez des populations SCI, il semblerait que d'autres mécanismes neurophysiologiques du contrôle moteur puissent être mis en évidence en quantifiant la CMC, notamment la régulation corticale des mécanismes inhibiteurs spinaux (Boorman et al., 1996 ; Cremoux et al., 2016 ; Knikou & Mummidisetty, 2011; Xia & Rymer, 2005).

A l'instar de la CMC, de nombreuses études se sont portées sur les facteurs modulant l'IMC, notamment entre muscles agonistes (Chang et al., 2012 ; Charissou et al., 2016 ; Jaiser et al., 2016 ; Laine & Valero-Cuevas, 2017) ou entre muscles antagonistes (Charissou et al., 2017; Hansen et al., 2002). Pour des contractions volontaires, l'IMC est principalement observée dans la bande de fréquences bêta et elle est modulée lorsque la coordination des muscles synergiques est modifiée (Boonstra et al., 2009 ; De Marchis et al., 2015 ; Laine et al., 2021). Suite à un AVC, Delcamp et al., (2022a, 2023) ont observé une augmentation significative de l'intensité d'IMC entre les muscles agissant sur le coude, coïncidant avec une cocontraction excessive des muscles agonistes et antagonistes.

En conséquence, les mesures de cohérence cortico- et inter- musculaire pourraient être des biomarqueurs utiles pour quantifier les adaptations du contrôle moteur neuronal à des fins d'optimisation (entraînement sportif) ou suite à une altération neurologique (blessure médullaire, AVC). Les parties suivantes présentent les résultats des travaux de recherches que j'ai initié au LAMIH suite à mon recrutement en tant que maître de conférences à l'UPHF. Nous avons supposé que l'intégration des mesures de IMC comme reflet des commandes motrices

dans un modèle neuro-biomécanique permettrait d'améliorer l'estimation des efforts musculaires (thèse d'Emilie Mathieu, soutenue en 2023, que j'ai co-encadré avec Philippe Pudlo et David Amarantini). L'un des verrous méthodologiques de ce projet consistait à généraliser l'analyse temps-fréquence de la cohérence lors d'essais présentant une variabilité temporelle importante. Nous avons résolu cette contrainte méthodologique dans le cadre d'un travail mené en collaboration avec Maxime Fauvet (Fauvet et al., 2019). Enfin, dans la perspective de mesurer l'adaptation du contrôle moteur dans un cadre clinique, nous avons également évalué la reproductibilité et la sensibilité de ces mesures de cohérence aux adaptations motrices lors de protocoles longitudinaux (thèse de Dimitri Elie, soutenue en 2021, que j'ai co-encadré avec Franck Barbier).

3.2 Intégration des stratégies neurales dans un modèle neuro-biomécanique via les mesures de cohérence intermusculaire

3.2.1 Introduction

Les modèles musculosquelettiques permettent d'estimer les efforts produits par chaque muscle ou groupe musculaire mis en jeu au cours d'un mouvement. Ces modèles sont généralement conçus à partir de données anthropométriques de personnes saines et supposent un contrôle moteur « optimal » (irréaliste) des activations musculaires. Ces modèles sont principalement utilisés en milieu clinique ; *e.g.*, pour déterminer l'origine de troubles musculosquelettiques ou évaluer l'impact d'un programme de rééducation motrice (Li et al., 2009 ; Son & Kim, 2012 ; Wen et al., 2018). A la suite d'un accident ou d'une pathologie neurologique, différents paramètres anthropométriques et/ou de contrôle moteur peuvent être modifiés (Erdemir et al., 2007 ; Koo & Mak, 2005). Une altération du contrôle moteur peut être identifiée à partir des mesures de IMC (Delcamp et al., 2023). Nous avons fait l'hypothèse qu'intégrer ces informations dans un modèle musculosquelettique permettrait d'améliorer l'estimation des efforts musculaires chez les patients présentant des troubles moteurs d'origine neurologique. Dans le cadre de sa thèse, Emilie Mathieu a conçu et testé un modèle musculo-squelettique intégrant les mesures de IMC et comparé l'estimation des moments musculaires à celle d'un modèle équivalent (Amarantini & Martin, 2004).

L'estimation des efforts musculaires peut être réalisée de différentes manières (Mathieu et al., 2023). Les différents modèles existants peuvent être classés en 2 types selon la direction de résolution mise en œuvre : directe (activations musculaires → efforts musculaires) ou inverse (effort articulaire net → efforts musculaires). La qualité des estimations issues des modèles à résolution « directe » est fortement influencée par les paramètres anthropométriques donnés en entrée, tandis que la qualité des estimations des modèles à résolution « inverse » dépend de la fonction *objectif* utilisée dans la procédure d'optimisation. Cependant, même pour des populations saines, la majorité des modèles simplifie à l'excès les stratégies neurales réellement engagées en supposant un contrôle « optimal » des activations musculaires. De ce fait, aucune modélisation n'est adaptée pour prendre en compte les caractéristiques anthropométriques et physiologiques des populations neurologiques.

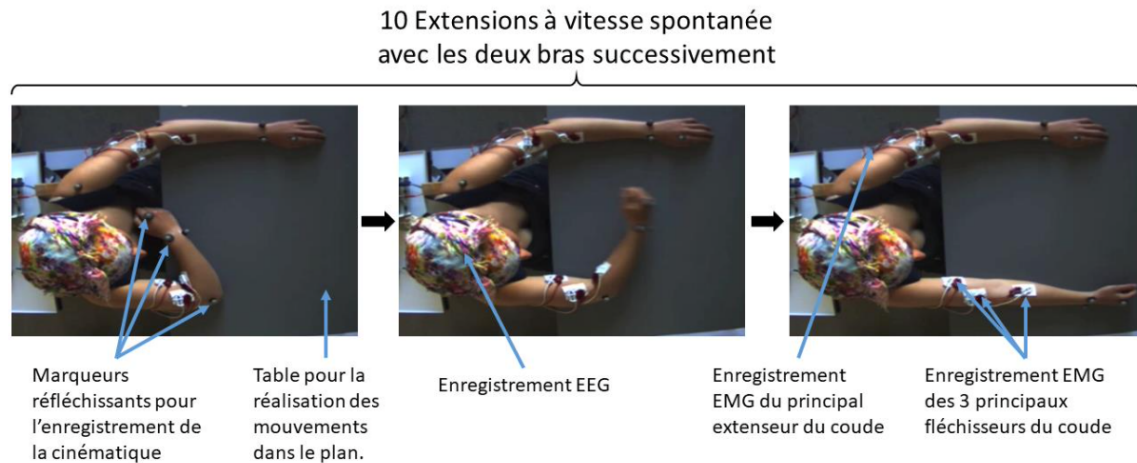


Figure 5. Illustration de la tâche motrice étudiée. Le sujet exécute ~10 extensions/flexions du coude dans le plan horizontal au-dessus d'une table pour chaque bras. Des marqueurs passifs réfléchissants disposés sur le tronc, le bras, l'avant-bras et la main permettent d'enregistrer la cinématique. Les activités électriques des muscles brachioradial, biceps brachial, brachial antérieur et triceps brachial sont enregistrées par EMG de surface. L'évaluation des activités corticales est réalisée par EEG avant puis au cours des mouvements (ces données ne sont pas utilisées dans le cadre des études présentées) (empruntée de Mathieu, 2023)

Suite à un AVC, une altération des mesures de IMC a été observée lors de contractions isométriques ou d'extension du bras (Liu et al., 2022 ; Delcamp et al., 2022). L'IMC est supposée refléter les commandes neurales communes reçues par un ensemble de muscles. Les mesures de IMC pourraient donc être particulièrement adaptées pour intégrer l'adaptation des stratégies neurales des patients neurologiques dans un modèle d'estimation des efforts musculaires. Dans le cadre de sa thèse, Émilie Mathieu a (i) développé un modèle musculosquelettique intégrant les mesures de IMC (modèle IMC) et, (ii) comparé l'estimation des moments musculaires de ce modèle à celle d'un modèle équivalent utilisant seulement l'enveloppe des signaux EMG (modèle EMG, Amarantini & Martin, 2004).

3.2.2 Méthodologie et Résultats

Le développement et l'évaluation du modèle IMC se sont appuyés sur des données expérimentales préalablement récoltées (Chalard et al., 2020 ; Delcamp et al., 2022a, 2022b; Fauvet et al., 2021). La tâche expérimentale consistait en 10 mouvements d'extension du coude, réalisés à vitesse spontanée et à vitesse maximale (Figure 5). La cinématique des mouvements, l'activité EMG du brachial antérieur (BA), biceps brachial (BB) brachioradial (BR), et du triceps brachial (TB) étaient enregistrées pendant la tâche expérimentale.

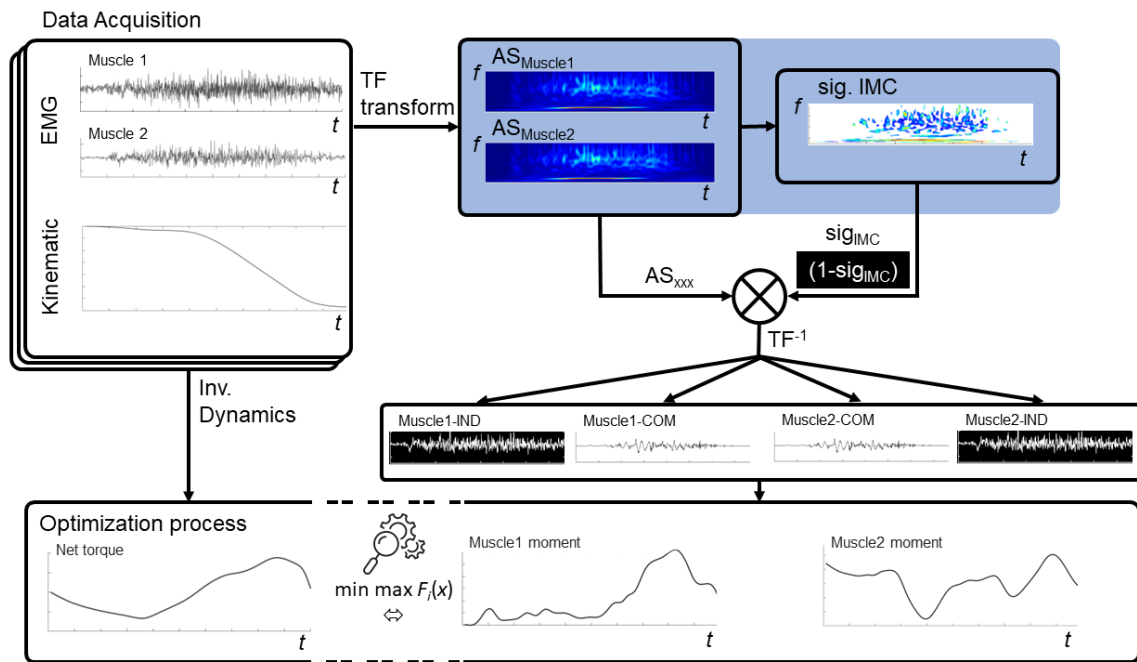


Figure 6. Représentation schématique des étapes successives de traitement des données pour le modèle IMC. Les données cinématiques sont nécessaires pour calculer les couples nets des articulations du coude. Les données EMG subissent différents traitements et sont divisées en commandes communes et indépendantes afin d'être intégrées dans le modèle avec cohérence (modèle IMC). (empruntée de Mathieu, 2023)

La Figure 6 présente les différentes étapes du modèle IMC pour estimer des moments musculaires à partir des mesures de IMC. En quelques mots, les efforts musculaires étaient estimés par une procédure d'optimisation intégrant (i) le moment de force net produit autour de l'articulation, déterminé à partir de la dynamique inverse, et (ii) les commandes neurales individuelle et commune, déterminées à partir des mesures IMC. La commande commune correspondait à la portion du signal EMG présentant une IMC significative. Inversement, la commande individuelle correspondait à la portion du signal EMG présentant une IMC non-significative. Les moments musculaires du modèle EMG étaient estimés à partir du modèle proposé par Amarantini & Martin (2004), amélioré par (Centomo et al., 2008 ; Rao et al., 2009).

Comme premier rapport quantitatif, il est intéressant de noter que le processus d'optimisation a convergé pour tous les sujets avec le modèle IMC mais n'a pas convergé pour 4 sujets avec le modèle EMG. Les données de ces sujets ont été enlevées afin de comparer les performances des deux modèles.

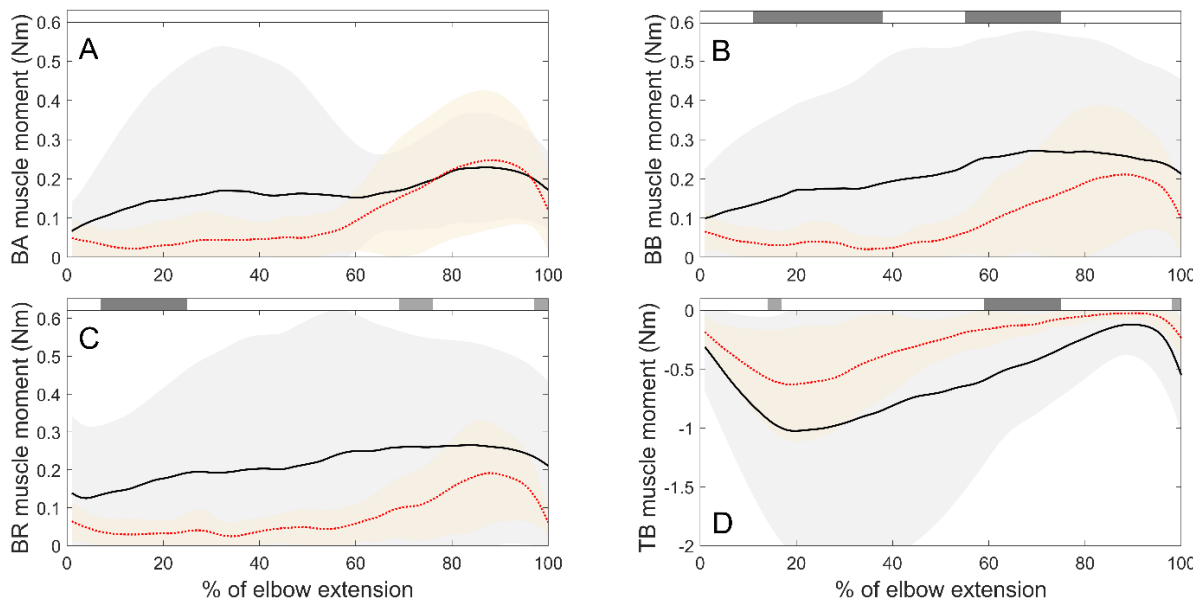


Figure 7. Moments musculaires (moyenne \pm écart type) estimés avec le modèle IMC (ligne continue grise) et le modèle EMG (ligne pointillée orange). A. Moment musculaire du brachial antérieur (BA ; A), du biceps brachial (BB ; B), brachioradial (BR, C), et du triceps brachial (TB ; D). Les différences statistiquement significatives entre les modèles sont représentées par des barres grises en haut de chaque figure. (empruntée de Mathieu, 2023)

Les moments musculaires estimés par le modèle ICM et EMG sont présentés Figure 7. L'ANOVA à mesures répétées SnPM⁴ (2 Modèles x 4 Muscles) met en évidence une interaction *Modèles x Muscles* significative. Globalement, les moments musculaires BB, BR et TA, estimés par le modèle IMC, étaient supérieurs à ceux estimés par le modèle EMG. Pendant la première partie du mouvement, tandis que le modèle EMG ne décelait aucun effort significatif des muscles BB et BR, le modèle IMC indiquait un effort significatif de l'ensemble des muscles antagonistes (BA, BB, BR), augmentant lors de la phase de décélération.

3.2.3 Discussion

Ce travail avait pour objectif d'intégrer les mesures de IMC dans un modèle musculosquelettique afin de mieux prendre en compte les stratégies motrices dans l'estimation des efforts musculaires. Nous avons développé ce modèle sur la base du modèle EMG proposé par Amarantini & Martin (2004). L'estimation des différents moments musculaires proposée par le modèle IMC semble être plus réaliste comparativement au modèle EMG. Ces résultats sont brièvement discutés ci-dessous.

⁴ statistical parametric or non-parametric mapping (SPM or SnPM) (Pataky, 2010; Pataky et al., 2015)

Bien que le modèle EMG intègre l'activité EMG de l'ensemble des muscles, et notamment des muscles antagonistes, dans la procédure d'optimisation, l'algorithme reste libre de négliger les actions musculaires antagonistes s'il n'y est pas contraint. C'est le cas pour certains sujets, où le modèle EMG ne conduit à aucun moment BB et BR significatif pendant plus de la moitié du mouvement d'extension. Ce résultat est physiologiquement irréaliste car aucun des 3 fléchisseurs du coude n'est inactif pendant l'extension du coude (Wen et al., 2018). L'utilisation de signaux EMG communs et indépendants déterminés à partir des mesures de IMC modifie la distribution du couple articulaire net en moments musculaires. L'estimation obtenue avec le modèle IMC indique une contribution significative de chacun des muscles antagonistes sur l'ensemble du mouvement et une implication plus importante en fin d'extension. Ce dernier résultat concorde avec les travaux de Wen et al. (2018) et soutient le modèle IMC. En considérant les stratégies neuronales à travers des commandes communes et indépendantes l'estimation des moments musculaires semble être physiologiquement plus réaliste.

3.3 Une nouvelle méthode pour généraliser l'analyse de la cohérence temps-fréquence entre les signaux EEG et EMG lors d'essais avec une importante variabilité intra-sujet

3.3.1 Introduction

La quantification de la cohérence repose sur la concaténation de signaux de durée identique et régulièrement espacée provenant, *e.g.*, d'essais répétés ou de la segmentation d'un seul essai (Bigot et al., 2011). Cette exigence méthodologique contraint toutefois l'utilisation des mesures de cohérence dans le cas de tâches motrices dynamiques, caractérisées par des durées inter-essais variables (Robertson et al., 2013) ou dans la comparaison de différentes populations, *e.g.*, lors de contractions dynamiques effectuées par des participants présentant une fonction motrice altérée (van Dokkum et al., 2013). En biomécanique, les observations sont préalablement normalisées temporellement sur la base d'un cycle (*e.g.*, cycle de marche, cycle de pédalage, ...) afin de s'affranchir de l'inhérente variabilité temporelle. Afin d'obtenir des essais de même « dimension temporelle », chaque essai est alors rééchantillonné (*i.e.*, modification de la fréquence d'acquisition), puis exprimé en pourcentage de cycle. Le rééchantillonnage des données peut toutefois avoir un effet désastreux sur la quantification de la cohérence s'il est appliqué tel quel dans le traitement des données.

Dans ce travail, nous avons cherché à surmonter cette limitation en normalisant temporellement les données préalablement au calcul de la cohérence. Nous avons testé l'applicabilité de cette méthode sur des données simulées puis sur les données EEG et EMG d'un patient post-AVC mesurées lors d'essais répétitifs d'une même tâche expérimentale de durées différentes.

3.3.2 Méthodologie et Résultats

Les étapes de traitement suivies pour traiter les données simulées et les adapter aux exigences de calcul de cohérence sont présentées Figure 8. Trente séries de données appariées, temporellement indépendantes, ont été simulées. Dans chaque signal, un segment central contenait des fréquences de 10 et 30 Hz pour représenter respectivement les rythmes physiologiques alpha et beta. Chaque segment d'intérêt était d'une durée variable comprise,

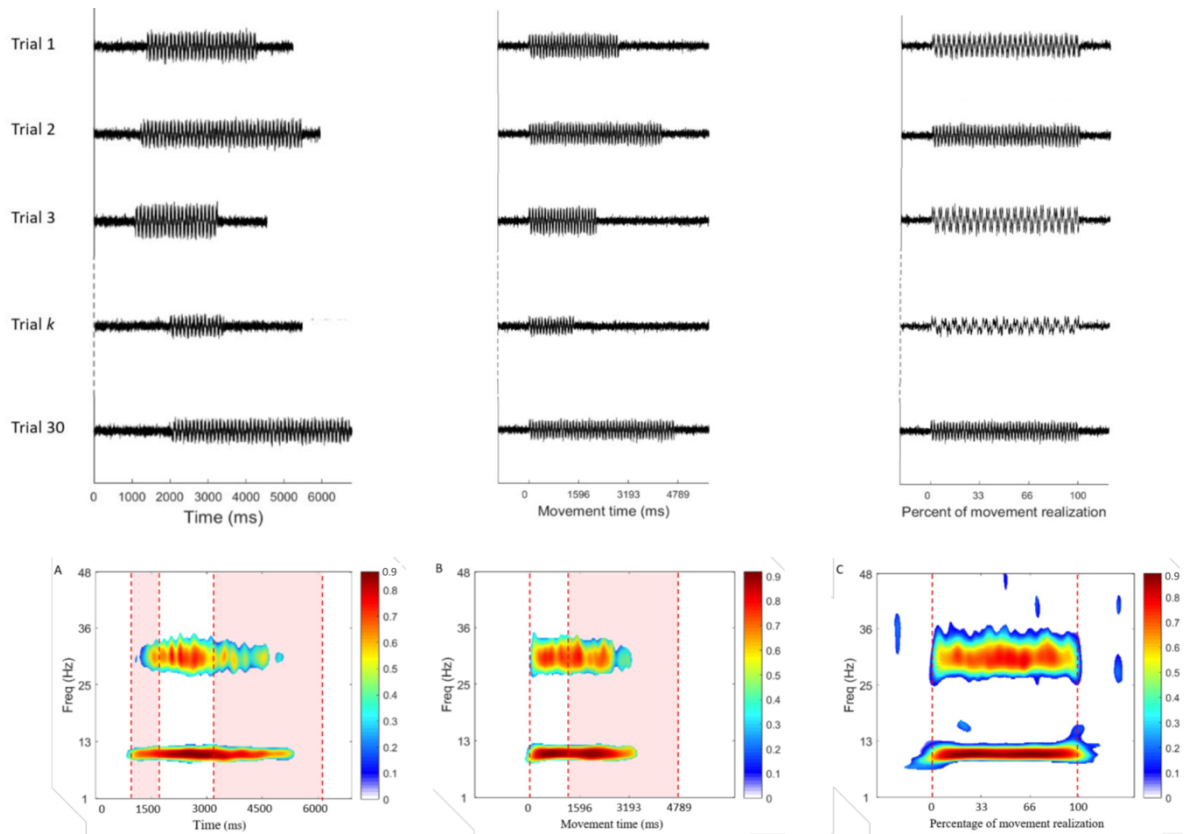


Figure 8. Étapes suivies pour traiter les données simulées et les adapter aux exigences de calcul de cohérence. Colonne de gauche : Exemple de signaux bruts simulés à 1 kHz, les longueurs minimale et maximale du segment d'intérêt sont respectivement de 1 353 points et 4 789 points. Colonne de milieu : Signaux bruts alignés 1 seconde avant le début du deuxième segment. Colonne de droite : Signaux normalisés dans le temps avec une longueur fixe de 7099 points et un taux d'échantillonnage individuel allant de 1 kHz à 3 817 Hz. Ligne du bas : Cartes temps-fréquence de la CMC calculées à partir des signaux bruts (A), des signaux alignés (B) et des signaux normalisés dans le temps (C). Les valeurs non significatives sont blanchies. La zone ombrée en rouge représente la plage de variabilité du début et de la fin du mouvement. Le début et la fin du mouvement sont délimités par des lignes rouges en pointillés dans les colonnes du milieu et de droite. (adaptée de Fauvet et al., 2019).

entre 1,35 s et 4,78 s, équivalent à la durée d'un mouvement de flexion-extension du coude chez un patient AVC (Chalard et al., 2018).

