



**HAL**  
open science

# Contributions à l'analyse des coordinations motrices chez l'humain

Nicolas A Turpin

► **To cite this version:**

Nicolas A Turpin. Contributions à l'analyse des coordinations motrices chez l'humain. Sciences de l'environnement. Université de la Réunion, 2025. <tel-05405774>

**HAL Id: tel-05405774**

**<https://hal.science/tel-05405774v1>**

Submitted on 9 Dec 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.



Copyright - All rights reserved

## **HABILITATION A DIRIGER DES RECHERCHES**

**École doctorale** : Sciences, Technologies et Santé

**Discipline** : Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives

---

# **Contributions à l'analyse des coordinations motrices chez l'humain**

---

*Présentée et soutenue publiquement par*

**Nicolas Alain Turpin**

*Le 7 Novembre 2025*

---

### JURY

|                          |                              |            |
|--------------------------|------------------------------|------------|
| Pr. Thierry Pozzo        | Université de Bourgogne      | Rapporteur |
| Pr. Thierry Paillard     | Université de Pau            | Rapporteur |
| Pr. Pascale Duché        | Université de Toulon         | Rapporteur |
| Pr. Leslie Decker        | Université de Caen Normandie | Examineur  |
| Pr. Marie-Paule Gonthier | Université de la Réunion     | Examineur  |
| Pr. Georges Dalleau      | Université de la Réunion     | Directeur  |

---



## *Remerciements*

---

*« Entrez par la porte étroite. »*

Matthieu 7.13

Je remercie tous mes collaborateurs, et en particulier ceux qui m'ont formé et servi d'exemple au cours de ce début de carrière : Bruno Watier, François Hug, Anatol G. Feldman et Georges Dalleau.

Les résultats de mes travaux de recherche, dont certains sont présentés dans ce document d'habilitation, ont été obtenus avec plusieurs collaborateurs dans les différents laboratoires où j'ai pu travailler. Sans tous les citer je remercie Arnaud Guével, Arnaud Dossat, Sylvain Durand, Sylvain Dorel, Pierre Moretto, Hélène Pillet, Isabelle Maroger, David Villeger, Antony Costes, Mickael Begon, Fabien Dal Maso, Romain Martinez, Yosra Cherni, Mariam Hajizadeh, Mindy Levin, Aditi Mullick, Lei Zhang, Daniele Piscitelli, Daniela Chan-Viquez, Sandeep Subramanian, Yosuke Tomita, Bruno Bonazzi, Laurent Réale, Teddy Caderby, Stéphane Uriac, Angélique Lesport, Jérémie Begue, Nicolas Peyrot, Alex Pérot, Antoine Mariani, Antonin Le Corre, Lucas Maladira et Nour Sghaier.

Je remercie tous mes autres collègues, et en particulier ceux dont les travaux n'apparaissent pas dans ce document (Florian, Chantal, Nathan, Muriel), ceux non cités plus haut mais avec qui des projets sont en cours (Joffrey, Cyril, Stefano), ceux qui m'entourent au quotidien, et les autres que je ne vois qu'à l'occasion de brèves visites en métropole ou à l'étranger.

Je remercie les étudiants de Licence et de Master de l'Université de la Réunion qui m'ont fait confiance pour l'encadrement de leurs stages et qui m'ont probablement plus aidé que l'inverse.

Un grand merci à Nicolas Peyrot et à Harry Boyer pour avoir expertisé ma demande (deux fois !).

Je remercie très chaleureusement Thierry Pozzo, Thiery Paillard, Pascale Duché, Marie-Paule Gonthier, Leslie Decker et Georges Dalleau pour avoir accepté d'expertiser ma demande d'habilitation. C'est un immense honneur de pouvoir présenter et défendre mon travail devant vous.

Je remercie aussi, le mot est faible, mon zézère, Mme Vanessa Turpin pour son amour et son soutien indéfectible.

Je dédie ce travail à Leyla et Hélié.



## Table des matières

---

|  |           |
|--|-----------|
| <b>Résumé de mon parcours .....</b>                                    | <b>3</b>  |
| <b>Introduction générale.....</b>                                      | <b>7</b>  |
| <b>I. Les synergies musculaires.....</b>                               | <b>9</b>  |
| Revue de littérature.....  | 9         |
| Ce que sont les synergies musculaires .....                            | 9         |
| Origine anatomique des synergies musculaires.....                      | 11        |
| Adaptation des synergies et de leur recrutement.....                   | 12        |
| Contributions : .....  | 15        |
| Lors de la thèse d'Antony Costes.....                                  | 17        |
| Lors de la thèse de Yosra Cherni .....                                 | 17        |
| Lors de mon postdoctorat à l'Université de Montréal.....               | 18        |
| Lors de la thèse de Stéphane Uriac .....                               | 18        |
| Discussion et perspectives : .....                                     | 19        |
| Quantifier les déficits moteurs .....                                  | 19        |
| Peut-on décrire les « vraies » synergies ? .....                       | 22        |
| Adaptation et adaptabilité des synergies .....                         | 24        |
| Conclusions .....  | 25        |
| <b>II. La théorie du point d'équilibre .....</b>                       | <b>27</b> |
| Revue de la littérature : .....  | 28        |
| Fondements de l'EPH.....   | 28        |
| Controverses et difficultés.....                                       | 33        |
| Contributions : .....  | 35        |
| Phénomène d'habituation.....   | 35        |
| Evaluation quantitative de la spasticité .....                         | 36        |
| Rôle du cortex dans la modulation du seuil du réflexe myotatique ..... | 36        |
| Identification des minimas globaux .....                               | 36        |
| Discussion et Perspectives : .....                                     | 37        |
| Mesure de la spasticité .....  | 37        |