Les signaux étaient préalablement « alignés » sur le début du segment d'intérêt. Un bruit blanc gaussien était ajouté à la fin du signal aligné de chaque essai pour correspondre à la durée de référence (Figure 8). Les signaux « normalisés » ont été obtenus en suréchantillonnant les signaux « alignés » afin de traiter les différentes durées du segment d'intérêt entre les essais. Le rééchantillonnage était individualisé pour chaque essai afin que la durée normalisée du segment d'intérêt soit de « longueur » égale pour tous les essais (exprimée en pourcentage de mouvement réalisé ; Figure 8).

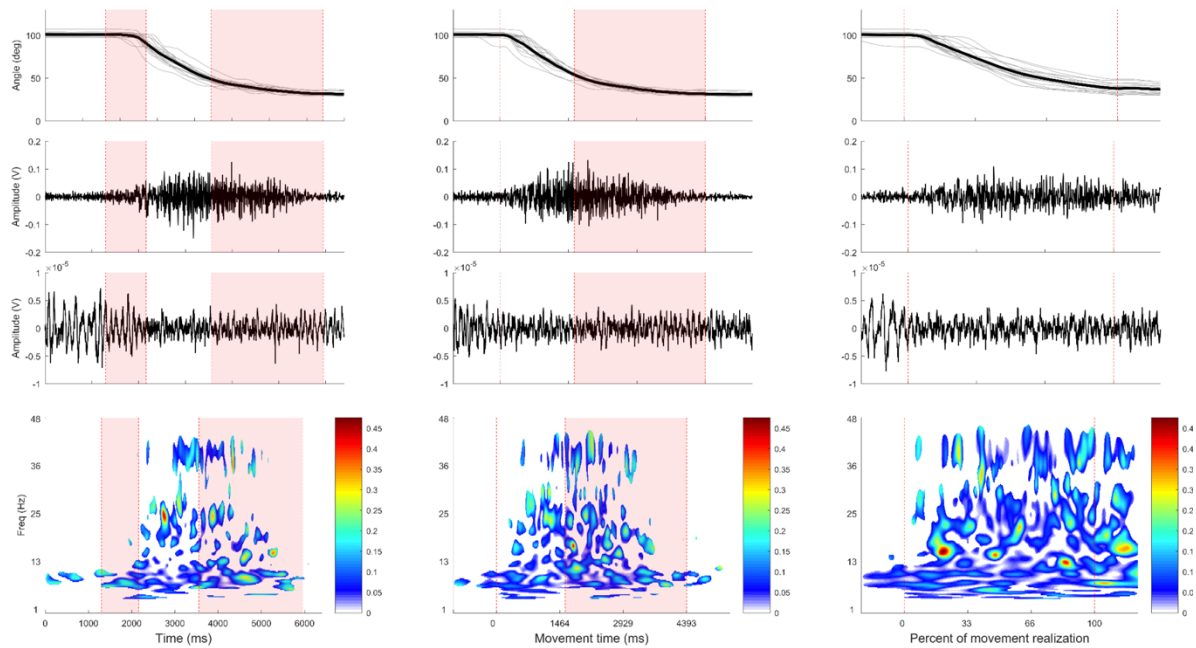


Figure 9. Application des différents pré-traitements sur les données ($n = 17$ essais) d'un participant post-AVC réalisant des extensions de bras. Colonne de gauche : signaux bruts. Colonne du milieu : signaux alignés. Colonne de droite : signaux normalisés. La rangée supérieure contient la cinématique du mouvement (moyenne en noir et essais individuels en gris), la deuxième rangée contient le signal EMG moyen, la troisième rangée le signal EEG moyen et la rangée inférieure contient les cartes temps-fréquence de CMC. Les différentes positions de début et de fin de mouvement dans les signaux bruts et alignés se trouvent dans la zone ombrée en rouge. Le début et la fin du mouvement sont délimités par des lignes rouges en pointillés dans les colonnes du milieu et de droite. (adaptée de Fauvet et al., 2019).

Concernant les données simulées (Figure 8), un niveau de CMC significatif est mesuré soit quelle que soit la normalisation temporelle réalisée. Les bornes temporelles sont toutefois plus précises pour les signaux « normalisés » comparativement aux signaux « bruts » et « alignés ». L'amplitude de la CMC dans les bandes de fréquence alpha et bêta était plus élevée suite au prétraitement des signaux « normalisés dans le temps » ($0,86 \pm 0,06$ et $0,72 \pm 0,11$ pour alpha et bêta, respectivement) comparativement aux signaux « alignés » ($0,81 \pm 0,18$ et $0,66 \pm 0,21$ pour alpha et bêta, respectivement) ou « bruts » ($0,68 \pm 0,22$ et $0,52 \pm 0,29$ pour alpha et bêta, respectivement).

Concernant les données du sujet post-AVC effectuant des mouvements d'extension du coude à une fréquence spontanée (Figure 9). L'amplitude de la CMC dans la bande alpha est de $0,09 \pm 0,06$ pour les signaux « bruts », $0,07 \pm 0,05$ pour les signaux « alignés » et $0,05 \pm 0,03$ pour les signaux « normalisés dans le temps ». La CMC dans la bande bêta est nulle pour les signaux « bruts » alors qu'elle est de $0,18 \pm 0,05$ pour les signaux « alignés » et $0,16 \pm 0,04$ pour les signaux « normalisés dans le temps ». Comme pour les données simulées, la détection de CMC est moins importante pour les signaux « bruts » et est peu cohérente dans le temps pour les

signaux « bruts » et « alignés ». Il est remarquable de constater que la variabilité de la CMC diminue après chaque étape de traitement appliquée aux données.

3.3.3 Discussion

Que les données soient simulées ou issues d'une expérimentation, les résultats montrent que la normalisation temporelle proposée est une étape de pré-traitement nécessaire et efficace pour la détection et la quantification de la cohérence temps-fréquence en présence d'une base de données présentant une forte variabilité de durée entre les essais. La méthode proposée surmonte une limitation majeure à la généralisation de l'analyse de cohérence temps-fréquence dans divers protocoles impliquant des essais répétitifs de durées différentes, et offre également l'avantage de pouvoir être utilisée pour la quantification de la magnitude de cohérence cortico- ou inter- musculaire lors de protocole expérimentaux impliquant des tâches motrices.

3.4 Les mesures de cohérence électrophysiologiques sont-elles sensibles aux adaptations motrices lors de protocoles longitudinaux

3.4.1 Introduction

Les mesures de CMC et d'IMC pourraient être des biomarqueurs particulièrement adaptés pour traquer la réorganisation du contrôle moteur lors de protocoles de réhabilitation cliniques. De fait, il semble opportun de tester leur qualité métrologique. Notre revue de la littérature sur le sujet ne nous a permis d'identifier que trois études sur le sujet, rapportant une faible reproductibilité inter-sessions (Gennaro & Bruin, 2020 ; Pohja et al., 2005 ; Van Asseldonk et al., 2014). Deux de ces études se sont cependant intéressées à des contractions dynamiques, actions motrices réduisant l'identification et la qualité des mesures CMC et d'IMC. Par ailleurs, la CMC et l'IMC ont été quantifiées à partir de la méthode « standard » présentant certaines limitations (Bigot et al., 2011). La nouvelle méthode proposée par Bigot et al. (2011) améliore la détection et la quantification de la CMC et de l'IMC, et pourrait donc offrir une meilleure reproductibilité des mesures de CMC et d'IMC ainsi qu'un meilleur suivi de la réorganisation du contrôle moteur. Cette question de recherche a été abordée dans le cadre du travail de thèse de Dimitri Elie que j'ai co-encadré avec Franck Barbier, en collaboration avec Ghassan Ido. Dans ce travail, nous avons évalué la reproductibilité et la sensibilité des mesures de CMC et d'IMC aux adaptations fonctionnelles induites par un entraînement sportif, en prérequis à une expérimentation clinique.

Les caractéristiques de l'entraînement ont été déterminées sur la base des recommandations de la Haute Autorité de Santé (HAS), décrites dans le rapport : « Accident vasculaire cérébral : méthodes de rééducation de la fonction motrice chez l'adulte » (HAS, 2012). Ce rapport indique que (i) la prise en charge dès les premiers mois post-AVC et la fréquence des interventions sont déterminantes dans la récupération motrice des patients ; (ii) l'impact fonctionnel du renforcement musculaire aux phases aiguë et chronique est encore méconnu ; (iii) la fatigabilité est un facteur à prendre en considération dans les séances. Les entraînements à force maximale (Heggelund et al., 2013 ; Hill et al., 2012 ; Tøien et al., 2018 ; Wang et al., 2017) sont optimaux pour augmenter rapidement la production de force volontaire maximale. Ils se caractérisent par une intensité de contraction presque maximale associée à un faible nombre de répétitions et de séries (Hoff et al., 2007 ; Wang et al., 2010).

Ces augmentations de force musculaire ont été observées après seulement trois semaines d'entraînement chez le sujet sain et chez le patient (Fimland et al., 2010 ; Wang et al., 2017). L'entraînement à force maximale représente donc un paradigme expérimental particulièrement pertinent pour mesurer la qualité des mesures CMC et IMC à traduire les adaptations neurophysiologiques induites par l'entraînement.

Afin d'évaluer la reproductibilité et la sensibilité des mesures de cohérence, nous avons élaboré un plan expérimental sur 4 semaines. La première semaine, permettait d'évaluer la reproductibilité intra- et inter- sessions des mesures de CMC et d'IMC dans les bandes de fréquence alpha et beta entre deux sessions expérimentales distinctes. Les 3 semaines suivantes comprenaient les séances d'entraînement de force afin de quantifier l'altération des mesures de CMC et d'IMC lors d'un entraînement de force de 3 semaines. Nous avons supposé que l'augmentation de la production de force maximale induite par l'entraînement de force induirait une modulation des mesures de CMC et d'IMC.

3.4.2 Méthodologie et résultats

13 participants ont accepté de participer à cette expérimentation. La chronologie du protocole expérimental est présentée Figure 10. Le protocole comprenait 9 séances d'entraînement à force maximale et 4 sessions expérimentales réparties sur 4 semaines.

L'entraînement était conçu pour développer la force maximale des participants en flexion plantaire. Le cœur de la séance comprenait 4 séries de 4 contractions isométriques de 7s à intensité maximale (*i.e.*, $90 \pm 5\%$ MVC du jour).

4 sessions « expérimentales » étaient intercalées entre les séances d'entraînements : 2 sessions réalisées avant le premier entraînement (PRE, CTR) séparées d'une semaine, 1 session MID et 1 session POST après la première et la dernière semaine d'entraînement respectivement. La tâche expérimentale comprenait 3 séries de 20 contractions isométriques en flexion plantaire à 20 % de la MVC enregistrée pendant la session PRE (T_0) et 20 contractions isométriques à 20 % de la MVC du jour (T_i , PRE, CTR, MID, POST). La production de force, l'activité EMG du Triceps Sural (TS, composé des muscles Gastrocnémus Medialis (GM), Gastrocnémus Lateralis (GL) et Soleus (SO)) et du Tibial Antérieur (TA) et l'activité EEG étaient enregistrées à chaque session expérimentale.

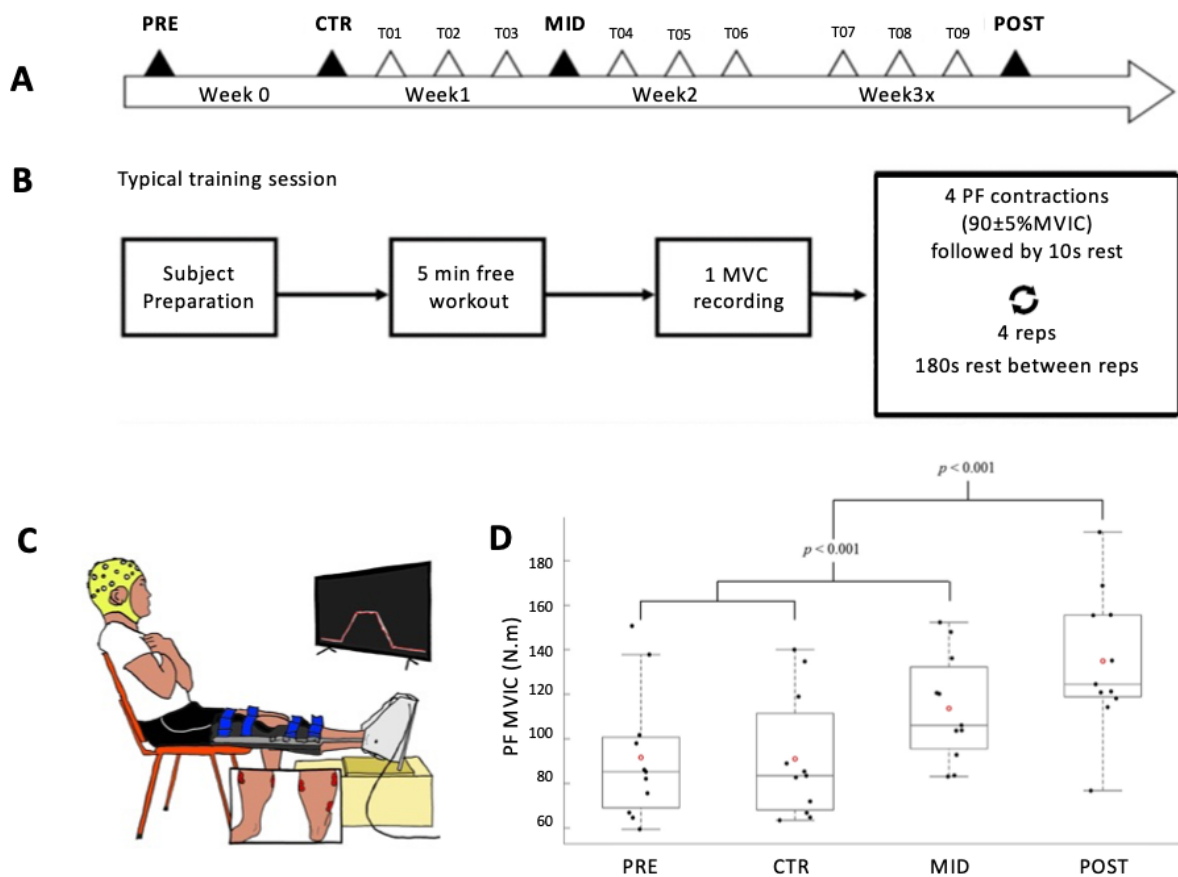


Figure 10. **(A)** Chronologie de l'expérimentation incluant les séances expérimentales (PRE, CTR, MID et POST (triangles noirs) et les séances d'entraînement (T ; triangles blancs). **(B)** Progression d'une séance d'entraînement. **(C, de gauche à droite)** Setup expérimental pendant la séance d'évaluation. **(D)** Evolution de la production de force maximale avec le temps. (adaptée de Elie, 2021).

La reproductibilité des mesures de cohérence était évaluée entre les séances PRE et CTR par l'*Intraclass Correlation Coefficient* (ICC) et le *Minimal Detectable change* (MDC) avec un niveau de confiance à 95% (MDC95), à savoir la variation d'amplitude minimale pour attribuer un résultat statistique à une réelle différence (Dontje et al., 2018 ; Villepinte et al., 2019). Notons ici que la production de force maximale était similaire entre les deux séances expérimentales. Les résultats montrent que l'ICC des mesures de CMC et d'IMC varie de manière importante (min. : -0.87, max. : 0.99), exprimant une reproductibilité allant de « faible » à « excellente », que cela soit en intra et en inter-sessions. Les %MDC95 associés sont également très variables et atteignent des valeurs extrêmement élevées (min. : 40.84 %, max. : 630.57 %). En inter-sessions, les mesures présentant un ICC excellent (i.e., $ICC \geq 0.9$) sont peu convaincantes. La CMC β TA présente un ICC allant de 0.35 à 0.93 selon le niveau de force (pourtant équivalent) tandis que les IMC α TA-GM et IMC β TA-GL présentent des %MDC95 importants (%MDC95 $\geq 107,63\%$).

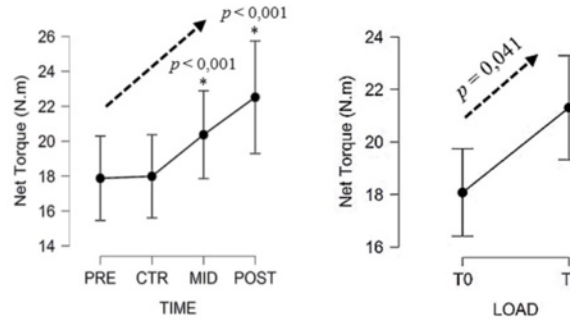


Figure 11. (gauche) Moment de force net pour chaque session expérimentale (PRE, CTR, MID, POST) moyenné sur les deux niveaux de force. (Droite) Moment de force net pour chaque niveau de force (T0, T1) moyennés sur l'ensemble des sessions expérimentales. (adaptée de Elie, 2021).

La sensibilité des mesures de cohérence était testée par l'effet de l'*Entrainement*. Dès la première semaine d'entraînement, la production de force maximale était significativement augmentée (Figure 10). Il est peu probable que ce résultat soit lié à la découverte de la tâche expérimentale puisqu'aucune différence n'a été révélée entre les MVC des sessions PRE et CTR. Conséquemment, une interaction *Entrainement x Niveau de de Force* était observée sur le moment de force produit lors des contractions sous-maximales (Figure 11).

Au niveau musculaire, des résultats relativement similaires étaient observés sur l'activité des muscles agonistes et antagonistes (Figure 12). Une interaction *Entrainement x Niveau de de Force* était observée sur l'activité des muscles agonistes tandis que les effets de l'*Entrainement* et du *Niveau de force* était observé séparément sur l'activité des muscles antagonistes. Toutefois, l'observation des données suggère qu'au fur et à mesure de l'entraînement, l'activité musculaire diminuait pour les contractions au niveau de force T0 et restait constante pour les contractions à un niveau de force T1.

Concernant l'ensemble des mesures de cohérence électrophysiologique (CMC et IMC), seule la magnitude des IMC-beta GM-GL et IMC-beta TA-SO était significativement modulée par l'*Entrainement* (Figure 13).

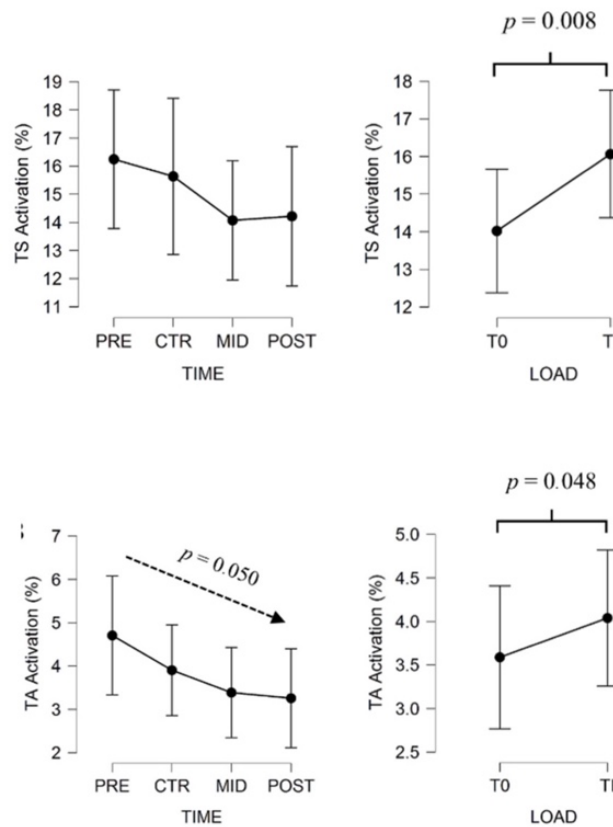


Figure 12. Activations musculaires moyennes du TS (haut) et TA (bas) moyennées sur les deux niveaux de force (gauche) ou sur l'ensemble des sessions expérimentales (droite). (adaptée de Elie, 2021).

3.4.3 Discussion

Ce travail avait pour double objectif d'évaluer la reproductibilité et la sensibilité des mesures de cohérence pour traquer les adaptations du système nerveux induites par un entraînement de force. La reproductibilité intra- et inter- session des mesures de cohérences CMC et IMC était évaluée avant le début de l'entraînement. Nos résultats ont mis en évidence une grande variabilité dans la reproductibilité des mesures de cohérences. En suivant, les participants ont effectué un protocole d'entraînement à force maximale permettant d'augmenter leurs productions de force maximale. En conséquence, l'activité des muscles agonistes et antagonistes nécessaire pour maintenir le niveau de force sous-maximal diminuait au fur et à mesure de l'entraînement. Pourtant, parmi l'ensemble des mesures de cohérence, seules deux mesures d'IMC étaient modulées par l'entraînement. Ces résultats sont brièvement discutés en suivant.

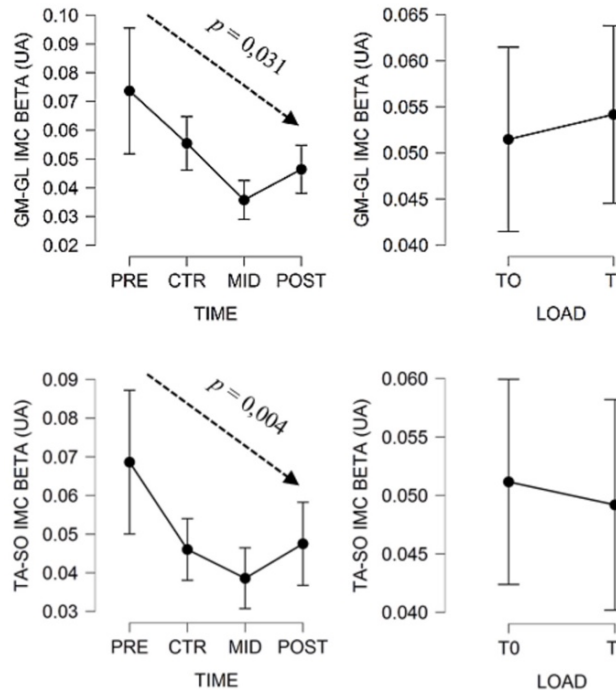


Figure 13. Magnitude des IMC beta GM-GL (haut) et IMC beta TA-SO (bas) moyennées sur les deux niveaux de force (gauche) ou sur l'ensemble des sessions expérimentales (droite). (adaptée de Elie, 2021).

La reproductibilité intra- et inter- sessions des mesures de CMC et d'IMC était évaluée lors de deux sessions expérimentales réalisées à une semaine d'intervalle préalablement à l'entraînement de force. Aucune différence dans la réalisation de la tâche motrice n'était observée entre les sessions expérimentales. L'ensemble des mesures d'ICC était cependant très variable, allant de faible à excellente, à la fois en intra- et en inter- sessions, et associées à des %MDC95 extrêmement importants. Malgré, l'utilisation d'une nouvelle méthode de quantification, nos résultats sont en accord avec la littérature (Gennaro & Bruin, 2020 ; Pohja et al., 2005 ; Van Asseldonk et al., 2014) et, comme Van Asseldonk et al. (2014) le concluent, « bien que la cohérence [...] soit un outil simple à utiliser et suffisamment fiable pour quantifier la neuroplasticité induite par l'intervention, les effets importants nécessaires pour révéler un changement réel limitent son utilisation pratique ».

La sensibilité au changement des mesures de CMC et d'IMC était testée par l'effet de l'entraînement. Comme attendu, la production de force maximale croissait dès le début des séances entraînement. En conséquence, lors des contractions sous-maximales un effet du niveau de force (T_0 , T_1) était observé sur la force produite et l'activité musculaire. La production de force, équivalente lors des deux premières sessions expérimentales, augmentait pour le niveau de force T_1 lors des sessions d'évaluations MID et POST. A l'inverse,

l'activité musculaire nécessaire pour maintenir le niveau de force sous-maximal To diminuait au fur et à mesure de l'entraînement. Concernant les mesures de cohérence, l'entraînement induisait une diminution des mesures d'IMC-beta GM-GL et d'IMC-beta TA-SO. D'une manière générale, ces résultats sont en accord avec la littérature indiquant une IMC plus faible chez des athlètes comparativement à des participants non-entraînés (Charissou et al., 2016 ; Walker et al., 2019). Toutefois, la reproductibilité (modérée) et le %MDC95 (important) de ces mesures invitent à la prudence⁵. Dans la littérature, l'effet de l'entraînement sur les mesures de cohérence est principalement observé dans des expérimentations *inter-* groupes ; le groupe « entraîné » se définit alors par des années de pratique (Dal Maso et al., 2017 ; Ushiyama et al., 2010). A l'époque, seule l'étude Walker et al. (2019) présentait des résultats *intra-* groupe sur les mesures d'IMC, évaluant l'effet d'un entraînement de force de 14 semaines. Toutefois, la conclusion de leur article, traduite ci-après, va dans le sens de nos observations. « *La signification fonctionnelle de la cohérence intermusculaire reste floue, puisque la cohérence au sein de différentes bandes de fréquences n'explique aucune des variances dans les modèles de régression pour la force maximale ou la stabilité de la force [...].* ».

⁵ A toutes fins utiles, rappelons ici que les ICC inter- sessions (et la MDC95 associée) de l'IMC-beta GM-GL et de l'IMC-beta TA-SO étaient au mieux de 0.54 (214.23 %) et de 0.66 (197.33 %), indiquant une reproductibilité modérée avec un %MDC95 important.

3.5 Conclusion et Perspectives

Cette première partie illustre l'approfondissement d'un travail méthodologique visant à préciser les propriétés et l'applicabilité de la CMC et de l'ICC comme biomarqueurs de la motricité saine et altérée.

Avec Fauvet et al. (2019), nous avons généralisé la méthode de quantification de la cohérence afin de pouvoir l'appliquer à des actions motrices de durée variable. Cette méthode a été utilisée dans le travail de thèse de Mathieu (2023) pour développer un modèle neuro-biomécanique d'estimation des efforts musculaires intégrant les commandes motrices communes et individuelles identifiées à partir de la IMC. Comparativement à un modèle intégrant uniquement l'activité EMG, les résultats obtenus avec le modèle neuro-biomécanique montrent une amélioration de la quantification des efforts musculaires. A court terme, il est envisagé d'utiliser ce modèle afin d'évaluer la modification des stratégies motrices chez les patients cérébrolésés après injection de toxine botulique. Les données ont déjà été récoltées dans le cadre d'études précédentes (Chalard et al., 2020; Delcamp et al., 2022).

Toutefois, un travail méthodologique reste à accomplir afin de rendre les mesures de cohérence plus reproductibles et sensibles aux adaptations fonctionnelles induites par un entraînement ou un protocole de réhabilitation. En effet, bien que la méthode de quantification de la cohérence ait été optimisée par Bigot et al. (2011), les travaux d'Elie (2021) montrent que les mesures de CMC et d'IMC restent d'une reproductibilité insuffisante pour être appliqué dans un contexte clinique. Afin d'améliorer la qualité de ces mesures, une perspective intéressante serait de déterminer *(i)* la communication des commandes motrices au travers de la cohérence cortico-synergie musculaire (Zandvoort et al., 2019) ou *(ii)* la « direction » de la cohérence cortico-musculaire par le biais des analyses de cohérence partiellement dirigée ou de causalité (Schelter et al., 2006 ; McManus et al., 2013 ; Vecchio et al., 2008). Ces méthodes complémentaires permettraient de mieux distinguer les flux d'informations efférents et afférents dans le contrôle de l'action motrice.

4 Perception : De la perception des capacités d'action à l'influence de l'action sur la perception

4.1 Historique, rationnel et objectif

L'action motrice est le résultat d'un grand nombre de processus, dont le premier est la perception, visuelle plus particulièrement. L'étude de la perception visuelle orientée vers l'action a débuté à la fin de mon doctorat, dans le cadre de la collaboration avec Yannick Daviaux sous la co-direction de Thibault Deschamps et Christophe Cornu, et s'est approfondi avec mon intégration au laboratoire CerCo qui est spécialisé dans l'étude de la perception visuelle.

Dans la littérature, il est largement accepté que la perception de notre environnement et de notre état somatosensoriel contribue à l'élaboration et au contrôle des actions motrices. Différents modèles théoriques ont été proposés pour représenter ce couplage perception-action (Ridderinkhof, 2014). Au-delà du débat théorique, considérons ici que le couplage des informations perceptives et motrices est essentiel à la réalisation d'une action motrice efficace. En effet, une détérioration du couplage perception-action, illustrée par un décalage entre la performance perçue et la performance réelle d'une tâche motrice donnée, est rapportée dès lors que l'état somatosensoriel des individus est altéré (Bhalla & Proffitt, 1999 ; Daviaux et al., 2014 ; Hackney & Cinelli, 2013). Les corrélats cérébraux associés à la dégradation du couplage perception-action sont encore largement méconnus, en dépit de son importance dans les domaines de la santé (Higuchi et al. 2009 ; Smith et al. 2011 ; Sakurai et al. 2013) et de la performance sportive (Pijpers et al. 2007).

Une action motrice peut être distinguée en deux différentes phases, séparées par l'initiation de l'action (Cruikshank et al. 2012). D'abord, la phase de *préparation* du mouvement, pendant laquelle le but de l'action est visible mais aucune intention d'agir n'est formulée, suivie de la phase d'*exécution* du mouvement, pendant laquelle le couplage des informations perceptives et motrices est constamment actualisées jusqu'à ce que le but de l'action soit atteint.

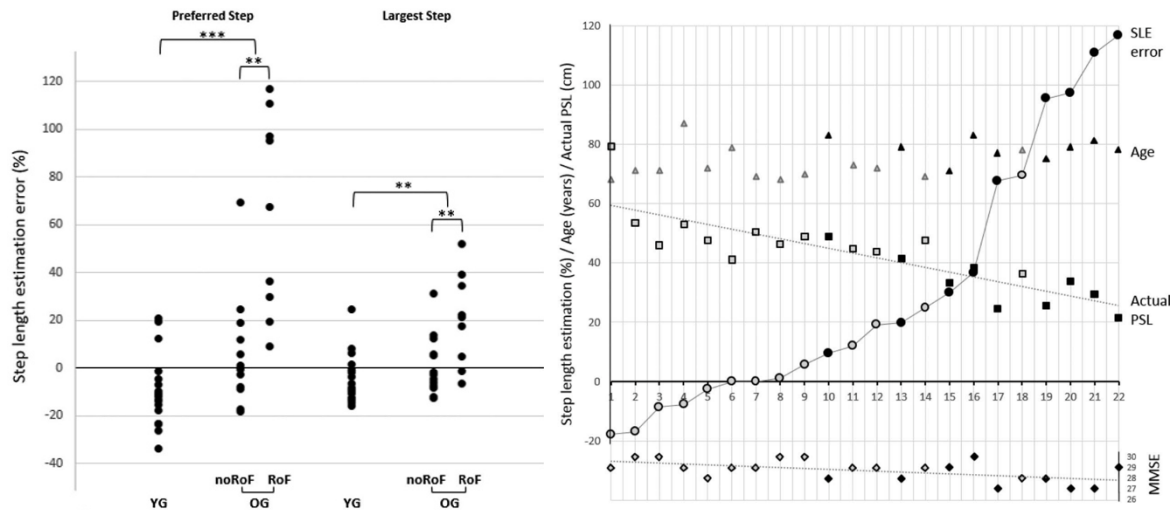


Figure 14. (gauche) Moyenne de l'erreur d'estimation de la longueur du pas (SLE) pour le groupe jeunes (YG) et âgés (OG). Les participants du groupe des plus âgés ont été divisés en deux sous-groupes : ceux sans risque accru de chute (OG-noRoF) et ceux avec un risque accru de chute (OG-RoF). [*** $p < 0,001$, ** $p < 0,01$]. (droite). SLE des participants les plus âgés, classées par ordre croissant pour leur pas préféré. Les données individuelles représentées par des marqueurs noirs étaient celles des participants avec une RoF augmentée. La figure montre que l'erreur SLE était significativement et négativement liée à la fois à la longueur réelle du pas (Actual PSL) et au score MMSE (Mini-Mental State Examination ; Folstein et al., 1975) des participants. (adaptée de Caffier et al., 2019)

Pendant la phase de préparation du mouvement, il est généralement admis que le cerveau simule les conséquences possibles (prédiction des retours sensoriels) sur la base de modèles d'actions internes (Jeannerod, 1994 ; Wolpert et al., 1995). Ces modèles doivent cependant être actualisés pour prendre en compte les adaptations motrices, *e.g.*, réduction de la longueur de pas chez les personnes âgées (Aboutorabi et al., 2016 ; Mbourou et al., 2003). Certaines études suggèrent que l'incapacité à mettre à jour les modèles d'actions internes avec l'avancée en âge dégraderait le couplage perception-action, et augmenterait les risques de chute (Lafargue et al., 2013). Dans le cadre du travail de thèse de Delphine Caffier (2018), nous avons testé l'effet de l'âge sur la perception de la longueur du premier pas pour initier la marche (Caffier et al., 2019). Comparativement à la longueur réelle du premier pas, les résultats indiquent une surestimation des performances⁶ pour le groupe âgé comparativement au groupe jeune (Figure 14).

En distinguant les participants âgés selon leur risque de chute (Tinetti, 1986), seuls les participants à risque de chute présentaient une surestimation des capacités motrices. Ces résultats soutiennent l'idée que les représentations internes des capacités motrices des

⁶ Différence entre la longueur de pas estimée et réelle, normalisée par la longueur de pas réelle.

personnes âgées, notamment celles à risque de chute, ne sont pas suffisamment actualisées et pourraient participer au risque de chute des participants.

De nombreux modèles neurocognitifs ont été proposées pour décrire les structures corticales impliquées dans le couplage perception-action (Ridderinkhof, 2014). Ces modèles supposent que le couplage perception-action mobilise le réseau cortical visuomoteur. L'échange d'informations multimodales entre les régions prémotrices et postéro-pariétales permettrait la représentation sensorimotrice du corps des individus et leur perception de l'environnement (Graziano & Botvinick, 2002 ; Thurm et al., 2011). Par ailleurs, Bartolo et al. (2014) ont montré que l'estimation des capacités d'action implique les structures corticales de la motricité. Il est supposé que les modulations de l'activité EEG ~ 6 Hz (thêta) reflètent la communication au sein de ce réseau cortical (Klimesch, 1999 ; Bland & Oddie, 2001 ; Caplan et al., 2003). Une augmentation de la puissance spectrale EEG en thêta enregistrée au-dessus des aires motrices et pariétales pourrait refléter les processus de planification motrice, *i.e.*, la simulation des conséquences possibles sur la base de modèles d'actions internes (Cruikshank et al., 2012). Dans le cadre du travail de thèse de Daviaux (2015), nous avons conçu un protocole expérimental pour évaluer les processus neuronaux associés à l'altération de la perception des capacités d'action (Figure 15). Pour les participants, la tâche expérimentale consistait à estimer leur capacité à attraper un verre brièvement présenté à différente distance dans une condition contrôle (CTL) et dans une condition d'anxiété (ANX ; tâche de restriction respiratoire inspirée de Graydon et al. ; 2012). Le verre était présenté dans un dispositif expérimental similaire à celui d'Oliveira et al. (2012), permettant de distinguer la temporalité de chacun des évènements⁷ (Figure 15). Toutes les positions étaient présentées aléatoirement 150 fois (soit 5 séries de 30 essais) pour chaque condition (CTL et ANX). L'activité EEG des participants était enregistrée tout au long de l'expérimentation. Les performances individuelles étaient modélisées pour chaque condition à partir de courbes psychométriques afin de déterminer le point d'égalité subjective (Dmax) et le seuil de discrimination (ici, déterminée par la pente de la fonction psychométrique).

Les résultats montrent une réduction significative du point d'égalité subjective et du seuil de discrimination en situation d'ANX comparativement à la situation CTL. En situation d'anxiété,

⁷ Ce dispositif permettait de présenter des situations visuomotrices variables (manipulation de la position du verre dans le cas présent), où la disponibilité visuelle du stimuli était discrétisée avec des temps de présentation congruent (300 ms) avec les processus neuronaux étudiés dans ce travail.

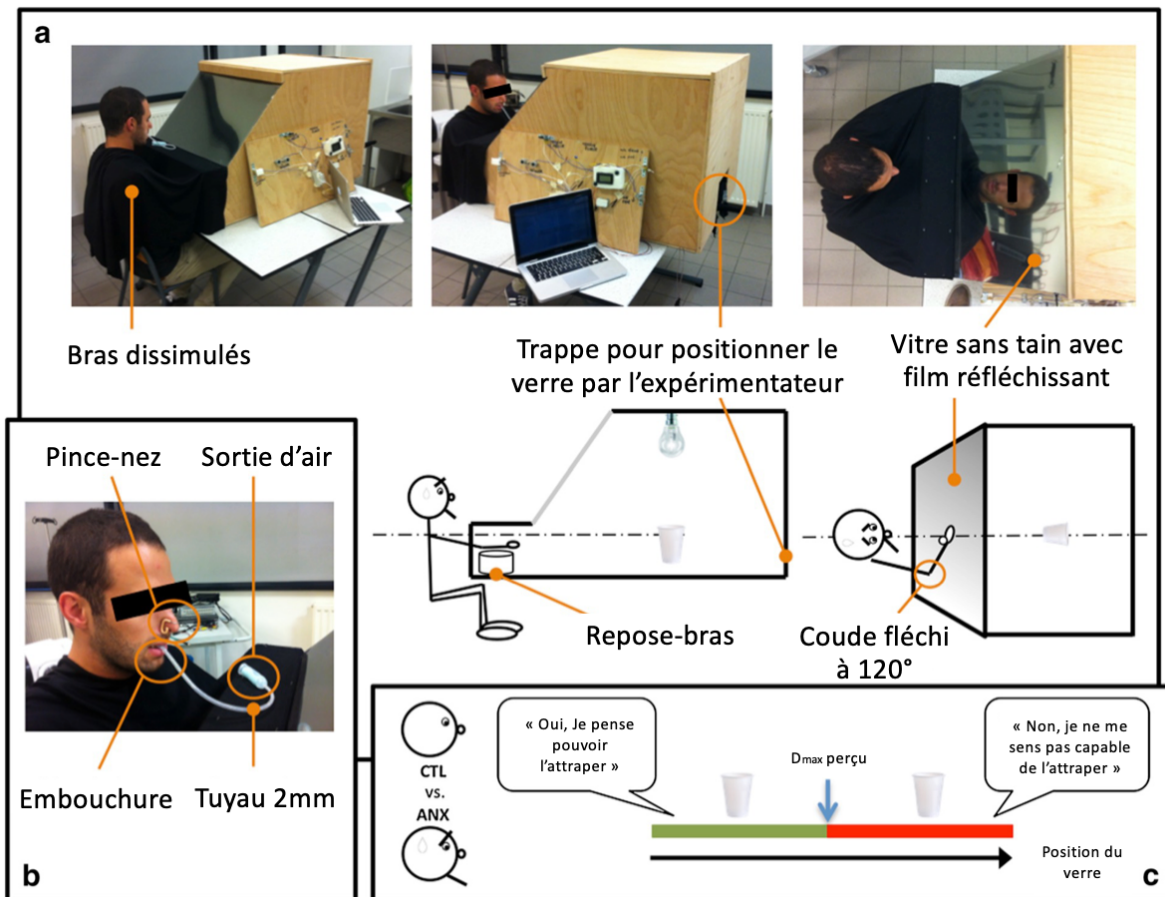


Figure 15. (a) La position des participants était standardisée lorsqu'ils se tenaient devant notre système BIO (adaptation du système BIO d'Oliveira et al., 2012). b Pour induire l'anxiété, les participants devaient continuellement respirer à travers un dispositif de restriction respiratoire constitué d'un embout buccal, d'un tuyau de 2 mm et d'une sortie d'air, tout en portant un pince-nez. (c) Le D_{max} perçu est considéré comme la distance maximale que le participant estime pouvoir atteindre et saisir le verre, et est comparé entre la condition de contrôle (CTL) et la condition de restriction respiratoire (ANX). (adaptée de Daviaux et al., 2016).

les participants étaient (i) moins aptes à discriminer leurs capacités d'actions et (ii) s'estimaient moins capables d'atteindre le verre (Figure 16).

Nous avons supposé que la sous-estimation des capacités d'action dans la condition ANX serait associée à une altération du réseau cortical sensorimoteur. Pour tester cette hypothèse, nous avons quantifié et comparé la puissance spectrale des signaux EEG enregistrés au-dessus des régions motrices, controlatérale et ipsilatérale, et postéro-pariétales entre les deux conditions. La Figure 17 présente les principaux résultats mis en évidence par l'analyse statistique. Une baisse du niveau de désynchronisation fast- α -EEG a été mesurée dans la condition ANX au-dessus de la région postéro-pariétale. Ce résultat pourrait illustrer un transfert des ressources attentionnelles, redirigées vers un éventuel stimulus menaçant (Eysenck et al. 2007).

Les résultats issus de ces deux travaux de thèse (Caffier, 2018 ; Daviaux 2015) soutiennent l'idée que la perception de l'environnement est dynamique. Ce couplage perception-action peut être altéré par l'âge ou par la modification de l'état interne du sujet (e.g., dans une situation de stress).

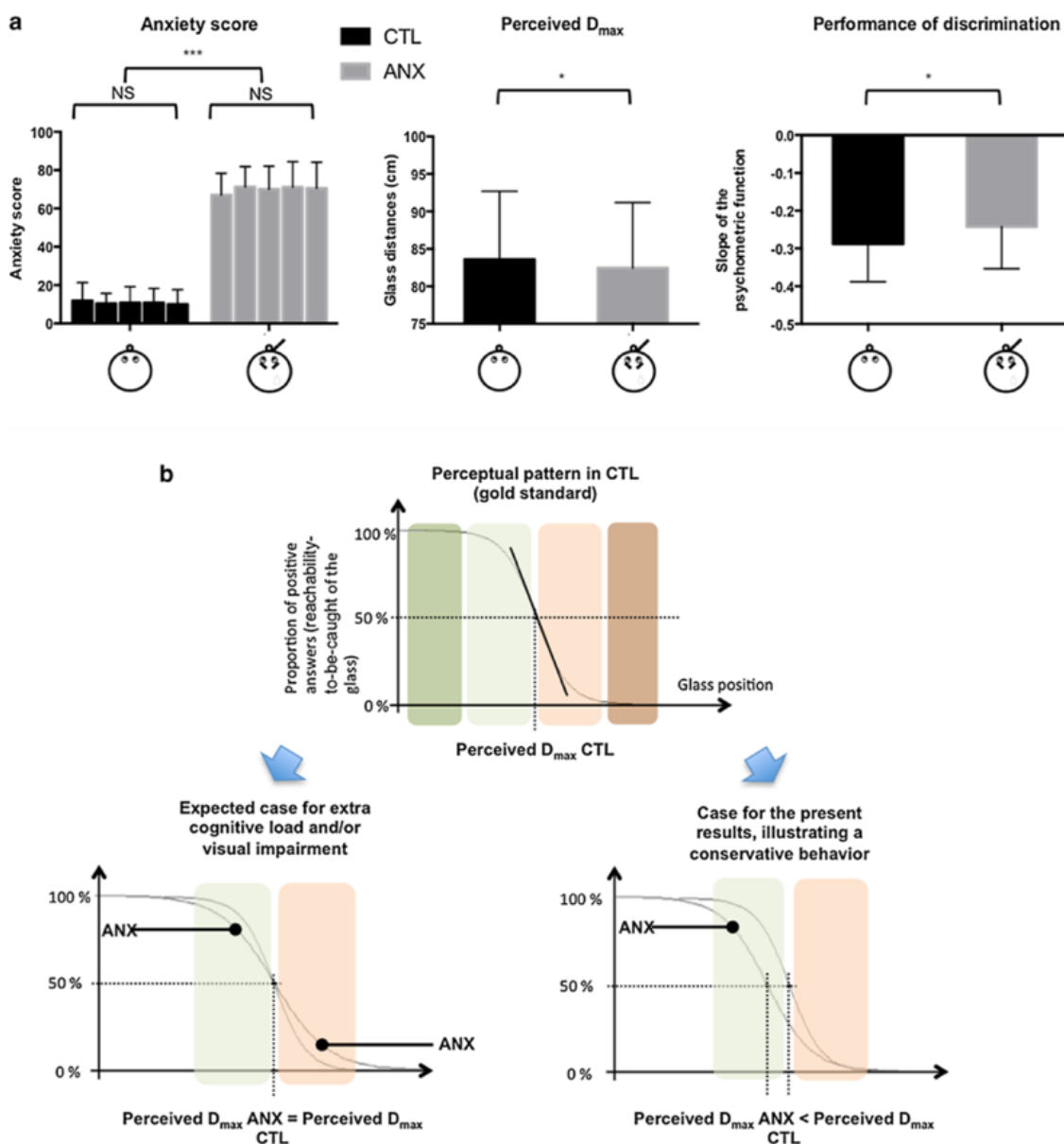


Figure 16. (a) Résultats de l'analyse statistique du score d'anxiété (ANOVA condition X séries d'essais), du D_{max} perçu et de la performance de discrimination (t-tests). *indique un $p < 0,05$, ***indique un $p < 0,001$. (b) Les fonctions psychométriques sont utilisées pour évaluer le D_{max} perçu pour les conditions contrôle (CTL) et anxiété (ANX). Les zones vertes représentent la position du verre perçu comme saisissable dans la condition CTL. Dans le graphique supérieur, la proportion de jugements positifs pour la préhension est de 100 % dans la zone vert foncé et entre 50 et 100 % dans la zone vert clair. Inversement, les zones orange représentent la position du verre perçu comme non-saisissable dans la condition CTL. La proportion de jugements positifs pour la préhension est de 0 % dans la zone orange foncé et entre 0 et 50 % dans la zone orange clair. (adaptée de Daviaux et al., 2015)