|  |           |
|--|-----------|
| Modifications implicites de la commande motrice .....            | 39        |
| Autres mesures de $\lambda$ ?.....                               | 41        |
| Conclusions .....  | 42        |
| <b>III. Les synergies stabilisatrices de la performance.....</b> | <b>45</b> |
| Revue de la littérature :.....                                   | 46        |
| Définition des synergies stabilisatrices de la performance ..... | 46        |
| Un point sur la méthodologie .....                               | 46        |
| Où et quand observe-t-on des synergies stabilisatrices ? .....   | 49        |
| Contributions : .....  | 53        |
| Discussion et perspectives :.....                                | 54        |
| Analyse de la stabilité posturale.....                           | 54        |
| Limites et améliorations de la méthode d'analyse .....           | 58        |
| Conclusions .....  | 61        |
| <b>IV. Discussions finales.....</b>                              | <b>63</b> |
| <b>Références .....</b>  | <b>69</b> |
| <b>ANNEXES.....</b>  | <b>80</b> |
| Curriculum Vitae .....   | 81        |
| <b>Liste des abréviations.....</b>                               | <b>90</b> |

# Résumé de mon parcours

Je suis originaire de la Réunion. J'ai fait mes études supérieures (postbac) à l'**Université Paul Sabatier** de Toulouse (en Staps-mention entraînement sportif). J'ai passé mon doctorat et soutenu ma thèse à l'**Université de Nantes**, le 10 février 2012, sur le thème des coordinations musculaires, sous la direction d'Arnaud Guével (Université de Nantes), François Hug (Université de Nice) et Sylvain Durand (Université du Maine). Pendant cette thèse nous avons publié 6 articles utilisant l'analyse des synergies musculaires, technique qui était relativement nouvelle à l'époque. Après ma thèse, j'ai cumulé 2 années d'ATER, à Nantes, Albi/Rodez (Champollion) et Toulouse. Alain Hamaoui (Aujourd'hui Professeur à l'Université Paris-Saclay) m'a accueilli à Albi à l'**Université François Champollion** pour 6 mois. Cette durée n'avait pas permis d'engager des projets de recherche, mais j'ai effectué de nombreux enseignements (à Rodez !). Je remercie encore Alain pour cet accueil. J'ai obtenu un poste d'ATER pour 6 mois à Toulouse à l'**Université Paul Sabatier**. Bruno Watier et Pierre Moretto encadraient un étudiant brillant, i.e., Antony Costes. J'ai participé à une partie de ses expérimentations de thèse et nous avons publié plusieurs résultats intéressants, en particulier en utilisant des fonctions de coûts (somme d'EMG ou de couples articulaires), suggérant que la transition d'une position assise à une position danseuse en pédalage reflétait une tendance à l'optimisation des efforts. J'ai ensuite obtenu un contrat postdoctoral dans le laboratoire d'Anatol Feldman et Mindy Levin à Montréal au Canada (2014 – **Université McGill** et **Université de Montréal**). J'ai passé la première année à tenter d'analyser des données recueillies par une étudiante d'Anatol, sans succès. L'expérience consistait à étirer les muscles du coude (biceps ou triceps) à différentes vitesses alors que les muscles maintenaient initialement une charge légère de manière isométrique. Lors de l'étirement on voyait le réflexe myotatique suivi de périodes de silence relativement longues (>100ms), lesquelles survenaient quelque fois à des délais très courts après le début de l'étirement (35 ms). L'interprétation d'Anatol est qu'il s'agissait du phénomène de *clasp-knife* qu'on observait chez les personnes ayant des muscles spastiques. Anatol n'étant pas satisfait des analyses, nous avons tout refait (expériences et analyses). Les résultats étaient similaires mais nous avons aussi observé que l'évolution de la taille du réflexe avait un pattern très similaire aux courbes d'erreurs observées lors de tâches d'apprentissages. Ces résultats ont fait l'objet d'un article dans le Journal of Neurophysiologie et ils m'ont permis de comprendre que la régulation des réflexes était constante, complexe et fortement implicite. Mais l'objectif de ce post-doc était principalement