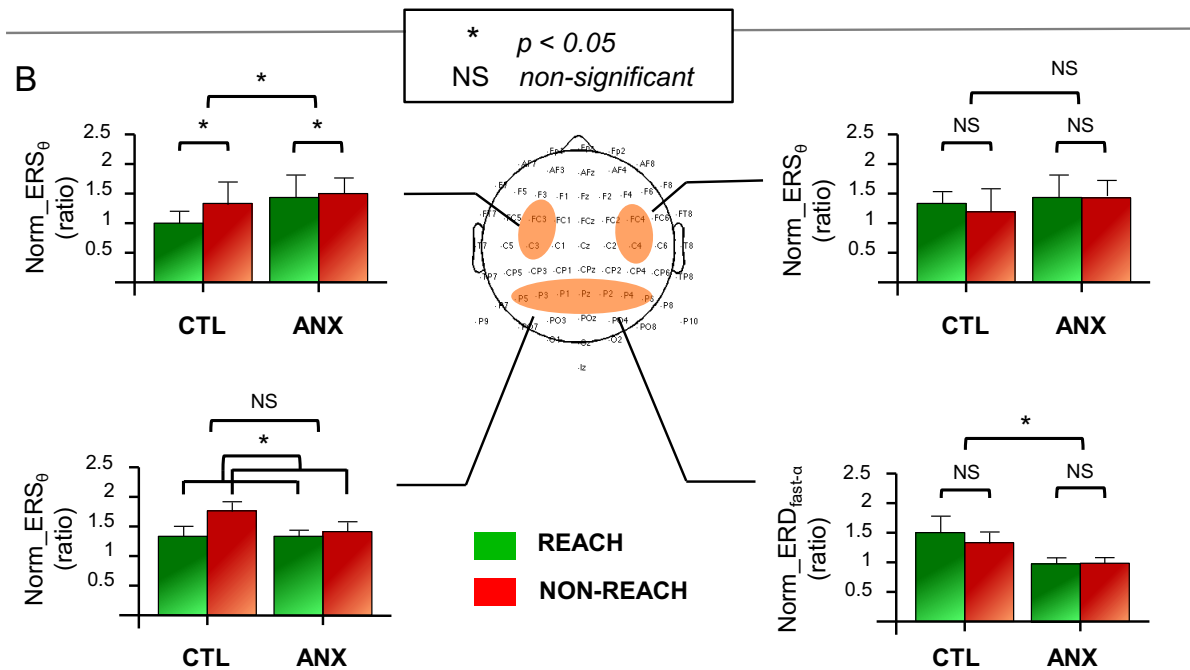


Figure 17. Principaux résultats de l'analyse des données électrophysiologiques. Les barres verticales représentent l'erreur standard de la moyenne. Les résultats de l'ANOVA Conditions X Positions de verre réalisée sur NormERS θ sur la zone motrice controlatérale et la zone motrice ipsilatérale, et à la fois NormERS θ et NormERD_{fast-a} sur la zone postéro-pariétale sont rapportés ici. (adaptée de Daviaux et al., 2016).

Ces travaux se sont toutefois restreints à l'étude du couplage perception-action pendant la phase de préparation du mouvement. Le couplage perception-action est plus déterminant pendant la phase d'exécution du mouvement, pouvant impliquer la perception d'objet en mouvement (Regan & Vincent, 1995). Dans ce contexte, les tâches (perceptives) de prédiction de mouvement semblent particulièrement adéquates pour étudier les corrélats cérébraux associées au couplage perception-action (Makin, 2018). D'une manière générale, ces tâches consistent à estimer le déplacement d'un objet (visuel) disparaissant subitement de la vue après une courte présentation. En intégrant le centre de recherche cerveau et cognition, j'ai cherché à étudier les corrélats cérébraux associés au couplage perception-action. Les parties suivantes présentent les résultats de deux expérimentations mises en place dans le cadre de la thèse de Xuening Li (2024) que j'ai co-encadré avec Robin Baures et qui questionnait l'effet d'un mouvement manuel sur la perception de la dynamique temporelle d'une cible en mouvement, avec des analyses au niveau comportemental et au niveau cérébral.

4.2 Les mouvements manuels influencent la perception de la dynamique temporelle d'une cible en mouvement

4.2.1 Introduction

Dans la littérature, les corrélats cérébraux sous-jacents à la perception du déplacement d'un objet ont été minutieusement étudiés (pour une revue, voir Hecht & Savelsbergh, 2004). Selon le cadre écologique, la perception est directe (Gibson, 1979) ; différents indices optiques permettent à l'observateur d'estimer directement le temps avant contact (eng., time-to-contact ; TTC- selon que l'objet se déplace vers lui (Lee, 1976) ou dans le plan fronto-parallèle (Bootsma & Oudejans, 1993). Par conséquent, il n'y a pas besoin de représentations internes et peu de ressources cognitives sont impliquées (Rushton & Wann, 1999 ; Zhao & Warren, 2015). Cependant, lorsque le stimulus est occulté, *e.g.*, dans une tâche de prédiction du mouvement (PM), il a été suggéré qu'une représentation interne du stimulus occulté est dérivée des processus cognitifs pour combler le vide (Bosco et al., 2015). Cela est conforme à d'autres études montrant que les connaissances préalables peuvent jouer un rôle dans la perception du TTC (Baures & Hecht, 2011). La représentation interne peut être construite à partir des ressources cognitives disponibles (Dubrowski et al., 2000).

À notre connaissance, une seule étude a évalué l'effet de l'action pendant la phase d'occlusion dans une tâche de PM (Zheng & Maraj, 2018). Dans cette étude, les participants devaient estimer l'instant où une cible en mouvement atteignait une position finale dans une condition visuelle uniquement et dans une condition visuomotrice. Dans la situation visuomotrice, la poursuite de la cible avec la main a amélioré la précision du suivi oculaire et a amélioré l'estimation du temps mis par la cible pour atteindre la position finale.

Dans cette étude, nous avons testé si un mouvement manuel pouvait également altérer la perception d'un déplacement dans un paradigme d'interruption. Dans le paradigme d'interruption, les participants doivent évaluer si un objet en mouvement réapparaît trop tôt ou trop tard après occlusion. Dans l'expérimentation 1, nous avons évalué l'effet d'une Action réalisée (ou non) à deux instants différents pour identifier les conditions spécifiques dans lesquelles l'action peut influencer l'estimation temporelle. Dans l'expérimentation 2, nous avons comparé la performance PM lorsqu'une action était effectuée à différents moments de la trajectoire.

4.2.2 Méthodologie et Résultats

La tâche expérimentale combinait une tâche IP avec une tâche d'action motrice.

Le paradigme d'interruption était identique pour les deux expérimentations. Les participants devaient évaluer si un disque, se déplaçant à vitesse constante, réapparaissait plus tôt ou plus tard que prévu après son occlusion. Le déplacement du disque était visible pendant ~1s avant de disparaître derrière un obturateur. Compte tenu de sa vitesse et de la longueur de l'obturateur, le disque aurait dû réapparaître 1,5 s après son occlusion. Cependant, nous avons déterminé 8 durées d'occlusion allant de 0,8 s à 2,2 s. La différence entre les temps d'occlusion manipulés et le temps d'occlusion exact définissait un temps delta de -0,7, -0,4, -0,3, -0,05, 0,05, 0,3, 0,4 et 0,7 s. Après l'occlusion, le disque réapparaissait pendant 1 s avec la même vitesse et la même direction initiales qu'avant l'occlusion.

Dans l'expérimentation 1 (Figure 18), les participants devaient réaliser une action motrice (appuyer sur une touche de clavier) lorsque le disque passait au-dessus d'une cible d'action verte. Si la cible était rouge, aucune action ne devait être réalisée. La cible était présentée soit pendant la phase visible (-0.5s) soit pendant la phase d'occlusion (0.75s après occlusion) du disque en mouvement. Pour chaque condition, les performances individuelles étaient modélisées à partir de courbe psychométrique afin de déterminer le point d'égalité subjective (PSE) et le seuil de discrimination (JND). L'analyse statistique a révélé que le PSE de la condition Action à 0,75s était plus élevé que les PSE de toutes les autres conditions. De plus, un effet *Action* sur le JND a révélé que la discrimination temporelle du temps d'occlusion était significativement améliorée par l'action.

Dans l'expérimentation 2 (Figure 19), la cible d'action verte était présentée selon 4 positions différentes : 1 pendant la phase visible (-0.5s avant occlusion), 3 pendant la phase d'occlusion (0.2s, 0.75s, 1.3s après occlusion) du disque en mouvement. Les performances individuelles étaient modélisées de manière similaire à l'expérimentation 1. L'analyse statistique a uniquement révélé que le PSE dans la condition -0.5s était inférieur à tous les autres.

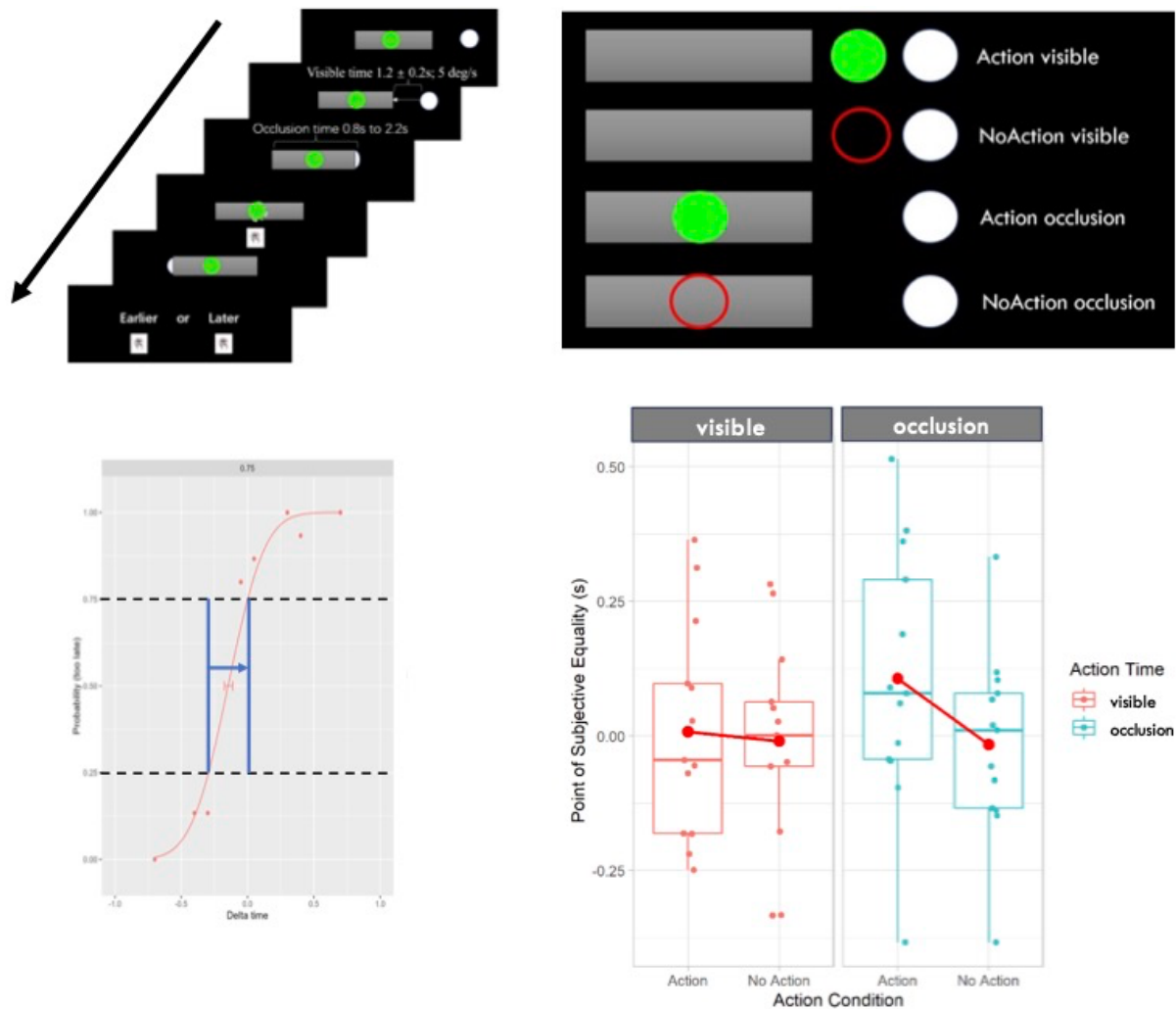


Figure 18. (Haut, gauche) Chaque essai commence par la présentation d'un disque mobile blanc, d'un obturateur gris fixe et d'une cible stationnaire, rouge ou verte. Le disque mobile se déplaçait de droite à gauche pendant $1,2 \pm 0,2$ s avant de disparaître pendant un temps variable derrière l'obturateur. Les participants devaient soit appuyer sur la barre d'espace lorsqu'ils pensaient que le disque passait derrière la cible verte soit ne réaliser aucune tâche motrice si la cible était rouge. Après l'essai, les participants devaient indiquer si le disque mobile réapparaissait plus tôt ou plus tard que prévu après l'occlusion. (Haut, droite) position de la cible verte ou rouge était soit visible (temps de contact : $-0,5$ s avant l'occlusion) soit occultée (temps de contact : $0,75$ s). (Bas, Droite) Fonction psychométrique pour différents temps d'action et conditions d'action pour les participants. Fonction psychométrique reliant le pourcentage d'essais perçus comme « trop tard » en fonction du temps Delta (la différence entre la durée réelle d'occlusion et la durée standard) pour chaque temps d'action. Les points correspondent à la réponse réelle moyenne des participants. (Bas, Gauche) Point moyen d'égalité subjective (PSE ; en secondes) selon le temps d'action. Chaque boîte à moustaches indique la moyenne (cercle rouge) et la médiane (ligne horizontale noire). Les bords inférieur et supérieur de la boîte indiquent respectivement les 25e et 75e percentiles. Les barres d'erreur représentent les points de données les plus extrêmes et non aberrants. Les points représentent le PSE individuel. (adaptée de Li et al., 2023).

4.2.3 Discussion

Deux expériences ont été menées pour étudier l'influence de l'action motrice sur la perception du déplacement d'un objet dans un paradigme d'interruption. Les deux expériences mettent en évidence que la perception du déplacement d'un objet est significativement modifiée

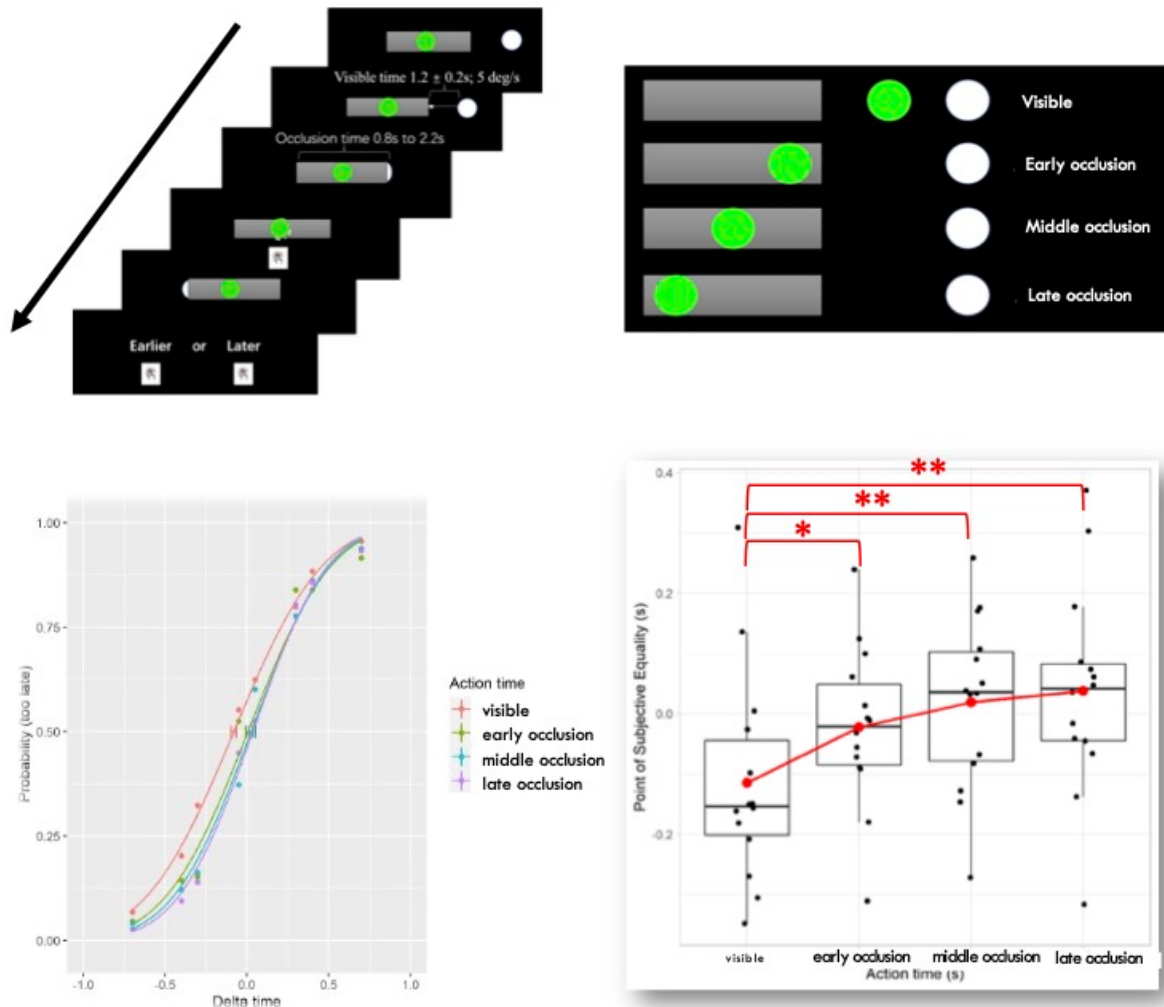


Figure 19. (Haut, Gauche) Chaque essai commence par la présentation d'un disque blanc mobile, d'un obturateur gris fixe et d'une cible verte. Le disque se déplace de droite à gauche pendant $1,2 \pm 0,2$ s avant de disparaître pendant un temps variable derrière l'obturateur. Pendant l'essai, les participants doivent appuyer sur la barre d'espace lorsqu'ils pensent que le disque entre en collision avec la cible verte. Après l'essai, les participants doivent indiquer si le disque réapparaît plus tôt ou plus tard que prévu après l'occlusion. (Haut, Droite) La cible verte est placée soit avant l'occlusion (temps de contact : $-0,5$ s avant l'occlusion) soit pendant l'occlusion (temps de contact : $0,2$ s, $0,75$ s et $1,3$ s) du disque mobile. (Bas Gauche) Fonctions psychométriques reliant le pourcentage d'essais perçus comme « trop tard » en fonction du Delta Time (la différence entre la durée réelle d'occlusion et la durée standard) pour chaque Temps d'Action (représenté par la couleur différente). Les points correspondent à la réponse réelle moyenne des participants. (Bas, Droite) Point moyen d'égalité des sujets (PSE ; en secondes) selon le temps d'action. Chaque boîte à moustaches indique la moyenne (cercle rouge) et la médiane (ligne horizontale noire). Les bords inférieur et supérieur de la boîte indiquent respectivement les 25e et 75e percentiles. Les barres d'erreur représentent les points de données les plus extrêmes et non aberrants. Les points noirs représentent le PSE individuel. (adaptée de Li et al., 2023)

lorsqu'une action concomitante est effectuée pendant la phase d'occlusion de l'objet. Plus précisément, nos résultats indiquent une sous-estimation de la durée d'occlusion lorsqu'une action est effectuée pendant la phase d'occlusion. Ces résultats sont conformes aux travaux antérieurs (De Kock, Gladhill et al., 2021a ; De Kock, Zhou et al., 2021) montrant que le temps perçu est affecté par l'action.

D'un point de vue neurophysiologique, certains auteurs ont montré que la réalisation d'une tâche motrice et l'estimation du déplacement d'un objet pourraient impliquer les mêmes aires corticales (Bosco et al., 2015 ; Ivry et Richardson, 2002). Les aires motrices sont notamment impliquées dans plusieurs modèles neuraux de la perception du temps (Merchant et al., 2013), et dans la perception du temps lors de tâche de perception du temps-avant-contact (Assmus et al., 2003 ; Baurès et al., 2021 ; Billington et al., 2011 ; Coull et al., 2008 ; Field & Wann, 2005). Ainsi, les aires motrices pourraient être impliquées dans l'estimation « temporelle » du déplacement de l'objet et dans la production du mouvement, et pourraient conduire à une influence de la tâche motrice sur la perception du temps.

4.3 Influence de l'action sur les corrélats cérébraux associés à la perception de la dynamique temporelle d'une cible en mouvement

4.3.1 Introduction

Dans le chapitre précédent, nous avons formulé l'hypothèse que l'implication des aires motrices dans le réseau permettant la perception du déplacement d'un objet pourrait être modulée lors de la réalisation d'une action. De nombreux travaux suggèrent en effet que l'estimation du déplacement d'un objet repose sur un réseau impliquant, notamment, les aires prémotrices, sensorimotrices et visuelles (Makin, 2018 ; Merchant et al., 2013). Dans une tâche expérimentale de PM, Daume et al. (2021) ont observé une diminution de la puissance EEG beta et une augmentation de la puissance EEG thêta sur différentes fenêtres temporelles, à savoir, avant, pendant et après l'occlusion de l'objet en mouvement. Les oscillations thêta sont souvent associées à la transmission d'informations entre différentes aires cérébrales distantes (Fries, 2015 ; Klimesch, 1999 ; Bland & Oddie, 2001 ; Caplan et al., 2003). Cependant, les auteurs éprouvent des difficultés concernant l'interprétation de la diminution de la puissance EEG beta observées lors des prédictions temporelles et suggèrent qu'elle pourrait refléter bien plus que de simples processus préparatoires à un stimulus à venir. Par ailleurs, lors d'une action motrice, il est relativement admis que la puissance spectrale EEG enregistrée au-dessus des aires motrices diminue dans les fréquences alpha et beta avant et pendant l'exécution motrice, suivi par une augmentation de la puissance spectrale après la tâche (Pfurtscheller & Lopes da Silva, 1999).

Dans cette étude, nous avons évalué l'effet d'une action motrice sur la modulation de l'activité EEG des aires prémotrices, sensorimotrices et visuelles, au cours d'une tâche de PM. Nous nous sommes inspirés des travaux de Daume et al. (2021) pour quantifier les modulations de puissance spectrale sur différentes périodes temporelles. Concomitamment, nous avons fait l'hypothèse d'une diminution de la puissance spectrale beta et une augmentation de la puissance spectrale thêta pour les deux conditions expérimentales. Nous avons supposé une diminution plus importante de la puissance EEG beta enregistrée au-dessus des aires motrices lorsque les participants effectuaient simultanément la tâche d'action comparativement à la tâche de perception seule.

4.3.2 Méthodologie et Résultats

La tâche expérimentale combinait une tâche IP avec une tâche d'action motrice (Figure 20).

La tâche IP était identique à celle présentée dans le chapitre précédent à l'exception de la disparition et de la réapparition de la cible qui étaient discrétisées pour permettre le traitement des données EEG. En conséquence, la barre d'occlusion était supprimée. Les participants réalisaient la tâche IP selon deux conditions : dans la condition Action, les participants devaient réaliser une action motrice (appuyer sur une touche de clavier) lorsque le disque passait au-dessus d'une cible d'action verte (positionné à 0.75s après occlusion) ; dans la condition No Action, indiquée par une cible d'action était rouge, les participants ne devaient rien faire.

Pour chaque condition, les performances individuelles étaient modélisées à partir de courbe psychométrique afin de déterminer le point d'égalité subjective (PSE) et le seuil de discrimination (JND). L'ANOVA a seulement révélé un PSE significativement plus élevé dans la

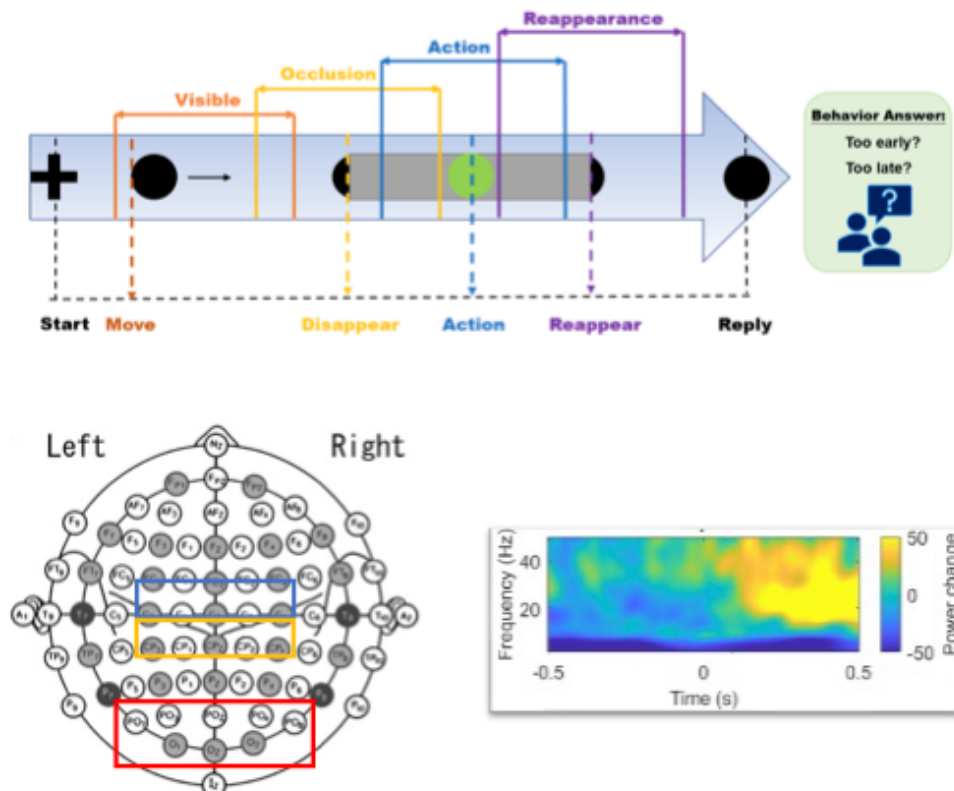


Figure 20. (haut) Frise chronologique présentant les 4 périodes d'intérêts. Noter le chevauchement des différentes périodes. (bas gauche). Électrodes EEG utilisées pour quantifier l'activité cérébrale des régions d'intérêt prémotrice (PMC, bleu), sensorimotrice (SMC, jaune) et visuelle (VC, rouge). (bas droite). Carte temps-fréquence typique représentant la modulation de puissance comparativement à un état de repos. La couleur bleue indique une diminution de puissance, tandis que la couleur jaune représente une augmentation de puissance par rapport à un état de repos. (adaptée Li, 2024).

condition Action comparativement à la condition NoAction (respectivement, $39,80 \pm 187$ ms et -114 ± 177 ms).

La modulation de la puissance spectrale EEG était quantifiée dans le domaine temps-fréquences sur 3 régions d'intérêt distinctes – aires prémotrices (PMC), sensorimotrices (SMC) et visuelles (VC) – et 4 périodes temporelles d'intérêt – visible, occlusion, action, réapparition (Figure 20). Un test de permutation a été utilisé sur les changements de puissance pour évaluer l'effet Condition sur la puissance spectrale séparément pour chaque ROI et chaque fenêtre temporelle (Maris & Oostenveld, 2007). Les résultats statistiques sont présentés dans les Figure 21, Figure 22, et Figure 23.

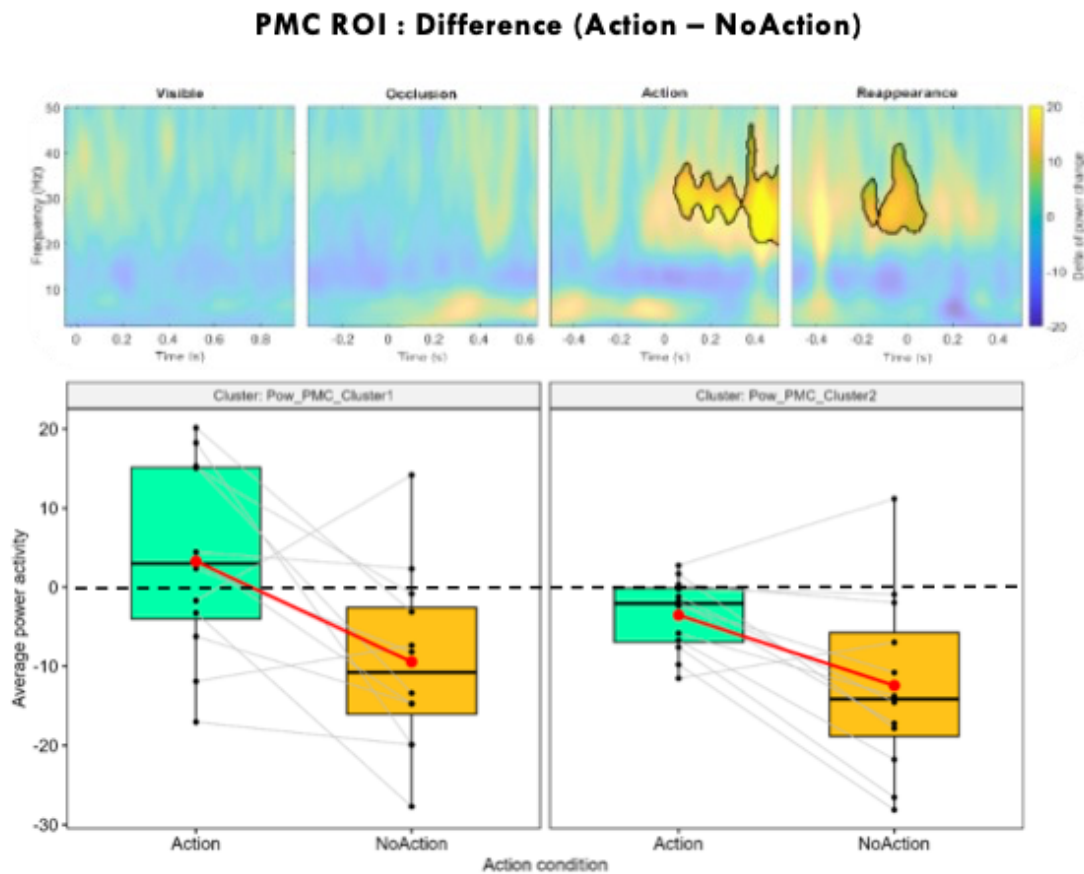


Figure 21. (Haut) Modulation de puissance spectrale EEG de la ROI PMC. La figure illustre la différence de variation de puissance entre les deux conditions (Action - NoAction) pour chaque fenêtre temporelle. La couleur bleue indique une puissance spectrale plus importante pour la condition NoAction comparativement à la condition Action, tandis que la couleur jaune indique une puissance spectrale plus importante pour la condition Action comparativement à la condition NoAction. Les zones en surbrillance indiquent notamment des variations de puissance statistiquement significatives. (Bas) Distribution des variations de puissance moyenne au sein des cluster significatifs pour la ROI PMC. Chaque boîte à moustaches indique la moyenne (cercle rouge) et la médiane (ligne horizontale). Les bords inférieur et supérieur de la boîte indiquent respectivement le 25e et le 75e percentile. Les barres d'erreur représentent les points de données les plus extrêmes et non aberrants. Les points noirs représentent l'activité de puissance moyenne individuelle dans le groupe significatif actuel. Les lignes grises montrent la tendance changeante de l'échantillon apparié. La ligne pointillée noire indique le 0. (adaptée de Li, 2024).

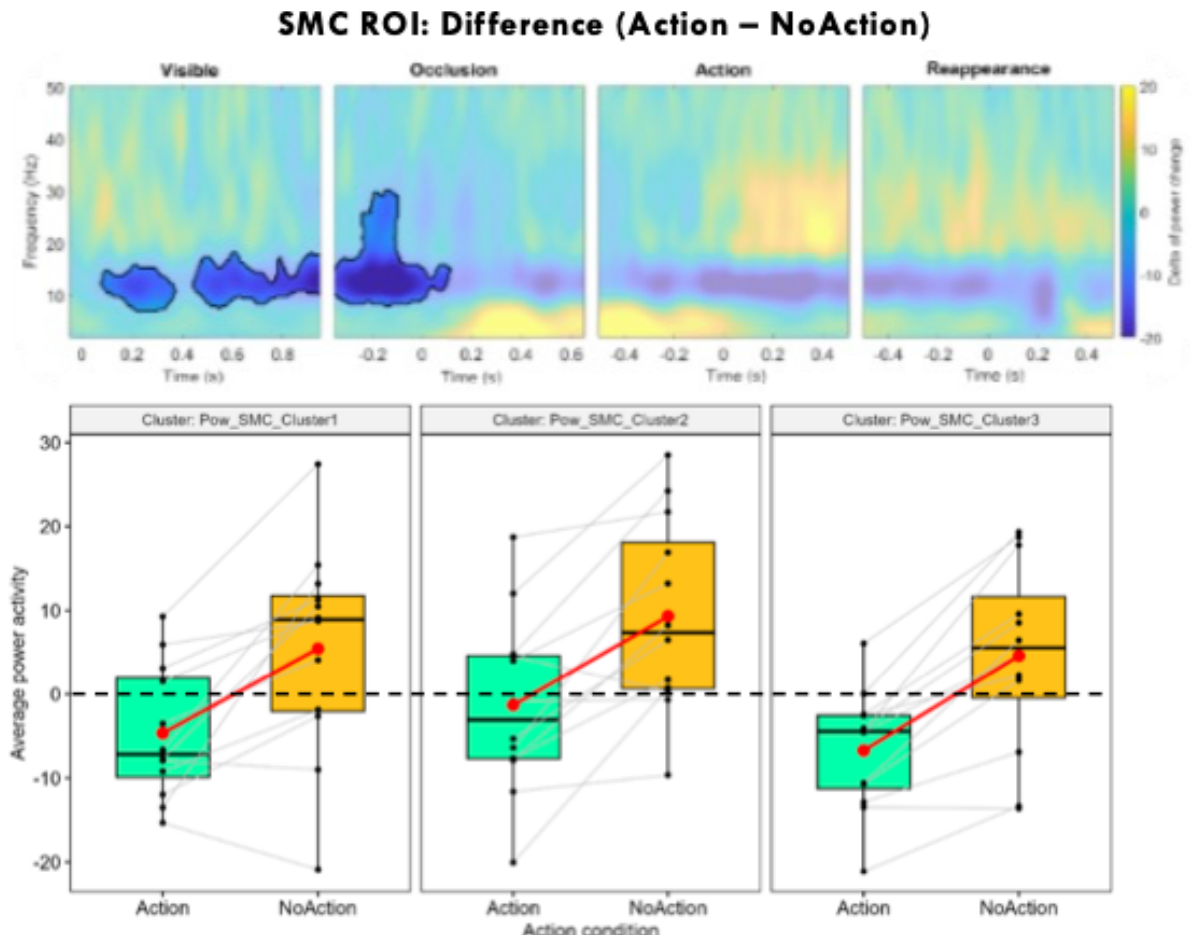


Figure 22. (Haut) Modulation de puissance spectrale EEG de la ROI SMC. La figure illustre la différence de variation de puissance entre les deux conditions (Action - NoAction) pour chaque fenêtre temporelle. La couleur bleue indique une puissance spectrale plus importante pour la condition NoAction comparativement à la condition Action, tandis que la couleur jaune indique une puissance spectrale plus importante pour la condition Action comparativement à la condition NoAction. Les zones en surbrillance indiquent notamment des variations de puissance statistiquement significatives. (Bas) Distribution des variations de puissance moyenne au sein des cluster significatifs pour la ROI SMC. Chaque boîte à moustaches indique la moyenne (cercle rouge) et la médiane (ligne horizontale). Les bords inférieur et supérieur de la boîte indiquent respectivement le 25e et le 75e percentile. Les barres d'erreur représentent les points de données les plus extrêmes et non aberrants. Les points noirs représentent l'activité de puissance moyenne individuelle dans le groupe significatif actuel. Les lignes grises montrent la tendance changeante de l'échantillon apparié. La ligne pointillée noire indique le 0. (adaptée de Li, 2024).

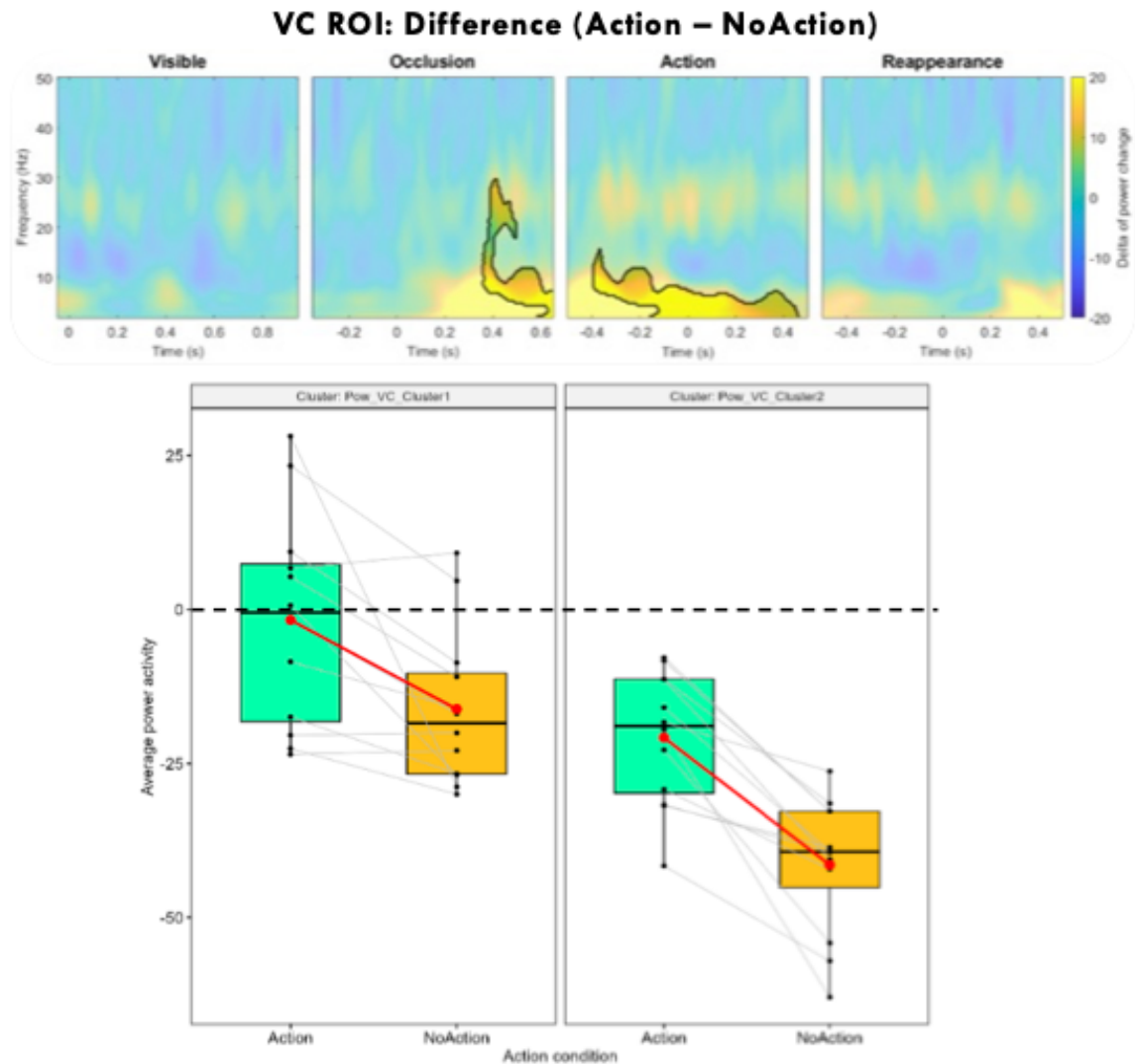


Figure 23. (Haut) Modulation de puissance spectrale EEG de la ROI VC. La figure illustre la différence de variation de puissance entre les deux conditions (Action - NoAction) pour chaque fenêtre temporelle. La couleur bleue indique une puissance spectrale plus importante pour la condition NoAction comparativement à la condition Action, tandis que la couleur jaune indique une puissance spectrale plus importante pour la condition Action comparativement à la condition NoAction. Les zones de surbrillance indiquent notamment des variations de puissance statistiquement significatives. (Bas) Distribution des variations de puissance moyenne au sein des cluster significatifs pour la ROI VC. Chaque boîte à moustaches indique la moyenne (cercle rouge) et la médiane (ligne horizontale). Les bords inférieur et supérieur de la boîte indiquent respectivement le 25e et le 75e percentile. Les barres d'erreur représentent les points de données les plus extrêmes et non aberrants. Les points noirs représentent l'activité de puissance moyenne individuelle dans le groupe significatif actuel. Les lignes grises montrent la tendance changeante de l'échantillon apparié. La ligne pointillée noire indique le 0. (adaptée de Li, 2024).

4.3.3 Discussion

Cette étude a examiné la modulation de l'activité des aires PMC, SMC et VC au cours d'une tâche IP réalisée seule ou simultanément à une tâche motrice. Conformément aux résultats de nos expérimentations précédentes (Li et al., 2023), nous avons observé une augmentation du PSE lorsqu'un mouvement simultané de la main était effectué pendant la phase d'occlusion. De plus, l'analyse de l'activité EEG a mis en évidence *i)* une diminution des changements de puissance alpha et bêta dans le SMC pendant toute la période visible et la phase précoce d'occlusion, *ii)* une augmentation des changements de puissance basse fréquence dans le VC pendant l'occlusion, *iii)* une augmentation des changements de puissance bêta dans le PMC avant la réapparition de la cible.

En considérant l'ordre chronologique des évènements, la première différence entre les activations cérébrales était observée au-dessus des aires sensorimotrices pendant la phase de préparation jusqu'à la réalisation effective de l'action motrice. En accord avec nos hypothèses, la diminution de la puissance spectrale en alpha et beta était plus importante dans la condition Action comparativement à la condition NoAction. Cette désynchronisation plus importante est certainement liée aux mécanismes cérébraux sous-jacents à la préparation et l'exécution de l'action. Il peut être surprenant de voir que la différence d'activité spectrale entre les conditions s'interrompte aussi précocement. Bien que l'erreur de performance n'ait pas été quantifiée, il est toutefois probable que la disparition de la cible en mouvement ait incité les participants à anticiper la réalisation de l'action motrice.

Ensuite, une augmentation de la puissance spectrale en thêta était observée au-dessus des aires visuelles pendant la phase d'occlusion dans la condition Action. L'activité thêta est souvent associée aux mécanismes de communication entre différentes aires cérébrales distantes. L'apparition d'une différence significative dans cette bande de fréquence pourrait refléter l'intégration des messages nerveux informant de l'activité des aires sensorimotrices. Enfin, une augmentation significative de la puissance spectrale beta était observée au-dessus des aires prémotrices à l'instant où l'objet en mouvement réapparaissait. Dans les modèles de perception du temps, les mécanismes neuronaux du PMC sont activés par le biais du contrôle des actions pour construire une représentation sensorielle du temps (Coull et al., 2016 ; Morillon et al., 2015). Dans la condition Action, l'augmentation de puissance bêta

observée au-dessus des aires prémotrices pourrait être associée à l'amélioration de la prédiction temporelle.

4.4 Conclusion et Perspectives

Les travaux développés dans cette deuxième partie apportent de nouveaux éléments de compréhension du couplage perception-action dans le cadre d'une tâche à dominante spatiale (attraper un verre statique) et d'une tâche à dominante temporelle (estimer le temps avant contact d'une cible en mouvement). Dans une situation d'anxiété ou lors de la réalisation d'un mouvement, les performances comportementales sont altérées.

Par ailleurs, les résultats EEG montrent une modulation de l'activité des aires motrices au cours de la tâche. Sur la base de différents modèles neurocognitifs (Ridderinkhof, 2014 ; Thill et al., 2013), ces résultats sont interprétés comme le reflet de l'implication des aires corticales motrices dans la prédiction spatiale (en engageant des représentations sensorimotrices ; Guardia et al., 2010) et temporelle (en réalisant un décompte temporel, Makin ; 2018).

Ces résultats invitent à conduire des travaux de recherche plus complexes, permettant de définir les corrélats comportementaux et cérébraux de l'action dans les processus de perception. Ces projets sont présentés dans la partie suivante.

5 Perception-Action : Comment « Boucler la boucle » ?

La rétrospective de mes travaux, présentée dans les chapitres précédents, met en évidence deux thématiques de recherche abordées de manière distincte ; à savoir, d'une part, l'étude des mécanismes neuro-biomécaniques sous-jacents à l'action motrice et d'autre part les corrélats neurophysiologiques de la perception des affordances. Ces travaux ont parfois nécessité le développement de nouveaux matériels ou d'algorithmes de traitement de données pour être menés à bien. Cependant, l'influence réciproque de l'action et de la perception particulièrement mis en évidence dans le travail de thèse de Xuening Li (2024) nous invite à reconsidérer le couplage perception-action au travers d'une approche « neuro-biomécanique » combinant les connaissances et méthodologies employées séparément dans les travaux précédents. Ce chapitre expose les perspectives à court et long termes pour mener à bien ce projet.