de faire le lien entre l'activité corticale de patients post-AVC et la régulation du seuil du réflexe myotatique. Ce fut un travail laborieux avec des manipulations longues mais plusieurs papiers ont finalement vu le jour (voir les contributions en partie II). On a montré en particulier une corrélation entre les modulations d'excitabilité corticale lors de gestes volontaires et les modulations du seuil du réflexe myotatique qui suggéraient un rôle du cortex moteur dans le contrôle du réflexe. J'ai travaillé sur d'autres projets avec des étudiants en thèse ou en postdoc au laboratoire (Aditi Mullick, Lei Zhang, Daniele Piscitelli, Daniela Chan-Viquez et Yosuke Tomita) et développé plusieurs programmes de traitement et tout ceci dans un cadre scientifique enrichissant (i.e., les mathématiciens, statisticiens et techniciens du Jewish Hospital de Laval et du centre de réhabilitation Lindsay-Gingras de Montréal). J'ai aussi eu l'opportunité de travailler quelques mois dans le laboratoire de Mickael Begon, qui est professeur au département de Kinésiologie de l'**Université de Montréal**. J'ai analysé des données sur un mouvement d'épaule. Les résultats ont suggéré qu'une synergie musculaire particulière coactivant de nombreux muscles antagonistes s'activait davantage lors des mouvements « excentriques » (prendre un objet d'une étagère haute vers une étagère basse) que lors des mouvements « concentriques » (du bas vers le haut). J'ai ensuite obtenu un poste de Maître de conférences à l'**Université de la Réunion** (2017) et j'ai intégré le laboratoire IRISSE, un laboratoire « d'ingénierie du sport et de la santé » dirigé à mon arrivée par Georges Dalleau. Les deux premières années ont été difficiles, avec beaucoup (beaucoup) de cours à donner. Néanmoins, j'ai continué mes collaborations avec Bruno Watier et Pierre Moretto (Université de Toulouse) sur un projet de biomécanique et nous avons obtenu un **financement ANR en 2018 (Cobot)**. Le projet avait pour but de permettre à des robots humanoïdes de collaborer avec des humains lors d'une tâche de transport de charge. Le projet s'est terminé en 2022. Les résultats étaient loin de ce qu'on avait ambitionné mais nous avons tout de même compris que les sujets qui manipulaient une charge ensemble se comportaient « comme une unité » et que l'étude du centre de masse du système constitué des deux sujets et de l'objet transporté suffisait à comprendre la dynamique du système. On a publié des résultats montrant que les sujets se désorganisaient au niveau individuel, i.e., ils n'ont plus un pattern optimal en termes de somme des moments et les synergies deviennent variables, ce qui suggère que les sujets s'ajustent « à leurs dépens » pour que l'objectif global soit atteint. Entre 2017 et maintenant, j'ai pu suivre de nombreux étudiants en Licence, en Master et en thèse. Concernant les thèses de doctorat, j'ai premièrement co-encadré Mme Angélique Lesport (2018 ; Nicolas Peyrot, Professeur au Mans aujourd'hui était son directeur officiel) et nous avons travaillé sur la notion de synergies, telles que décrites par Mark Latash (partie III du manuscrit). Elle a reçu une bourse de l'Université

de la Réunion, une autre du Japon pour aller visiter le laboratoire d'un collègue avec qui je travaille toujours, Yosuke Tomita. Les résultats de ses expérimentations de Master ont été publiés sous forme d'*abstract* au congrès de la société de biomécanique (France) et les expérimentations de thèse étaient en cours mais Mme Lesport a abandonné. J'ai ensuite co-encadré Mr Stéphane Uriac (2018), un professeur d'EPS passionné d'arts martiaux, qui voulait mieux comprendre sa discipline. Il a travaillé avec Georges Dalleau, son directeur officiel, et moi sur un article de revue sur les synergies musculaires (on voit une illustration de ses expérimentations de thèse sur une la dernière figure de l'article de 2021 – voir les contributions en partie D). Le cumul thèse + professorat d'EPS + entraîneur de *luta livre*, a rendu trop difficile sa poursuite en thèse et il a lui aussi abandonné. J'étais le co-directeur avec Pierre Moretto de Mme Nour Sghaier sur un projet de thèse lié au projet ANR CoBot (début 2019). Elle a obtenu sa thèse en 2023 avec 2 articles publiés et deux actes de congrès. J'ai aussi été co-encadrant de la thèse de Mme Jade Christen (2020), une étudiante remarquable, mais qui, pour des raisons personnelles a décidé elle aussi d'arrêter sa thèse. J'ai ensuite co-dirigé Mr Antonin Le Corre qui a débuté sa thèse en 2019 et l'a soutenue en décembre 2024. C'est un étudiant que je co-encadrerais avec Georges Dalleau depuis son Master 1. J'ai contribué à le former sur les stimulations électriques musculaires et il a fourni des résultats intéressants sur le thème de l'évaluation de la force critique (non présentés dans ce manuscrit). Antonin est aujourd'hui ATER à l'Université de la Réunion et nous tentons de publier les derniers résultats de la thèse (2 papiers). Enfin ces dernières années, j'ai profité de la venue d'un collègue et ami de longue date, Fabien Dal Maso, professeur à l'Université de Montréal, pour me lancer dans l'étude de l'activité corticale via EEG. Je co-encadre un étudiant en thèse sur ce sujet, M Phanuel Ayagapin (début de thèse : Octobre 2023). J'ai obtenu 557 k€ de financement pour réaliser des études mêlant synergies musculaires, stimulation cortico-spinales et EEG, chez des personnes saines et post-AVC, avec la collaboration de médecins/chercheurs du CHU de la Réunion et d'associations de patients (projet Syncro FEDER – début Novembre 2025). J'ai proposé un projet ANR sur les sujets sains qui a été refusé faute de données préliminaires, ce que j'ai commencé (janvier 2025) à acquérir avec du matériel que j'ai obtenu par un financement interne de l'UFR (AAP UFR SHE 2024). Le projet sera soumis à nouveau à l'ANR en Octobre 2026 (projet ANR-Cosy). J'ai aussi d'autres projets en maturation sur l'évaluation de la force critique et de l'activation volontaire chez les enfants atteints d'obésité (ANR-Volta), qui sera soumis, en première intention du moins, en Octobre 2026, et sur l'évaluation des capacités physique en escalade (projet très préliminaire). Bref, il n'a pas été simple de finir ce manuscrit, dont j'ai repoussé maintes fois la finalisation. Mais le voici. Bonne lecture.