5.1 Influence de la variabilité d'une action motrice dans la perception de la dynamique temporelle d'une cible en mouvement

Jusqu'à présent, nous nous sommes limités à attester de l'influence significative de l'action sur la perception (Li et al., 2023) sans définir précisément les caractéristiques biomécaniques de l'action. Pourtant, il semblerait que la variabilité de certains paramètres moteurs a une influence sur la perception de la dynamique temporelle d'un objet en mouvement. Par exemple, Tomassini et al. (2014) ont montré que la perception du temps est compressée autour de l'initiation d'un mouvement manuel. Au travers d'une nouvelle analyse des données de Li et al. (2023), nous avons alors mis en évidence que les performances perceptives sont également modulées par la variabilité temporelle pour initier l'action motrice (Figure 24 ; Cremoux et al., 2023).

Pour aller plus loin, Li et al. (2024) ont repris le même protocole expérimental que précédemment pour évaluer l'influence de deux types d'actions : discrète (e.g., appuyer sur

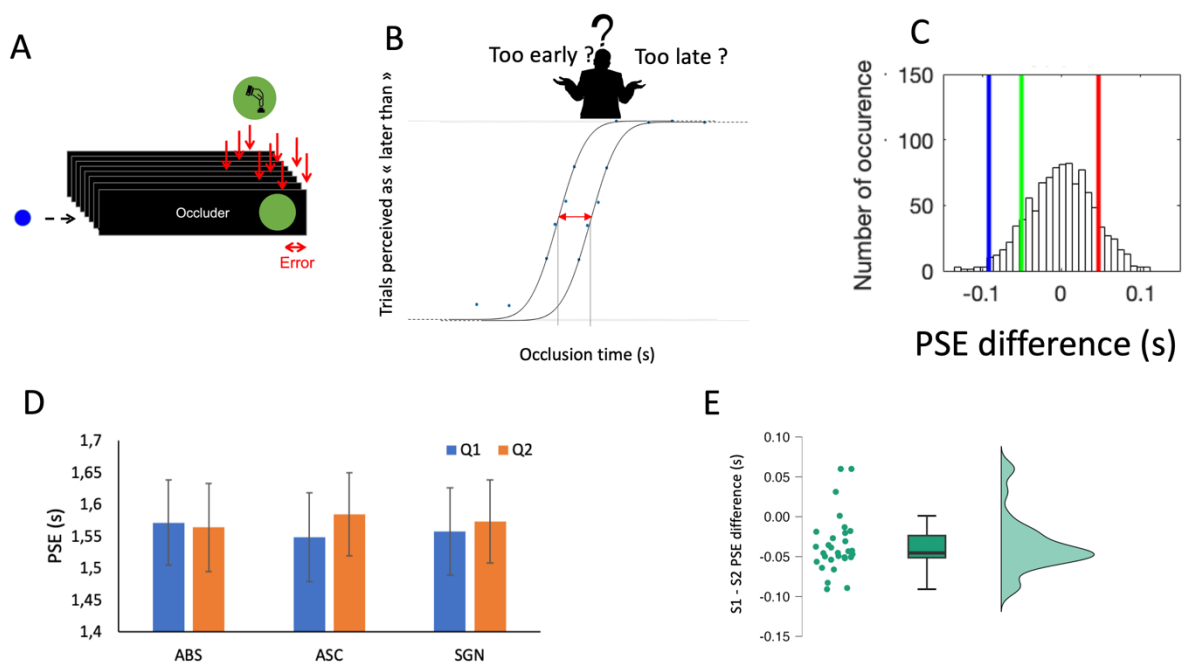


Figure 24. A. L'erreur constante d'initiation de l'action correspond à la différence entre le temps exact et le temps d'action pour chaque essai (figure adaptée de Makin, 2017). Les essais ont été séparés en 2 sous-ensembles selon la médiane de l'erreur constante absolue (ABS) (CE minimale vs. maximale), de l'erreur constante ascendante (ASC) (CE la plus négative à la plus positive) et du signe de l'erreur constante (SGN) (CE négative vs. positive) B. Après le tri, le PSE et le JND sont déterminés pour chaque sous-ensemble à partir de fonctions psychométriques et pour des sous-ensembles d'essais triés de manière aléatoire ($n = 1000$ répétitions). C. L'histogramme représente le nombre d'occurrences de la distribution aléatoire. Les différences de PSE selon ABS, ASC et SGN sont représentées respectivement par des lignes rouges, vertes et bleues. D. Valeurs moyennes du PSE selon le sous-ensemble (S1, S2) et le tri. Les barres d'erreur représentent 95 % d'IC. E. Différence individuelle (points) et moyenne (boxplot) du PSE entre les sous-ensembles pour le tri ASC. (adaptée de Cremoux et al., 2023).

une touche de clavier) et continue (e.g., étendre le bras) sur la performance perceptive. Les résultats suggèrent que seule l'action discrète altère les performances perceptives (Figure 25). Ainsi, il semble nécessaire de prendre en compte la variabilité de certains paramètres biomécaniques dans la modulation des performances perceptives. C'est l'un des objectifs de la thèse de Elise Abou Mrad, que je co-encadre avec Joseph Tisseyre (ToNIC, Inserm/UPS).

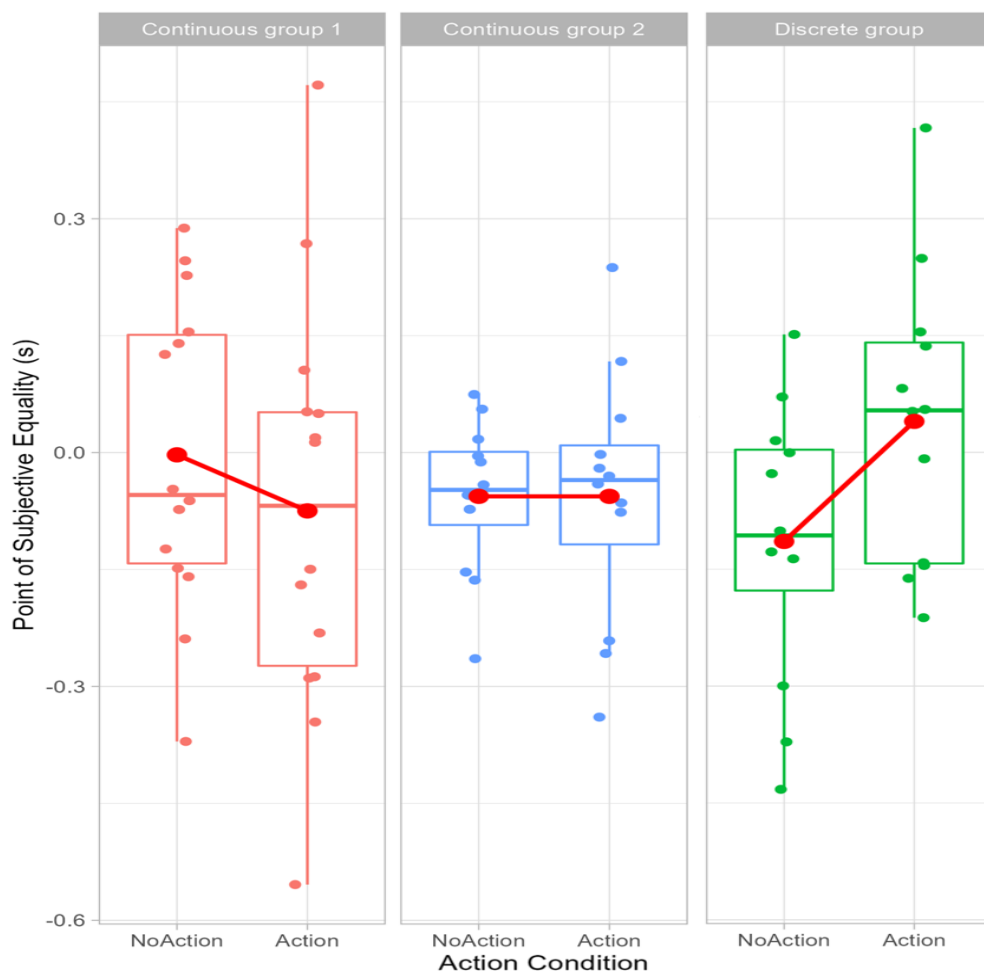


Figure 25. PSE moyen (s) selon le type de mouvement (continuous 1, continuous 2, discrete) et les conditions d'action (noaction, action). Le groupe continu 1 (données rouges) devait effectuer une extension continue du coude à partir du mouvement du disque commencé jusqu'à la fin de l'essai. Le groupe continu 2 (données bleues) devait effectuer une extension continue du coude à partir du disque en contact avec la cible en mouvement jusqu'à la fin de l'essai. Le groupe discret (données vertes) devait appuyer sur une touche lorsque le disque atteignait la position qu'il aurait eue 0,75 s après l'occlusion (affichée sur l'écran avec une cible verte). Les bords inférieur et supérieur de la boîte indiquent respectivement le 25e et le 75e percentile. Les barres d'erreur représentent les points de données les plus extrêmes et non aberrants. Les points noirs représentent l'activité de puissance moyenne individuelle dans le groupe significatif actuel. (Li et al., 2024)

5.2 Vers une approche neuro-biomécanique pour modéliser le couplage perception-action

A plus long terme, un projet particulièrement ambitieux sera de combiner les deux approches afin de mieux comprendre l'influence mutuelle de l'action et de la perception (projet résumé sous forme graphique dans la Figure 26). Nous proposons d'adopter une approche reposant sur les théories de perception prédictive (*i.e.*, codage neural prédictif de la perception), qui considèrent que l'environnement est perçu au travers des conséquences sensorielles des différentes actions possibles (*i.e.*, codage neural prédictif de la perception). Le choix de l'action motrice repose alors sur une minimisation de l'erreur de prédiction sensorielle.

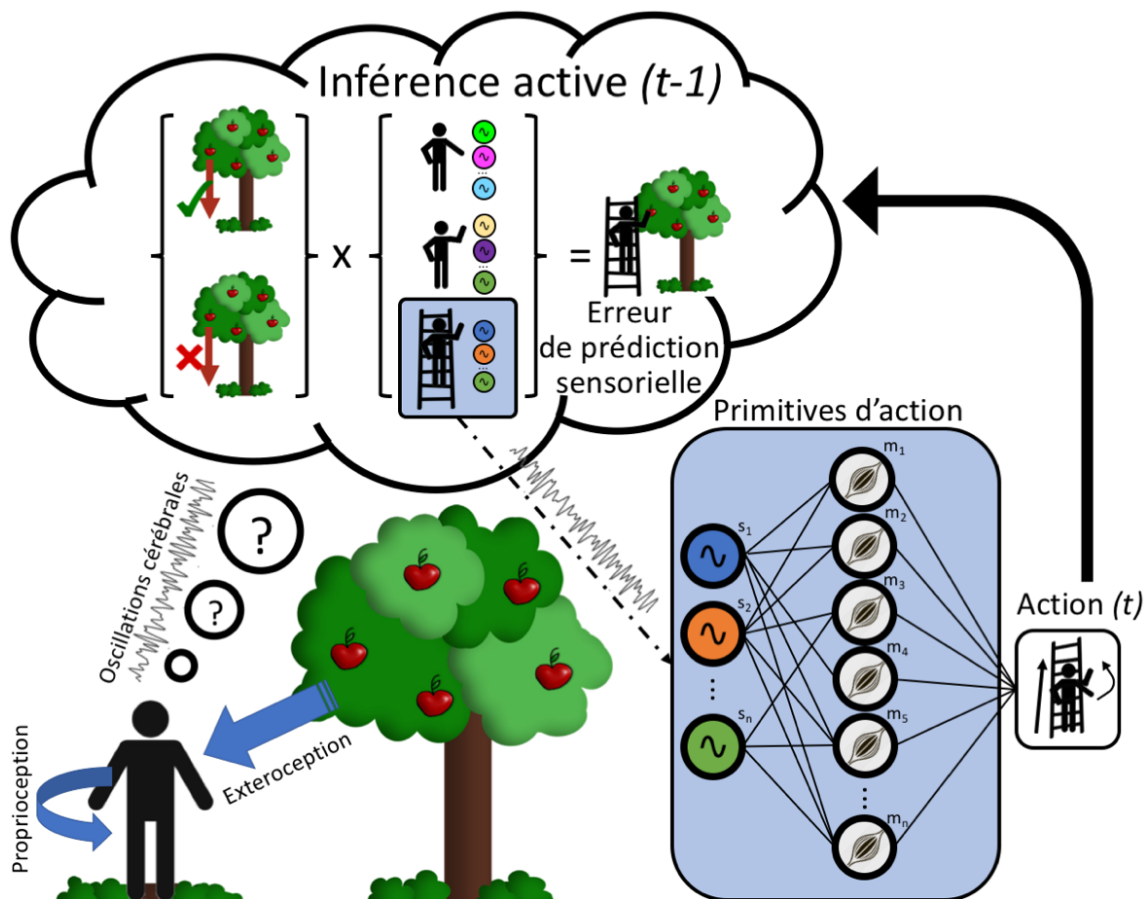


Figure 26. Influence mutuelle entre perception et action. Afin d'attraper une pomme, le sujet doit déterminer la probabilité de chacune des affordances (possibilités d'action) offertes par l'objet. Pour ce faire il encode les prédictions sensorielles attendues de l'environnement (*i.e.* extéroception, *e.g.*, la pomme reste sur l'arbre, la pomme tombe de l'arbre, ...) et de son action (*i.e.*, proprioception associée aux différents primitives d'action ; *e.g.*, se baisser pour ramasser la pomme, lever le bras pour attraper la pomme, utiliser une échelle et lever le bras pour attraper la pomme, ...) afin de déterminer l'ensemble des conséquences sensorielles attendues lors de la réalisation de l'action motrice effective. Le couplage perception-action permettant de minimiser l'erreur de prédiction est déterminé a priori (encodage neural prédictif) et évalué à chaque instant. Nous supposons que l'encodage neural prédictif des affordances et donc du choix des meilleures primitives d'action dépendent de la phase et de l'amplitude des oscillations cérébrales dans les bandes de fréquence bêta, spécifiquement modulés lors d'actions motrices.

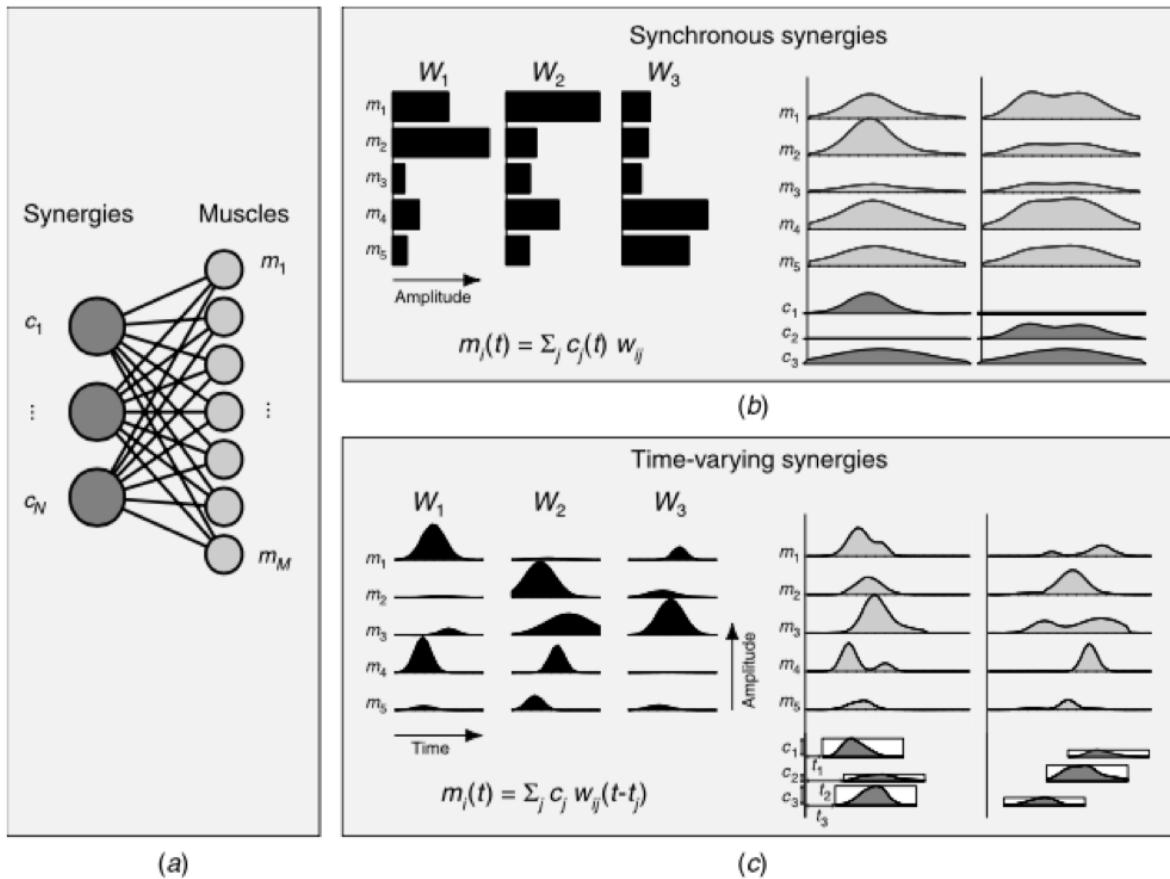


Figure 27. Modélisation des synergies musculaires pour la génération d'activités musculaires. (a) Un ensemble de modules indépendants (synergies musculaires ; c_i) recrute différentes combinaisons de plusieurs muscles, ayant chacun une contribution particulière. A partir de trois synergies synchrones ou asynchrones, il est possible de reconstruire différents modèles d'activations musculaires (présentés par les figures de droite dans les encadrés (b) et (c)). (b) Dans le cadre des synergies synchrones, le profil temporel des activités musculaires (m_i , figure de droite) dépend du poids de chaque muscle (m_i , histogramme de gauche) dans la synergie (W_i) et du coefficient d'amplitude temporelle de la synergie (c_i). (c) Dans le cadre de synergies asynchrones (ang. time-varying), chaque muscle possède un poids et un coefficient d'amplitude temporelle (m_i , figure de gauche) dans la synergie (W_i). La hauteur des rectangles situés en dessous des schémas musculaires est proportionnelle au coefficient d'amplitude (c_i) de chaque synergie ; la position horizontale des rectangles correspond à l'intervalle de temps couvert par chaque synergie résultant du décalage du temps d'apparition de la synergie par le délai d'apparition (t_j) de chaque synergie. Le profil dans chaque rectangle indique l'évolution moyenne du temps des muscles pour la synergie correspondante. Adaptée de d'Avella & Tresch (2007).

En raison de la redondance musculaire, une infinité d'activations musculaires, et donc de stratégies nerveuses, peut conduire à une même action motrice. Afin de réduire le nombre de variables à contrôler lors de la réalisation d'une action motrice, il est supposé que le système nerveux sollicite des primitives d'action (également connues sous le nom de synergies musculaires), *i.e.*, des modules fonctionnels de base, indépendants de l'action motrice réalisée, et pouvant générer un large répertoire de mouvement (Figure 27, d'Avella & Tresch, 2007). Bien qu'évoqué dans différents articles théoriques (Ridderinkhof, 2024 ; Harris et al., preprint), aucune expérimentation n'atteste du couplage perception-action à partir des conséquences sensorielles des primitives d'action.

De nombreux modèles computationnels du couplage perception-action impliquent les aires cérébrales frontales, pariétales et occipitales (Makin, 2017 ; Merchant et al., 2013). Certains modèles postulent que les oscillations bêta pourraient refléter le couplage entre les réafférences sensorielles attendues lors de l'envoi de la commande motrice et les véritables retours sensoriels (Kording & Wolpert, 2004 ; Tan et al., 2016 ; Benedetto et al., 2020). Dès lors, pour pouvoir avoir une perception optimale de l'environnement, il faut agir et, de toutes les possibilités d'actions, faire celles qui apportent les meilleures conséquences sensorielles afin d'actualiser le modèle prédictif d'intégration des informations proprioceptives. Lors d'une tâche motrice effective, il me semble qu'une analyse conjointe de la cinématique du mouvement, des activations musculaires et des corrélats cérébraux permettrait de proposer une approche intégrative du couplage perception-action. Comme proposé dans la Figure 26 (pomme), nous supposons que l'encodage neural prédictif des affordances et donc du choix des meilleures primitives d'action dépendent de la phase et de l'amplitude des oscillations cérébrales dans les bandes de fréquence bêta, spécifiquement modulés lors d'actions motrices (Benedetto et al., 2020).