# Introduction générale

Partons d'un constat : il est très difficile d'expliquer ou de se représenter le mouvement. Un exemple célèbre illustrant cette difficulté est le célèbre tableau *derby d'Epsom* où le peintre, Théodore Géricault, pourtant grand spécialiste des chevaux, peignait ces animaux dans des postures irréalistes. Le mouvement humain ou animal varie de manière significative dans des temps qui peuvent être inférieurs au 1/10 de seconde, il est constitué de nombreuses actions simultanées des jambes, des bras ou de la tête, et il est infiniment variable, puisqu'aucun geste, même pratiqué de manière intensive, n'est jamais reproduit à l'identique. Suite à ce constat on pourrait penser qu'il est impossible d'évaluer les coordinations motrices à l'œil nu. Pourtant, de manière assez paradoxale, les échelles d'évaluation qualitatives basées sur l'impression subjective des évaluateurs demeurent les « gold standards » pour la plupart des pathologies touchant la motricité, e.g., l'échelle de Berg, l'International Cooperative Ataxia Rating Scale (ICARS), l'Action Research Arm Test (ARAT), le Fugl-Meyer, etc. Les outils précis et quantitatifs manquent pour analyser la motricité humaine. Un des objectifs de cette habilitation est donc de présenter certains de ces outils et des pistes de recherche visant à leur amélioration et/ou à la création de nouveaux outils.

Ce projet n'est pas sans difficulté car notre compréhension des mécanismes qui sous-tendent le contrôle de la motricité humaine n'est pas complète et se heurte à au moins deux problèmes conceptuels majeurs.

Le premier est que les éléments à coordonner sont bien souvent infiniment redondants (Prilutsky et Zatsiorsky 2002) : les forces musculaires ou les angles articulaires peuvent être agencés d'une infinité de façon pour réaliser des objectifs moteurs similaires. C'est le fameux problème de Bernstein, ou problème des degrés de libertés : comment faire le choix d'une coordination particulière parmi une infinité de coordinations possibles ?

Le second problème est celui du contrôle de la dynamique du mouvement. Les lois de Newton sont complexes à intégrer pour notre système musculosquelettique et la dynamique du système neuromusculaire est « non-linéaire », permettant difficilement de comprendre comment le système nerveux central sélectionne les *inputs* adéquats pour réaliser les *outputs* désirés, notamment avec la précision et la vitesse avec lesquelles sont effectués les mouvements humains ou animaux.

Les *synergies musculaires* ont été présentées par certains comme une solution à ces deux problèmes : ils permettraient de réduire la redondance et donc la complexité du contrôle de la dynamique du système (nerveux-musculaire-squelettique). L'existence de synergies en tant que structure nerveuse est aujourd'hui avérée mais leur capacité à réduire la complexité du contrôle n'est pas clairement démontrée. Néanmoins, le développement de l'*analyse des synergies* a rendu possible la caractérisation du répertoire des coordinations musculaires et des applications sont attendues dans les champs de la réhabilitation et des déficits moteurs. Nous verrons l'état des connaissances, mes contributions et différentes pistes de recherche sur ce sujet en **partie n°1**.

La *théorie du point d'équilibre* a été proposée quant à elle pour expliquer le contrôle de la dynamique du système neuromusculaire. Comme son nom le suggère, la théorie propose un contrôle des points d'équilibre générés par le système neuromusculaire sous l'effet de la commande motrice. Les mécanismes proposés sont d'une grande élégance et seront rappelés en **partie n°2**. Cette théorie fournit aussi un cadre puissant pour l'analyse des coordinations en général et permet, en particulier, une quantification pertinente de la spasticité.

Dans la **partie n°3** j'aborderai l'évaluation de la capacité à exploiter la redondance musculosquelettique en utilisant l'approche dite UCM, pour *UnControlled Manifold*. Cette approche ne voit pas la multiplicité des degrés de libertés comme un problème mais comme un avantage. Elle fournit aussi des outils quantitatifs pour évaluer les capacités de contrôle des degrés de liberté du corps humain et indirectement la santé des structures nerveuses responsables directement ou indirectement du mouvement.