Dans le cadre de ma délégation CNRS au CERCO (2018-2019), réalisée en collaboration avec Robin Baures et Rufin Vanrullen, nous avons investigué les corrélats cérébraux associés à la perception d'objet en mouvement en utilisant une tâche expérimentale de prédiction de mouvement avec un paradigme d'interruption. Nos résultats préliminaires suggèrent que la perception adéquate du déplacement d'un objet est sensible à la phase des oscillations cérébrales dans la bande de fréquences bêta préalablement à la disparition de l'objet (Figure 28). Au niveau du cortex moteur, la bande de fréquence bêta est censée être le support principal de la diffusion des commandes motrices depuis les structures nerveuses centrales vers les muscles effecteurs. Ces résultats pourraient être interprétés comme un encodage prédictif des conséquences sensorielles des actions motrices potentielles (effectués ou non) dans un environnement dynamique. Cette idée fait écho aux travaux de collègues du CERCO sur la propagation des ondes cérébrales (*travelling waves*) des aires frontales vers les aires occipitales et sensée refléter la diffusion des prédictions sensorielles (Alamia & Vanrullen, 2019 ; 2024). En d'autres termes, il pourrait être envisagé que la perception de la dynamique temporelle d'une cible en mouvement bénéficie d'une communication neurale spécifique dans la bande de fréquence bêta afin de prédire les conséquences sensorielles de l'action

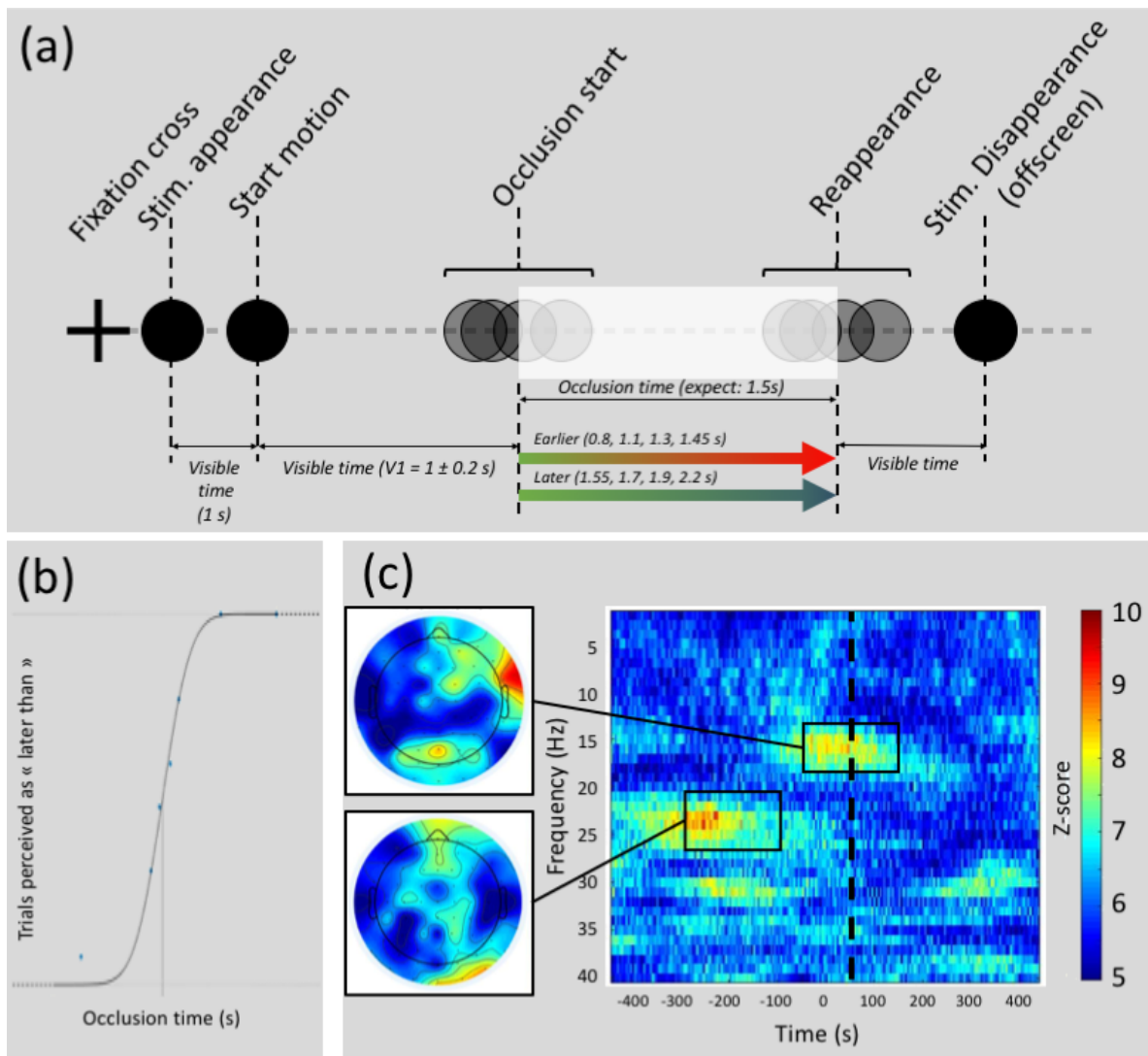


Figure 28 Présentation du paradigme et des résultats issus de ma délégation CNRS. (a) Déroulement temporel de la cible. Après une première phase d'apparition statique (1s), la cible se met à se déplacer de la droite vers la gauche de l'écran à vitesse constante ($5^{\circ}.s^{-1}$). Le début de l'occlusion est variable et l'occlusion dure selon une durée prédéfinie (de 0.8s à 2.2s). La cible réapparaît à une distance fixe par rapport à sa position lors du début de l'occlusion. La cible continue son déplacement jusqu'à sortir de l'écran. (b) Fonction psychométrique reliant le nombre d'essais perçu comme « trop tard » en fonction de la durée d'occlusion pour un participant. (c) Carte temps-fréquence de l'amplitude oscillatoire des seuils d'égalité subjectif lors du tri des essais selon six sextiles de phases d'oscillations EEG (la représentation est une représentation moyenne de l'ensemble des électrodes EEG) pour un sous-ensemble de participant. Les résultats préliminaires semblent indiquer deux zones de significativité dans les bandes de fréquences bêta (~ 20 Hz), l'une 300 ms avant la disparition de la cible, l'autre à la disparition de la cible. Au vu des cartes topographiques associées, ces activités semblent provenir des aires occipitales et frontales, respectivement impliquées dans la perception visuelle et l'élaboration de mouvement (résultats préliminaires).

motrice à venir. Dans le cadre de ce projet, il semble donc pertinent de considérer les oscillations cérébrales comme porteuses de l'encodage neural prédictif du couplage perception - action, c'est-à-dire des potentialités d'action vers la cible (en mouvement ou non).

Pour modéliser au mieux le couplage perception-action (Figure 26), il sera nécessaire de mieux déterminer l'action. Généralement, l'analyse de la cinématique et de la dynamique d'une

action motrice (*i.e.*, l'analyse du mouvement et des forces qui le provoquent) suffit pour déterminer l'action au travers de nombreuses informations, non-observables directement. Il est ensuite possible de déterminer les contraintes mécaniques (forces et moments de force) exercées au niveau des articulations à partir de modèles biomécaniques. Dans le cadre du travail de thèse de Mathieu, nous avons développé un modèle neurobiomécanique intégrant les commandes neurales estimées à partir des mesures de cohérence intermusculaire. Ces mesures sont supposées refléter la communication des primitives d'action envoyées par les aires motrices corticales aux muscles effecteurs. La sollicitation de primitives d'action via le système nerveux central permet de réduire le nombre de variables à contrôler lors de la réalisation d'une action motrice. Décoder efficacement les primitives d'actions, permet de rendre compte des contraintes neurales afin de mieux calibrer les modèles biomécaniques existants (Mathieu, 2023). Elles pourraient également permettre une meilleure modélisation du couplage perception-action (Figure 26), *i.e.*, de la corrélation spectrale entre l'activité corticale et les primitives d'actions préalablement déterminée par les synergies musculaires (Zandvoort et al., 2019). A l'instar des mesures de cohérence cortico-musculaire, ces mesures sont supposées refléter la diffusion des primitives d'action des aires corticales motrices vers les muscles. En quantifiant la cohérence cortico-synergie, il est alors possible de reconstruire les corrélats cérébraux associées aux primitives d'actions et d'en définir la localisation au travers d'une analyse des sources (Groß et al., 2001).

Pour mener à bien ce projet, nous mettrons en place un protocole expérimental original intégrant différentes tâches motrices et perceptives et autour d'une action de saisie d'objet. Pendant la tâche motrice, nous enregistrerons l'activité cérébrale, musculaire et cinématique des participants répétant différents mouvements de saisie. Ces enregistrements nous permettront de déterminer les corrélats cérébraux des primitives d'actions à partir des mesures de cohérence cortico-synergie, *i.e.*, de la corrélation spectrale entre l'activité corticale et les primitives d'actions préalablement déterminée par les synergies musculaires (Zandvoort et al., 2019). A l'instar des mesures de cohérence cortico-musculaire, ces mesures sont supposées refléter la diffusion des primitives d'action des aires corticales motrices vers les muscles. En quantifiant la cohérence cortico-synergie, il est alors possible de reconstruire les corrélats cérébraux associées aux primitives d'actions et d'en définir la localisation au travers d'une analyse des sources (Groß et al., 2001). La tâche perceptive s'inspirera des

protocoles de Haddad et al. (2024) et de (Wamain et al., 2023) présentant différents objets saisissables choisis afin d'évoquer des affordances différentes. Nous étudierons différents paramètres de l'activité cérébrale, et plus particulièrement l'amplitude et la phase des oscillations cérébrales, que nous considérons comme porteuses de l'encodage neural prédictif (VanRullen, 2016 ; Alamia & Vanrullen, 2024). Le lien entre l'activité corticale enregistrée pendant la tâche perceptive et les corrélats cérébraux des primitives d'actions sera alors quantifié à partir d'une analyse de similarité (« *representational similarity analysis* » ; Kriegeskorte et al., 2008). Pour « boucler la boucle » du couplage perception-action, nous pourrions ensuite considérer des tâches encore plus complexes mobilisant des actions motrices se déroulant dans un contexte environnemental dynamique. Dans un contexte sportif, par exemple, il s'agirait pour l'athlète d'effectuer le mouvement adéquat pour envoyer un ballon à un partenaire en mouvement, de frapper une balle se dirigeant vers lui avec sa raquette, ...

Pour conclure, ce projet propose de développer une nouvelle approche théorique et méthodologique pour comprendre l'interaction entre notre capacité à construire des représentations de notre environnement et notre capacité à y agir. Les connaissances et compétences que j'ai pu acquérir dans mes travaux de recherches précédents sur la compréhension des mécanismes neuro-biomécaniques de l'action motrice (travaux de recherche détaillés dans la première partie de ce document) et des corrélats cérébraux du couplage perception-action (travaux de recherche détaillés dans la seconde partie de ce document), m'ont permis d'acquérir des compétences et des connaissances dans plusieurs domaines scientifiques (biomécanique, neurosciences, psychologie expérimentale) me permettant de mener à bien ce projet. La mise en place de de collaboration sera toutefois nécessaire pour résoudre certains challenges méthodologiques, e.g. sur l'intégration des primitives d'action dans un modèle neural prédictif du couplage perception-action.

Aller vers une approche neurobiomécanique permettra une meilleure compréhension des mécanismes cérébraux sous-jacents au couplage perception-action.

6 Bibliographie

- A**boutorabi, A., Arazpour, M., Bahramizadeh, M., Hutchins, S. W., et Fadayevatan, R. (2016). The effect of aging on gait parameters in able-bodied older subjects: a literature review. *Aging clinical and experimental research*, 28, 393-405.
- Alamia, A., et VanRullen, R. (2019). Alpha oscillations and traveling waves: Signatures of predictive coding?. *PLoS Biology*, 17(10), e3000487.
- Alamia, A., & VanRullen, R. (2024). A traveling waves perspective on temporal binding. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 36(4), 721-729.
- Amarantini, D., & Bru, B. (2015). Training-related changes in the EMG–moment relationship during isometric contractions: Further evidence of improved control of muscle activation in strength-trained men?. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 25(4), 697-702.
- Amarantini, D., & Martin, L. (2004). A method to combine numerical optimization and EMG data for the estimation of joint moments under dynamic conditions. *Journal of biomechanics*, 37(9), 1393-1404.
- Assmus, A., Marshall, J. C., Ritzl, A., Noth, J., Zilles, K., & Fink, G. R. (2003). Left inferior parietal cortex integrates time and space during collision judgments. *Neuroimage*, 20, S82-S88.
- Azizah Mbourou, G., Lajoie, Y., & Teasdale, N. (2003). Step length variability at gait initiation in elderly fallers and non-fallers, and young adults. *Gerontology*, 49(1), 21-26.
- B**aratta, R., Solomonow, M., Zhou, B. H., Letson, D., Chuinard, R., & D'ambrosia, R. J. T. A. (1988). Muscular coactivation: the role of the antagonist musculature in maintaining knee stability. *The American journal of sports medicine*, 16(2), 113-122.
- Baurès, R., & Hecht, H. (2011). The effect of body posture on long-range time-to-contact estimation. *Perception*, 40(6), 674-681.
- Baurès, R., Fourteau, M., Thébault, S., Gazard, C., Pasquio, L., Meneghini, G., ... & Roux, F. E. (2021). Time-to-contact perception in the brain. *Journal of Neuroscience Research*, 99(2), 455-466.
- Benedetto, A., Morrone, M. C., & Tomassini, A. (2020). The common rhythm of action and perception. *Journal of cognitive neuroscience*, 32(2), 187-200.
- Berger, D. J., & d'Avella, A. (2014). Effective force control by muscle synergies. *Frontiers in computational neuroscience*, 8, 46.
- Bhalla, M., & Proffitt, D. R. (1999). Visual–motor recalibration in geographical slant perception. *Journal of experimental psychology: Human perception and performance*, 25(4), 1076.
- Bigot, J., Longcamp, M., Dal Maso, F., & Amarantini, D. (2011). A new statistical test based on the wavelet cross-spectrum to detect time–frequency dependence between non-stationary signals: Application to the analysis of cortico-muscular interactions. *Neuroimage*, 55(4), 1504-1518.

- Billington, J., Wilkie, R. M., Field, D. T., & Wann, J. P. (2011). Neural processing of imminent collision in humans. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1711), 1476-1481.
- Bland, B. H., & Oddie, S. D. (2001). Theta band oscillation and synchrony in the hippocampal formation and associated structures: the case for its role in sensorimotor integration. *Behavioural brain research*, 127(1-2), 119-136.
- Boonstra, T. W. (2013). The potential of corticomuscular and intermuscular coherence for research on human motor control. *Frontiers in human neuroscience*, 7, 855.
- Boonstra, T. W., van Wijk, B. C., Praamstra, P., & Daffertshofer, A. (2009). Corticomuscular and bilateral EMG coherence reflect distinct aspects of neural synchronization. *Neuroscience letters*, 463(1), 17-21.
- Boorman, G. I., Lee, R. G., Becker, W. J., & Windhorst, U. R. (1996). Impaired "natural reciprocal inhibition" in patients with spasticity due to incomplete spinal cord injury. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology/Electromyography and Motor Control*, 101(2), 84-92.
- Bootsma, R. J., & Oudejans, R. R. (1993). Visual information about time-to-collision between two objects. *Journal of experimental psychology: human perception and performance*, 19(5), 1041.
- Bosco, G., Delle Monache, S., Gravano, S., Indovina, I., La Scaleia, B., Maffei, V., ... & Lacquaniti, F. (2015). Filling gaps in visual motion for target capture. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, 9, 13.
- Bourguignon, M., Jousmäki, V., Dalal, S. S., Jerbi, K., & De Tiège, X. (2019). Coupling between human brain activity and body movements: Insights from non-invasive electromagnetic recordings. *Neuroimage*, 203, 116177.
- Budini, F., McManus, L. M., Berchicci, M., Menotti, F., Macaluso, A., Di Russo, F., ... & De Vito, G. (2014). Alpha band cortico-muscular coherence occurs in healthy individuals during mechanically-induced tremor. *PLoS One*, 9(12), e115012.
- C**affier, D. (2018). *La traversée de rue: anticipation chez le piéton âgé et perturbation de l'initiation* (Doctoral dissertation, Université de Valenciennes et du Hainaut-Cambresis).
- Caffier, D., Luyat, M., Crémoux, S., Gillet, C., Ido, G., Barbier, F., & Naveteur, J. (2019). Do older people accurately estimate the length of their first step during gait initiation?. *Experimental aging research*, 45(4), 357-371.
- Caplan, J. B., Madsen, J. R., Schulze-Bonhage, A., Aschenbrenner-Scheibe, R., Newman, E. L., & Kahana, M. J. (2003). Human θ oscillations related to sensorimotor integration and spatial learning. *Journal of Neuroscience*, 23(11), 4726-4736.
- Caviness, J. N., Adler, C. H., Sabbagh, M. N., Connor, D. J., Hernandez, J. L., & Lagerlund, T. D. (2003). Abnormal corticomuscular coherence is associated with the small amplitude cortical myoclonus in Parkinson's disease. *Movement Disorders*, 18, 1157-1162.
- Caviness, J. N., Liss, J. M., Adler, C., & Evidente, V. G. H. (2006) Analysis of high- frequency electroencephalographic-electromyographic coherence elicited by speech and oral

nonspeech tasks in parkinson's disease. *Journal of Speech Language and Hear Research* 49, 424-438.

Centomo, H., Amarantini, D., Martin, L., & Prince, F. (2008). Differences in the coordination of agonist and antagonist muscle groups in below-knee amputee and able-bodied children during dynamic exercise. *Journal of electromyography and kinesiology*, 18(3), 487-494.

Chalard, A., Amarantini, D., Belle, M., Montane, E., & Gasq, D. (2018). Impact of different EMG normalisation methods on muscle activations and cocontraction index in adults with chronic post-stroke hemiparesis. *Annals of Physical and Rehabilitation Medicine*, 61, e444.

Chalard, A., Amarantini, D., Tisseyre, J., Marque, P., & Gasq, D. (2020). Spastic co-contraction is directly associated with altered cortical beta oscillations after stroke. *Clinical Neurophysiology*, 131(6), 1345-1353.

Chang, Y. J., Chou, C. C., Chan, H. L., Hsu, M. J., Yeh, M. Y., Fang, C. Y., ... & Lien, H. Y. (2012). Increases of quadriceps inter-muscular cross-correlation and coherence during exhausting stepping exercise. *Sensors*, 12(12), 16353-16367.

Charissou, C., Amarantini, D., Baurès, R., Berton, E., & Vigouroux, L. (2017). Effects of hand configuration on muscle force coordination, co-contraction and concomitant intermuscular coupling during maximal isometric flexion of the fingers. *European journal of applied physiology*, 117, 2309-2320.

Charissou, C., Vigouroux, L., Berton, E., & Amarantini, D. (2016). Fatigue-and training-related changes in 'beta'intermuscular interactions between agonist muscles. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 27, 52-59.

Coull, J. T., Nazarian, B., & Vidal, F. (2008). Timing, storage, and comparison of stimulus duration engage discrete anatomical components of a perceptual timing network. *Journal of cognitive neuroscience*, 20(12), 2185-2197.

Coull, J. T., Vidal, F., & Burle, B. (2016). When to act, or not to act: that's the SMA's question. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 8, 14-21.

Cremoux, S. (2013). *Contrôle de la contraction musculaire volontaire après un traumatisme médullaire cervical: Etude de la réorganisation des activations musculaires et corticales* (Doctoral dissertation, Université d'Aix-Marseille).

Cremoux, S., Amarantini, D., Tallet, J., Dal Maso, F., & Berton, E. (2016). Increased antagonist muscle activity in cervical SCI patients suggests altered reciprocal inhibition during elbow contractions. *Clinical Neurophysiology*, 127(1), 629-634.

Cremoux, S., Li, X., Baures, R. (2023). Timing error in executed motor action alters visual motion perception in prediction-motion task. 23rd Conference of the European Society for Cognitive Psychology (ESCP). Porto, Portugal, 6-9 September, 2023.

Cremoux, S., Tallet, J., Berton, E., Dal Maso, F., & Amarantini, D. (2012). Atypical EMG activation patterns of the elbow extensors after complete C6 tetraplegia during isometric contractions: a case report. *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering*, 15(sup1), 266-268.

- Cremoux, S., Tallet, J., Dal Maso, F., Berton, E., & Amarantini, D. (2017). Impaired corticomuscular coherence during isometric elbow flexion contractions in humans with cervical spinal cord injury. *European Journal of Neuroscience*, *46*(4), 1991-2000.
- Cruikshank, L. C., Singhal, A., Hueppelsheuser, M., & Caplan, J. B. (2012). Theta oscillations reflect a putative neural mechanism for human sensorimotor integration. *Journal of Neurophysiology*, *107*(1), 65-77.
- D'**Avella, A., & Tresch, M. (2006). Muscle synergies for motor control. *Handbook of Neural Engineering*, 449-465.
- Dal Maso, F. (2012). *Implication du cortex moteur primaire dans la régulation de la coactivation musculaire. Etude de la modulation des oscillations corticales et des interactions cortico-musculaires* (Doctoral dissertation, Université Paul Sabatier-Toulouse III).
- Dal Maso, F., Longcamp, M., Cremoux, S., & Amarantini, D. (2017). Effect of training status on beta-range corticomuscular coherence in agonist vs. antagonist muscles during isometric knee contractions. *Experimental brain research*, *235*, 3023-3031.
- Daume, J., Wang, P., Maye, A., Zhang, D., & Engel, A. K. (2021). Non-rhythmic temporal prediction involves phase resets of low-frequency delta oscillations. *Neuroimage*, *224*, 117376.
- Daviaux, Y. (2015). *Intégration sensorimotrice et contexte somatosensoriel: vers une meilleure compréhension des processus neuronaux impliqués dans le couplage action-perception* (Doctoral dissertation, Nantes).
- Daviaux, Y., Mignardot, J. B., Cornu, C., & Deschamps, T. (2014). Effects of total sleep deprivation on the perception of action capabilities. *Experimental brain research*, *232*, 2243-2253.
- De Kock, R., Gladhill, K. A., Ali, M. N., Joiner, W. M., & Wiener, M. (2021). How movements shape the perception of time. *Trends in Cognitive Sciences*, *25*(11), 950-963.
- De Kock, R., Zhou, W., Joiner, W. M., & Wiener, M. (2021). Slowing the body slows down time perception. *Elife*, *10*, e63607.
- De Luca, C. J., & Erim, Z. (2002). Common drive in motor units of a synergistic muscle pair. *Journal of neurophysiology*, *87*(4), 2200-2204.
- De Luca, C. J., & Erim, Z. (2002). Common drive in motor units of a synergistic muscle pair. *Journal of neurophysiology*, *87*(4), 2200-2204.
- De Luca, C. J., & Mambrito, B. (1987). Voluntary control of motor units in human antagonist muscles: coactivation and reciprocal activation. *Journal of neurophysiology*, *58*(3), 525-542.
- De Luca, C. J., LeFever, R. S., McCue, M. P., & Xenakis, A. P. (1982). Control scheme governing concurrently active human motor units during voluntary contractions. *The Journal of physiology*, *329*(1), 129-142.
- De Marchis, C., Severini, G., Castronovo, A. M., Schmid, M., & Conforto, S. (2015). Intermuscular coherence contributions in synergistic muscles during pedaling. *Experimental Brain Research*, *233*, 1907-1919.

Delcamp, C., Cormier, C., Chalard, A., Amarantini, D., & Gasq, D. (2022). Changes in intermuscular connectivity during active elbow extension reveal a functional simplification of motor control after stroke. *Frontiers in Neuroscience*, *16*, 940907.

Delcamp, C., Cormier, C., Chalard, A., Amarantini, D., & Gasq, D. (2022). Botulinum toxin combined with rehabilitation decrease corticomuscular coherence in stroke patients. *Clinical Neurophysiology*, *136*, 49-57.

Delcamp, C., Gasq, D., Cormier, C., & Amarantini, D. (2023). Corticomuscular and intermuscular coherence are correlated after stroke: a simplified motor control?. *Brain Communications*, *5*(3), fcad187.

Desmyttere, G., Mathieu, E., Begon, M., Simoneau-Buessinger, E., & Cremoux, S. (2018). Effect of the phase of force production on corticomuscular coherence with agonist and antagonist muscles. *European Journal of Neuroscience*, *48*(10), 3288-3298.

Dontje, M. L., Dall, P. M., Skelton, D. A., Gill, J. M., Chastin, S. F., & Seniors USP Team. (2018). Reliability, minimal detectable change and responsiveness to change: Indicators to select the best method to measure sedentary behaviour in older adults in different study designs. *PLoS one*, *13*(4), e0195424.

Dubrowski, A., Lam, J., & Carnahan, H. (2000). Target velocity effects on manual interception kinematics. *Acta psychologica*, *104*(1), 103-118.