Je terminerai en **partie n°4** par une discussion visant la synthèse de ces trois grands axes théoriques, non reconciliés dans la littérature scientifique.

# I. Les synergies musculaires

*A large part of coordination consists in the orderly combining of reflexes.*

Sir Charles Scott Sherrington (1906)

Les synergies dont nous allons parler dans ce chapitre font référence à des activités musculaires, à des moments articulaires ou encore à des angles articulaires qui covarient en amplitude. Cette définition simple et générale correspond au sens étymologique du terme, *συνεργία*, qui signifie « travailler ensemble ». Les synergies ainsi définies sont omniprésentes dans le mouvement animal. Il est relativement rare par exemple qu'une articulation bouge seule et il est encore plus rare que les muscles s'activent de manière individuelle : ils le font le plus souvent « en synergie ».

Les synergies apparaissent comme des contraintes (McKay et Ting 2008) : elles lient les évolutions des degrés de libertés entre eux. On a spéculé sur la possibilité que les synergies observées via EMG puissent représenter les « vrais » degrés de libertés dans le contrôle de la motricité, c'est-à-dire représenter des *primitives motrices* ou des *modules*. C'est essentiellement l'idée de Sherrington, cité ci-dessus, qui a supposé que des coordinations complexes pouvaient émerger d'un agencement adéquat d'éléments simples, des réflexes en l'occurrence. Il existe de nombreux résultats permettant d'attribuer aux synergies extraites lors de mouvements, et aux synergies musculaires en particulier, le statut de primitives motrices formant un répertoire moteur dans lequel on viendrait piocher pour réaliser des mouvements complexes (Flash et Hochner 2005; Bizzi *et al.* 2008).

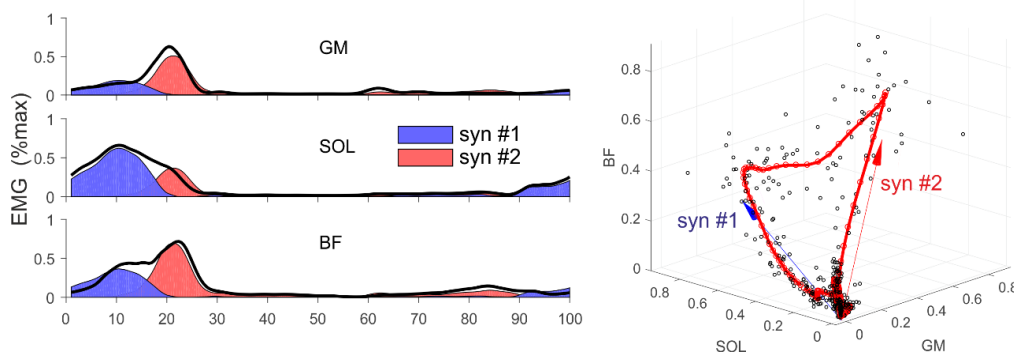
Les études fondamentales sur les synergies motrices ont permis l'émergence de techniques d'analyse qui facilitent aujourd'hui la caractérisation des coordinations motrices. Plusieurs équipes dans le monde travaillent actuellement sur l'utilisation de l'*analyse des synergies* pour évaluer de manière quantitative les déficits moteurs associés à différentes pathologies du système nerveux central (Steele *et al.* 2015).

## Revue de littérature

### *Ce que sont les synergies musculaires*

La notion de synergies musculaires était déjà utilisée par des chercheurs de la fin 19-ième, début 20-ième siècle comme *Duchenne de Boulogne* (1806-1875) (Clarac *et al.* 2009) ou *Nikolai Alexandrovich Bernstein* (1896-1966) (Feldman et Meijer 1999) avec une définition simple :

ce sont des muscles qui s'activent ensemble pour réaliser une fonction donnée. Lorsqu'on observe les activations musculaires par EMG de surface lors de divers mouvements, on peut voir qu'elles sont formées d'une succession de bouffées d'activité engageant chacune plusieurs muscles. L'enveloppe de ces bouffées possède bien souvent un profil en forme de cloche et ces bouffées sont organisées de manière séquentielle formant la *structure temporelle* des activations musculaires. Les muscles activés lors de chaque bouffée s'activent « en synergie » et on montre que les muscles activés maintiennent une relation stable entre leurs niveaux d'activité malgré quelquefois de grandes variations en termes de contraintes mécaniques. La relation entre ces niveaux d'activité correspond mathématiquement à une structure de covariation, c'est la *structure dite spatiale* des activations musculaires. Une structure spatiale est observable au niveau des EMG de plusieurs muscles aussi bien en conditions isométriques que dynamiques et on peut la représenter par un ensemble de vecteurs dans un espace multidimensionnel (**Figure 1.1**). Ces vecteurs sont ce qu'on appellera ici *des synergies*.



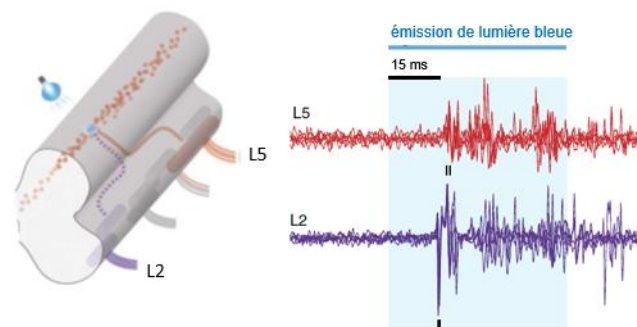
**Figure 1.1. Représentation des synergies dans l'espace des activations musculaires.** J'ai représenté à gauche les profils d'activité de 3 muscles au cours du temps (traits noirs), ici lors d'une tâche d'aviron. **GM** : *gastrocnemien medialis*, **SOL** : *soléaire*, **BF** : *biceps femoris*. On y remarque 2 vagues successives (bleue et rouge) qui correspondent à l'activation simultanée de ces 3 muscles, mais dans des proportions différentes. Ces vagues correspondent à l'activité de deux synergies, syn 1 et syn 2. L'activité des muscles peut être représentée comme des points dans l'espace des activations musculaires (à droite). Chaque point représente le niveau d'activation des muscles à un temps  $t$  donné. Les points ne s'organisent pas de manière aléatoire dans toutes les dimensions (i.e., sur tous les axes) mais possèdent des directions d'évolution préférentielles. Ces directions, identifiées comme les *vecteurs de synergies* (vecteurs unitaires), définissent la structure spatiale des synergies musculaires. L'activation des muscles individuels peuvent être exprimées comme une combinaison (linéaire) des vecteurs des synergies. On peut noter la réduction de l'espace des activations musculaires possibles (3D  $\rightarrow$  2D) que suggère l'existence de vecteurs de synergies.

Cette représentation des synergies par des vecteurs suggère que les synergies peuvent se combiner *linéairement*, c'est-à-dire que les activations musculaires issues de l'activation des synergies « anatomiques » se somment simplement sans interagir les unes avec les autres. C'est surprenant mais ce modèle simple apparaît valide dans la majorité des cas. On montre

expérimentalement une forte linéarité des réponses en termes d'EMG ou de forces suite à des stimulations simultanées de zones du cortex moteur ou de la moelle épinière activant chacune des synergies distinctes (Mussa-Ivaldi *et al.* 1994; Ethier *et al.* 2006; Yaron *et al.* 2020).

### ***Origine anatomique des synergies musculaires***

Les structures spatiales et temporelles observées au niveau périphérique *via* EMG naissent des connectivités structurelles (infrastructure) et apparentes (facilitation/inhibition des réseaux) du système nerveux central et de la dynamique de fonctionnement des circuits neuronaux. Les neurones du cortex moteur ou du tronc cérébral par exemple ont des projections divergentes vers différents niveaux de la moelle épinière, en faisant synapse directement ou indirectement avec les motoneurons (Holstege et Kuypers 1987; Lemon 2008). Réciproquement, les mêmes motoneurons sont directement ou indirectement innervés par plusieurs de ces structures (Riddle et Baker 2010), formant ainsi un réseau redondant. Les connexions indirectes sont réalisées grâce à des groupes d'interneurones dans la moelle épinière dont certains, nommés interneurones prémoteurs, organisent l'activité simultanée de pools de motoneurons situés à des niveaux différents de la moelle épinière (Levine *et al.* 2014; Takei *et al.* 2017)– **Figure 1.2.**



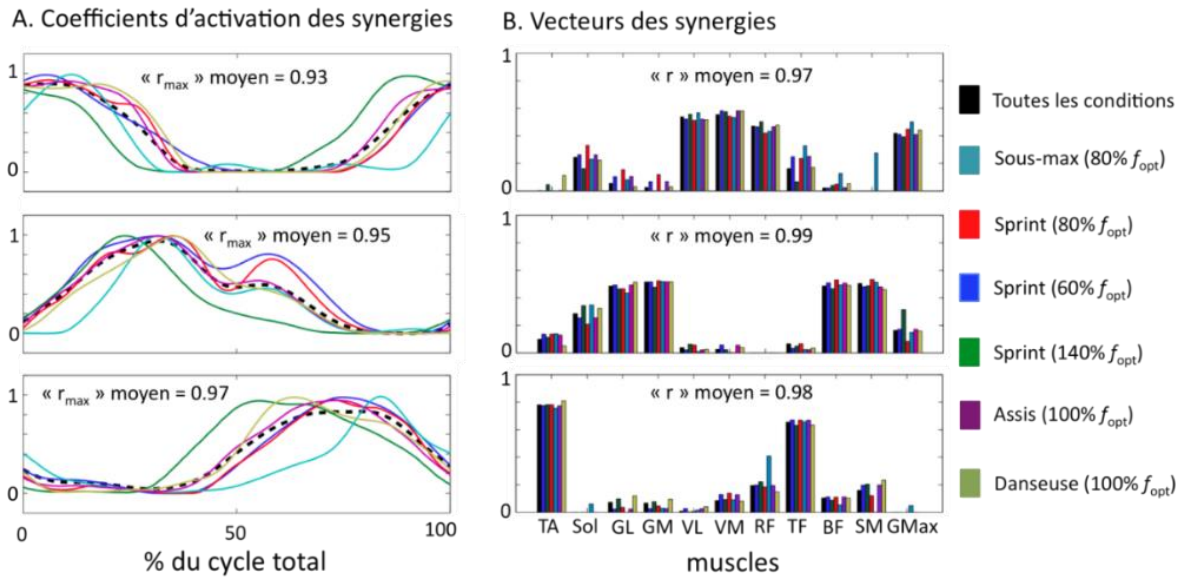
**Figure 1.2. Neurones prémoteurs de la moelle épinière.** En utilisant une technique appelée optogénétique, Levine *et al.* (2014) ont pu mettre en évidence dans les cornes dorsale et ventrale de la moelle épinière la présence d'interneurones qui permettent l'activation quasi-simultanée de pools de motoneurons situés à des niveaux très différents, i.e., 2<sup>ème</sup> et 5<sup>ème</sup> lombaires ici (L2 et L5). I et II indiquent les moments où les premiers potentiels d'actions des motoneurons sont mesurés. L'émission de lumière bleue engendre la dépolarisation d'interneurones chez des souris qui ont été modifiées génétiquement pour que ces interneurones répondent à cette lumière. Modifié à partir de Levine *et al.* (2014).