EI-Abd, M. A., Ibrahim, I. K., & Dietz, V. (1993). Impaired activation pattern in antagonistic elbow muscles of patients with spastic hemiparesis : Contribution to movement disorder. *Electromyography and Clinical Neurophysiology*, *33*(4), 247-255.

Elie, D. (2021). *Etude de la modulation des interactions corticomusculaires et intermusculaires induite par l'entraînement de force maximale chez le sujet sain* (Doctoral dissertation, Université Polytechnique Hauts-de-France; Institut National des Sciences Appliquées Hauts-de-France).

Erdemir, A., McLean, S., Herzog, W., & van den Bogert, A. J. (2007). Model-based estimation of muscle forces exerted during movements. *Clinical biomechanics*, *22*(2), 131-154.

Eysenck, M. W., Derakshan, N., Santos, R., & Calvo, M. G. (2007). Anxiety and cognitive performance: attentional control theory. *Emotion*, *7*(2), 336.

Fang, Y., Daly, J. J., Sun, J., Hvorat, K., Fredrickson, E., Pundik, S., ... & Yue, G. H. (2009). Functional corticomuscular connection during reaching is weakened following stroke. *Clinical neurophysiology*, *120*(5), 994-1002. Farmer et al., 2007

Fauvet, M., Cremoux, S., Chalard, A., Tisseyre, J., Gasq, D., & Amarantini, D. (2019, March). A novel method to generalize time-frequency coherence analysis between EEG or EMG signals during repetitive trials with high intra-subject variability in duration. In *2019 9th International IEEE/EMBS Conference on Neural Engineering (NER)* (pp. 437-440). IEEE.

Fauvet, M., Gasq, D., Chalard, A., Tisseyre, J., & Amarantini, D. (2021). Temporal dynamics of corticomuscular coherence reflects alteration of the central mechanisms of neural motor control in post-stroke patients. *Frontiers in Human Neuroscience*, *15*, 682080.

Field, D. T., & Wann, J. P. (2005). Perceiving time to collision activates the sensorimotor cortex. *Current Biology*, *15*(5), 453-458.

Fimland, M. S., Helgerud, J., Gruber, M., Leivseth, G., & Hoff, J. (2010). Enhanced neural drive after maximal strength training in multiple sclerosis patients. *European journal of applied physiology*, *110*, 435-443.

Fries, P. (2015). Rhythms for cognition: communication through coherence. *Neuron*, *88*(1), 220-235.

Gennaro, F., & de Bruin, E. D. (2020). A pilot study assessing reliability and age-related differences in corticomuscular and intramuscular coherence in ankle dorsiflexors during walking. *Physiological reports*, *8*(4), e14378.

Georgopoulos, A. P., Schwartz, A. B., & Kettner, R. E. (1986). Neuronal population coding of movement direction. *Science*, *233*(4771), 1416-1419.

Gibson, J. J. (1979). The ecological approach to visual perception. *Moughton Mifflin*.

Graydon, M. M., Linkenauger, S. A., Teachman, B. A., & Proffitt, D. R. (2012). Scared stiff: The influence of anxiety on the perception of action capabilities. *Cognition & emotion*, *26*(7), 1301-1315.

Graziano, M. S., & Botvinick, M. M. (2002). How the brain represents the body: insights from neurophysiology and psychology. *Common mechanisms in perception and action: Attention and performance XIX*, *19*, 136-157.

Gribble, P. L., Mullin, L. I., Cothros, N., & Mattar, A. (2003). Role of cocontraction in arm movement accuracy. *Journal of neurophysiology*, *89*(5), 2396-2405.

Groß, J., Kujala, J., Hämäläinen, M., Timmermann, L., Schnitzler, A., Salmelin, R., 2001. Dynamic imaging of coherent sources: studying neural interactions in the human brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences* *98*, 694-699.

Guardia D, Lafargue G, Thomas P, Dodin V, Cottencin O, Luyat M (2010) Anticipation of body-scaled action is modified in anorexia nervosa. *Neuropsychologia* *48*:3961–3966.

Gwin, J. T., & Ferris, D. P. (2012). Beta-and gamma-range human lower limb corticomuscular coherence. *Frontiers in human neuroscience*, *6*, 258.

Hackney, A. L., & Cinelli, M. E. (2013). Young and older adults use body-scaled information during a non-confined aperture crossing task. *Experimental brain research*, *225*, 419-429.

Haddad, L., Wamain, Y., & Kalénine, S. (2024). Interference from multiple affordances when selecting everyday graspable objects: Thematic relations solve it. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*.

Hansen, S., Hansen, N. L., Christensen, L. O. D., Petersen, N. T., & Nielsen, J. B. (2002). Coupling of antagonistic ankle muscles during co-contraction in humans. *Experimental brain research*, *146*, 282-292.

Hari, R., & Salenius, S. (1999). Rhythmical corticomotor communication. *Neuroreport*, *10*(2), R1-10.

Harris, D., Gray, R., Arthur, T., Wilson, M., & Vine, S. J. (preprint). Action-oriented theories of cognition: definitions, debates, and implications for human movement science.

- Hecht, H., & Savelsbergh, G. (Eds.). (2004). *Time-to-contact*(Vol. 135). Elsevier.
- Heggelund, J., Fimland, M. S., Helgerud, J., & Hoff, J. (2013). Maximal strength training improves work economy, rate of force development and maximal strength more than conventional strength training. *European journal of applied physiology*, *113*, 1565-1573.
- Higuchi, T., Hatano, N., Soma, K., & Imanaka, K. (2009). Perception of spatial requirements for wheelchair locomotion in experienced users with tetraplegia. *Journal of physiological anthropology*, *28*(1), 15-21.
- Hill, T. R., Gjellesvik, T. I., Moen, P. M. R., Tørhaug, T., Fimland, M. S., Helgerud, J., & Hoff, J. (2012). Maximal strength training enhances strength and functional performance in chronic stroke survivors. *American journal of physical medicine & rehabilitation*, *91*(5), 393-400.
- Hoff, J., Tjønnå, A. E., Steinshamn, S., Høydal, M., Richardson, R. S., & Helgerud, J. (2007). Maximal strength training of the legs in COPD: a therapy for mechanical inefficiency. *Medicine & Science in sports & exercise*, *39*(2), 220-226.
- Ivry, R. B., & Richardson, T. C. (2002). Temporal control and coordination: the multiple timer model. *Brain and cognition*, *48*(1), 117-132.
- Jaiser, S. R., Baker, M. R., & Baker, S. N. (2016). Intermuscular coherence in normal adults: variability and changes with age. *PLoS One*, *11*(2), e0149029.
- Jeannerod, M. (1994). The representing brain: Neural correlates of motor intention and imagery. *Behavioral and Brain sciences*, *17*(2), 187-202.
- Kilner, J. M., Baker, S. N., Salenius, S., Jousmäki, V., Hari, R., & Lemon, R. N. (1999). Task-dependent modulation of 15-30 Hz coherence between rectified EMGs from human hand and forearm muscles. *The Journal of physiology*, *516*(2), 559-570.
- Klimesch, W. (1999). EEG alpha and theta oscillations reflect cognitive and memory performance: a review and analysis. *Brain research reviews*, *29*(2-3), 169-195.
- Knikou, M., & Mummidisetty, C. K. (2011). Reduced reciprocal inhibition during assisted stepping in human spinal cord injury. *Experimental neurology*, *231*(1), 104-112.
- Koo, T. K., & Mak, A. F. (2005). Feasibility of using EMG driven neuromusculoskeletal model for prediction of dynamic movement of the elbow. *Journal of electromyography and kinesiology*, *15*(1), 12-26.
- Körding, K. P., & Wolpert, D. M. (2004). Bayesian integration in sensorimotor learning. *Nature*, *427*(6971), 244.
- Kriegeskorte, N., Mur, M., & Bandettini, P. A. (2008). Representational similarity analysis-connecting the branches of systems neuroscience. *Frontiers in systems neuroscience*, *2*, 249.
- Lafargue, G., Noël, M., & Luyat, M. (2013). In the elderly, failure to update internal models leads to over-optimistic predictions about upcoming actions. *PLoS One*, *8*(1), e51218.
- Laine, C. M., & Valero-Cuevas, F. J. (2017). Intermuscular coherence reflects functional coordination. *Journal of neurophysiology*, *118*(3), 1775-1783.
- Laine, C. M., Cohn, B. A., & Valero-Cuevas, F. J. (2021). Temporal control of muscle synergies is linked with alpha-band neural drive. *The Journal of physiology*, *599*(13), 3385-3402.

- Lee, D. N. (1976). A theory of visual control of braking based on information about time-to-collision. *Perception*, 5(4), 437-459.
- Li, X., Abou Mrad, E., Garcia, L., Baures, R., Tisseyre, J., Cremoux, S. (2024) Effect of discrete and continuous movements on visual time perception. 46th European Conference on Visual Perception (ECVP). Aberdeen, Scotland, 25-29 August, 2024.
- LI, X. (2024). *Influence de l'action sur notre perception temporelle : apport d'une tâche d'extrapolation du mouvement visuel* (Doctoral dissertation, Université Paul Sabatier-Toulouse III).
- Li, L., Tong, K. Y., Hu, X. L., Hung, L. K., & Koo, T. K. K. (2009). Incorporating ultrasound-measured musculotendon parameters to subject-specific EMG-driven model to simulate voluntary elbow flexion for persons after stroke. *Clinical Biomechanics*, 24(1), 101-109.
- Li, X., Baurès, R., & Cremoux, S. (2023). Hand movements influence the perception of time in a prediction motion task. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 85(4), 1276-1286.
- Liu, H., Gao, Y., Huang, W., Li, R., Houston, M., Benoit, J. S., ... & Zhang, Y. (2022). Intermuscular coherence and functional coordination in the human upper extremity after stroke. *Math. Biosci. Eng*, 19, 4506-4525.
- M**akin, A. D. (2018). The common rate control account of prediction motion. *Psychonomic Bulletin & Review*, 25(5), 1784-1797.
- Maris, E., & Oostenveld, R. (2007). Nonparametric statistical testing of EEG-and MEG-data. *Journal of neuroscience methods*, 164(1), 177-190.
- Masakado, Y., & Nielsen, J. B. (2008). Task-and phase-related changes in cortico-muscular coherence. *The Keio Journal of Medicine*, 57(1), 50-56.
- Mathieu, E. (2023). *Apport de la cohérence intermusculaire pour l'estimation des moments musculaires* (Doctoral dissertation, Université Polytechnique Hauts-de-France; Institut national des sciences appliquées Hauts-de-France).
- Mathieu, E., Crémoux, S., Duvivier, D., Amarantini, D., & Pudlo, P. (2023). Biomechanical modeling for the estimation of muscle forces: toward a common language in biomechanics, medical engineering, and neurosciences. *Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation*, 20(1), 130.
- McManus, L. M., Budini, F., Di Russo, F., Berchicci, M., Menotti, F., Macaluso, A., ... & Lowery, M. M. (2013, November). Analysis of the effects of mechanically induced tremor on EEG-EMG coherence using wavelet and partial directed coherence. In *2013 6th International IEEE/EMBS Conference on Neural Engineering (NER)* (pp. 561-564). IEEE.
- Merchant, H., Harrington, D. L., & Meck, W. H. (2013). Neural basis of the perception and estimation of time. *Annual review of neuroscience*, 36(1), 313-336.
- Mima, T., & Hallett, M. (1999). Corticomuscular coherence: a review. *Journal of clinical neurophysiology*, 16(6), 501.
- Morillon, B., Hackett, T. A., Kajikawa, Y., & Schroeder, C. E. (2015). Predictive motor control of sensory dynamics in auditory active sensing. *Current opinion in neurobiology*, 31, 230-238.

Oliveira, J. M., Volchan, E., Vargas, C. D., Gleiser, S., & David, I. A. (2012). Box for interaction with objects (BIO): A new device to synchronize the presentation of objects with electrophysiological recordings. *Behavior research methods*, *44*, 1115-1120.

Pfurtscheller, G., & Da Silva, F. L. (1999). Event-related EEG/MEG synchronization and desynchronization: basic principles. *Clinical neurophysiology*, *110*(11), 1842-1857.

Pijpers, J. R., Oudejans, R. R., & Bakker, F. C. (2007). Changes in the perception of action possibilities while climbing to fatigue on a climbing wall. *Journal of sports sciences*, *25*(1), 97-110.

Pohja, M., Salenius, S., & Hari, R. (2005). Reproducibility of cortex-muscle coherence. *Neuroimage*, *26*(3), 764-770.

PRATIQUE, R. D. B. (2012). Accident vasculaire cérébral: méthodes de rééducation de la fonction motrice chez l'adulte.

Rao, G., Amarantini, D., & Berton, E. (2009). Influence of additional load on the moments of the agonist and antagonist muscle groups at the knee joint during closed chain exercise. *Journal of electromyography and kinesiology*, *19*(3), 459-466.

Regan, D., & Vincent, A. (1995). Visual processing of looming and time to contact throughout the visual field. *Vision research*, *35*(13), 1845-1857.

Ridderinkhof, K. R. (2014). Neurocognitive mechanisms of perception-action coordination: A review and theoretical integration. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *46*, 3-29.

Riddle, C. N., & Baker, S. N. (2005). Manipulation of peripheral neural feedback loops alters human corticomuscular coherence. *The Journal of physiology*, *566*(2), 625-639.

Robertson, D. G. E., Caldwell, G. E., Hamill, J., Kamen, G., & Whittlesey, S. (2013). *Research methods in biomechanics*. Human kinetics.

Rushton, S. K., & Wann, J. P. (1999). Weighted combination of size and disparity: a computational model for timing a ball catch. *Nature neuroscience*, *2*(2), 186-190.

Sakurai, R., Fujiwara, Y., Ishihara, M., Higuchi, T., Uchida, H., & Imanaka, K. (2013). Age-related self-overestimation of step-over ability in healthy older adults and its relationship to fall risk. *BMC geriatrics*, *13*, 1-9.

Salenius, S., & Hari, R. (2003). Synchronous cortical oscillatory activity during motor action. *Current opinion in neurobiology*, *13*(6), 678-684.

Schelter, B., Winterhalder, M., Eichler, M., Peifer, M., Hellwig, B., Guschlbauer, B., ... & Timmer, J. (2006). Testing for directed influences among neural signals using partial directed coherence. *Journal of neuroscience methods*, *152*(1-2), 210-219.

Schnitzler, A., & Gross, J. (2005). Normal and pathological oscillatory communication in the brain. *Nature reviews neuroscience*, *6*(4), 285-296.

Smith, J. G., Harris, J. P., Khan, S., Atkinson, E. A., Fowler, M. S., Ewins, D., ... & Kean, R. J. (2011). Motor asymmetry and estimation of body-scaled aperture width in Parkinson's disease. *Neuropsychologia*, *49*(11), 3002-3010.

Son, J., & Kim, Y. (2012, August). A novel objective function for predicting reasonable muscle forces in subject-specific model. In *2012 Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society* (pp. 4867-4870). IEEE.

Tan, H., Wade, C., & Brown, P. (2016). Post-movement beta activity in sensorimotor cortex indexes confidence in the estimations from internal models. *Journal of Neuroscience*, *36*(5), 1516-1528.

Thill, S., Caligiore, D., Borghi, A. M., Ziemke, T., & Baldassarre, G. (2013). Theories and computational models of affordance and mirror systems: an integrative review. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *37*(3), 491-521.

Thurm, B. E., Pereira, E. S., Fonseca, C. C., de Siqueira Cagno, M. J., & Gama, E. F. (2017). Neuroanatomical aspects of the body awareness. *Journal of Morphological Sciences*, *28*(4), 0-0.

Tinetti, M. E. (1986). Performance-oriented assessment of mobility problems in elderly patients. *Journal of the American Geriatrics Society*.

Tisseyre, J., Cremoux, S., Amarantini, D., & Tallet, J. (2022). Increased intensity of unintended mirror muscle contractions after cervical spinal cord injury is associated with changes in interhemispheric and corticomuscular coherences. *Behavioural Brain Research*, *417*, 113563.

Tomassini, A., Gori, M., Baud-Bovy, G., Sandini, G., & Morrone, M. C. (2014). Motor commands induce time compression for tactile stimuli. *Journal of Neuroscience*, *34*(27), 9164-9172.

Tøien, T., Pedersen Haglo, H., Unhjem, R., Hoff, J., & Wang, E. (2018). Maximal strength training: the impact of eccentric overload. *Journal of neurophysiology*, *120*(6), 2868-2876.

Ushiyama, J., Takahashi, Y., & Ushiba, J. (2010). Muscle dependency of corticomuscular coherence in upper and lower limb muscles and training-related alterations in ballet dancers and weightlifters. *Journal of applied physiology*, *109*(4), 1086-1095.

Van Asseldonk, E. H., Campfens, S. F., Verwer, S. J., van Putten, M. J., & Stegeman, D. F. (2014). Reliability and agreement of intramuscular coherence in tibialis anterior muscle. *PLoS One*, *9*(2), e88428.

van Dokkum, L., Hauret, I., Mottet, D., Froger, J., Métrot, J., & Laffont, I. (2014). The contribution of kinematics in the assessment of upper limb motor recovery early after stroke. *Neurorehabilitation and neural repair*, *28*(1), 4-12.

VanRullen, R. (2016). Perceptual cycles. *Trends in cognitive sciences*, *20*(10), 723-735.

Vecchio, F., Del Percio, C., Marzano, N., Fiore, A., Toran, G., Aschieri, P., ... & Eusebi, F. (2008). Functional cortico-muscular coupling during upright standing in athletes and nonathletes: a coherence electroencephalographic-electromyographic study. *Behavioral neuroscience*, *122*(4), 917.

Villepinte, C., Catella, E., Martin, M., Hidalgo, S., Téchené, S., Lebely, C., ... & Gasq, D. (2019). Validation of French upper limb Erasmus modified Nottingham Sensory Assessment in stroke. *Annals of Physical and Rehabilitation Medicine*, *62*(1), 35-42.

- W**alker, S., Avela, J., Wikgren, J., Meeusen, R., Piitulainen, H., Baker, S. N., & Parviainen, T. M. (2019). Aging and strength training influence knee extensor intermuscular coherence during low-and high-force isometric contractions. *Frontiers in Physiology, 9*, 1933.
- Wamain, Y., Haddad, L., Kalénine, S. (2023). Evocation of multiple affordance during object selection in a scene: Behavioral and neurophysiological evidence. Seeing and Acting Workshop (SAW), 22-23 Septembre 2023.
- Wang, E., Helgerud, J., Loe, H., Indseth, K., Kaehler, N., & Hoff, J. (2010). Maximal strength training improves walking performance in peripheral arterial disease patients. *Scandinavian journal of medicine & science in sports, 20*(5), 764-770.
- Wang, E., Nyberg, S. K., Hoff, J., Zhao, J., Leivseth, G., Tørhaug, T., ... & Richardson, R. S. (2017). Impact of maximal strength training on work efficiency and muscle fiber type in the elderly: Implications for physical function and fall prevention. *Experimental gerontology, 91*, 64-71.
- Wen, J., Raison, M., & Achiche, S. (2018). Using a cost function based on kinematics and electromyographic data to quantify muscle forces. *Journal of biomechanics, 80*, 151-158.
- Wolpert, D. M., Ghahramani, Z., & Jordan, M. I. (1995). An internal model for sensorimotor integration. *Science, 269*(5232), 1880-1882.
- X**ia, R., & Rymer, W. Z. (2005). Reflex reciprocal facilitation of antagonist muscles in spinal cord injury. *Spinal Cord, 43*(1), 14-21.
- Y**okosaka, T., Kuroki, S., Nishida, S. Y., & Watanabe, J. (2015). Apparent time interval of visual stimuli is compressed during fast hand movement. *PLoS one, 10*(4), e0124901.
- Z**andvoort, C. S., van Dieën, J. H., Dominici, N., & Daffertshofer, A. (2019). The human sensorimotor cortex fosters muscle synergies through cortico-synergy coherence. *Neuroimage, 199*, 30-37.
- Zhao, H., & Warren, W. H. (2015). On-line and model-based approaches to the visual control of action. *Vision research, 110*, 190-202.
- Zheng, R., & Maraj, B. K. (2018). The effect of concurrent hand movement on estimated time to contact in a prediction motion task. *Experimental Brain Research, 236*, 1953-1962.

Vers une approche neuro-biomécanique du couplage perception-action

Sylvain Cremoux

Résumé : Mes travaux de recherche s'articulent autour de deux thématiques abordées jusqu'à présent de manière séparée : la compréhension des corrélats neuro-biomécaniques de l'action motrice et celle des corrélats neurocognitifs de la perception pour l'action. Une rétrospective de ces travaux est présentée dans les deux premiers chapitres. L'influence réciproque de l'action et de la perception invite à combiner ces deux approches afin de mieux comprendre les mécanismes neuro-biomécaniques engagés dans le couplage perception-action. Dans cette perspective, le troisième chapitre présente une approche originale se basant sur les théories du codage prédictif, qui considèrent que l'environnement est perçu au travers des conséquences sensorielles d'une action afin de minimiser l'erreur de prédiction sensorielle. Cependant, une même action motrice peut-être réalisée à partir d'une infinité d'activations musculaires. Afin d'en simplifier le contrôle, le système nerveux regroupe les activations musculaires sous la forme de primitives d'action, *i.e.*, des modules fonctionnels de base permettant de générer un large répertoire de mouvement. Bien qu'évoqué dans la littérature, aucun modèle neurocognitif du couplage perception-action ne détermine les conséquences sensorielles de l'action à partir de ces primitives d'action. Nos prochains travaux de recherche viseront à mettre en œuvre cette nouvelle approche théorique et méthodologique afin de construire un modèle neuro-biomécanique du couplage perception-action permettant de mieux comprendre l'interaction entre notre capacité à construire des représentations de notre environnement et notre capacité à y agir.

Mots-clés : Couplage perception-action, Approche neuro-biomécanique, codage prédictif Primitives d'action, Électroencéphalographie, Électromyographie.

Towards a neurobiomechanical approach of the perception-action coupling

Sylvain Cremoux

Abstract: My research focuses on two themes that have been addressed separately so far: understanding the neuro-biomechanical correlates of motor action and understanding the neurocognitive correlates of perception for action. A retrospective of this work is presented in the first two chapters. The reciprocal influence of action and perception invites us to combine these two themes in order to better understand the neuro-biomechanical mechanisms involved in the perception-action coupling. In this perspective, the third chapter presents an original approach based on predictive coding theories that consider that the environment is perceived through the sensory consequences of an action in order to minimize the sensory prediction error. However, one action can be achieved with an infinite number of muscle activations. In order to simplify motor control, the nervous system sends action primitives, *i.e.*, basic functional modules that allow the generation of a wide repertoire of movements. Although evoked in the literature, no neurocognitive model of perception-action coupling determines the sensory consequences of action from the action primitives. Our future research will develop this new theoretical and methodological approach in order to build a neuro-biomechanical model of the perception-action coupling to better understand the interaction between our ability to construct representations of our environment and our ability to act in it.

Keywords: Perception-action coupling, Neurobiomechanical approach, Predictive coding, Action primitive, Electroencephalography, Electromyography.