Les synergies les plus robustes, c'est à dire montrant des corrélations fortes et systématiques, impliquent en général des muscles assez proches comme le vaste latéral et le vaste médial (Alessandro *et al.* 2020). Mais d'un point de vue fonctionnel tous les muscles du corps peuvent virtuellement appartenir à une même synergie. Les synergies complexes semblent émerger d'un recrutement simultané de plusieurs synergies plus simples, et les structures anatomiques

responsables de ces dernières sont logées vraisemblablement au niveau du tronc cérébral et de la moelle épinière (Amundsen Huffmaster *et al.* 2018; Desrochers *et al.* 2019; Yang *et al.* 2019). Il a été montré que des connexions cortico-corticales (horizontales) pouvaient être impliquées dans la genèse de synergies complexes en liant fonctionnellement différents sites corticaux impliqués chacun dans l'activation de synergies distinctes (Ethier *et al.* 2006). Les cortex prémoteur et moteur semblent être particulièrement importants pour recruter et sculpter les synergies complexes de manière adéquate (Kargo et Nitz 2003; Capaday 2004; McNamara *et al.* 2007; Rana *et al.* 2015). Les synergies anormales pourraient quant à elles provenir d'un manque d'inhibition par le cortex de synergies normalement silencieuses ou d'un recrutement par défaut de synergies non appropriées (Davis *et al.* 2004; Vainio 2019). Par exemple, les personnes chez qui le cortex moteur a été lésé utilisent davantage les structures du tronc cérébral (ex., formation réticulée) pour contrôler leurs membres supérieurs, entraînant des synergies plus « grossières » – par ex. mobilisation de l'épaule + coude + poignet lors de la flexion volontaire du coude – peut-être à cause du caractère plus diffus des projections de ces systèmes par rapport aux projections du cortex moteur (McPherson *et al.* 2018a). L'incapacité à inhiber les réseaux de neurones corticaux adjacents à ceux requis pour la tâche motrice (*surround inhibition*) sont associés à certaines dystonies comme la dystonie focale de la main (Sohn et Hallett 2004), un trouble caractérisé par des contractions involontaires des muscles de la main et de l'avant-bras lorsque la personne commence à utiliser sa main. La contraction involontaire des muscles homologues controlatéraux (*mouvements miroirs*) est aussi plus fréquente lorsqu'on est fatigué, que le niveau de force est élevé ou lorsque la tâche motrice est complexe (Zijdewind et Kernell 2001; Addamo *et al.* 2007; Morrison *et al.* 2019), ce qui est associé à une activité supérieure et bilatérale du cortex moteur lors de telles activités (Verstynen *et al.* 2005; Jiang *et al.* 2012). Il a été suggéré qu'un manque d'inhibition interhémisphérique (Hübers *et al.* 2008) ou que le recrutement de structures sous-corticales moins flexibles (Ejaz *et al.* 2018) pouvaient être à l'origine de ces mouvements miroirs.

### ***Adaptation des synergies et de leur recrutement***

Les synergies et le timing de leurs activations peuvent s'adapter très rapidement, en quelques essais voire en quelques secondes seulement (Berger *et al.* 2013; Berger *et al.* 2022; Park et Caldwell 2022). Une observation robuste est que l'amplitude et le timing d'activation des synergies sont beaucoup plus rapidement modifiés que les vecteurs des synergies (**Figure 1.3**).



**Figure 1.3. Adaptations de la structure temporelle aux contraintes de la tâche.** Trois synergies (chaque ligne) ont été extraites lors d'une activité de pédalage effectuée dans différentes conditions de fréquences de pédalage, de puissance et de position (assis/danseuse) chez une population experte. Les coefficients d'activation des synergies à gauche correspondent aux profils temporels d'activation des synergies dans le cycle (normalisés en amplitude) (A). Le temps a été normalisé de 0 à 100% d'un cycle de pédalage. Les coefficients des vecteurs des synergies, donnant les *poinds* des muscles, sont à droite (B). Ce sont ici des *vecteurs unitaires*. Ces données montrent une grande stabilité des vecteurs des synergies malgré les variations de conditions, alors que le timing d'activation des synergies (en A) varie selon les conditions. Les coefficients de corrélations moyens entre vecteurs des synergies ou entre les coefficients d'activations sont indiqués. Le  $r_{\max}$  correspond au coefficient de corrélation après que le décalage temporel ait été pris en compte. TA, tibialis anterior; SOL, soleus; GL, gastrocnemius lateralis; GM, gastrocnemius medialis; VL, vastus lateralis; VM, vastus medialis; RF, rectus femoris; TF, tensor fascia latae; BF, biceps femoris; SM, semimembranosus; GMax, gluteus maximus.  $f_{\text{opt}}$ =fréquence de pédalage optimale. Modifié à partir de Hug *et al.* (2011).

Des travaux de différentes natures ont suggéré que les adaptations des aspects temporels (séquençage des actions) et spatiaux (les synergies musculaires) des coordinations étaient indépendantes (Zanone et Kelso 1997; Kargo et Giszter 2008; Yokoi et Diedrichsen 2019). Les activations des synergies (aspects temporels) sont plus adaptables que les synergies elles-mêmes (aspects spatiaux) : c'est un argument clef en faveur de l'hypothèse de modularité du contrôle des activations musculaires, c'est à dire de l'existence de primitives motrices comme base des coordinations musculaires complexes (Berger *et al.* 2013; Jacobs *et al.* 2018; Spomer *et al.* 2022). Les adaptations spatiales et temporelles peuvent se faire en quelques essais seulement mais plusieurs semaines voire plusieurs années semblent nécessaires pour optimiser les patterns d'activation musculaires et les rendre robustes. Le patron de marche par exemple se développe rapidement dans les 6 mois après le début de la marche avec l'apparition de synergies supplémentaires par rapport à celles qui sont observées spontanément à la naissance

(*réflexe primitif de marche*), mais ce patron s'optimise lentement, jusqu'à l'âge de 8-10 ans, avec un affinement du timing des activations musculaires permettant en particulier d'améliorer la conservation de l'énergie mécanique au fil des pas (Lacquaniti *et al.* 2012).

Certains résultats suggèrent fortement que les synergies s'adaptent en se recombinaut à partir d'un répertoire de synergies existantes, voire préexistantes, c'est à dire innées (Yang *et al.* 2019). Il a été suggéré que les vecteurs des synergies étaient modifiés par des dissociations (*synergy fractionation*) et des associations (*synergy merging*) de synergies « primordiales », et que tout ceci serait orchestré par les cortex moteur et prémoteur (Capaday 2004; Cheung *et al.* 2020). Des patterns variés d'association et de dissociation des synergies observées chez des sujets sains pourraient expliquer les patterns anormaux observés chez les patients post-AVC par exemple (Cheung *et al.* 2012), suggérant que les synergies anormales ne sont qu'une combinaison différente des synergies normalement présentes chez les individus sains. L'expertise dans certaines activités locomotrices semble être associée à des patterns d'associations particuliers et on observe parfois moins de synergies (-1) chez les experts par rapport aux non-experts (Hug *et al.* 2011; Cheung *et al.* 2020). Lors de la course, on montre chez les experts une plus grande prévalence d'une synergie associant les extenseurs de la hanche, du genou et de la cheville par exemple (Cheung *et al.* 2020), ce qui pourrait permettre une plus grande raideur mécanique et augmenter l'efficacité du geste. Même si le nombre de synergie n'est pas moindre, on note en aviron que la synergie impliquée dans la poussée des jambes (*leg drive*) fait participer davantage des muscles des bras chez les experts par rapport aux non-experts (Turpin *et al.* 2011). Les poids associés aux muscles antagonistes, qui diminuent en général l'efficacité mécanique/énergétique du geste, sont souvent plus faibles chez les experts (e.g., voir Sawers *et al.* (2015) en danse, ou Kim *et al.* (2018b) chez des joueurs de hockey). Il semble donc exister des structures des synergies favorables à la performance motrice et modifiables par l'expérience.

Les synergies sont adaptables, et ce, même chez les patients atteints de lésions neurologiques (Hesam-Shariati *et al.* 2017; Pierella *et al.* 2020). De plus, certains résultats suggèrent que les synergies s'adaptent de telle sorte qu'elles soient généralisables à plusieurs tâches ou conditions (Gentner *et al.* 2010; Sawers *et al.* 2015). Les études effectuées lors de mouvements de pointage avec le bras avaient déjà suggéré que les patterns de covariations entre les différents moments articulaires (épaule et coude) pouvaient simplifier le contrôle de la dynamique des segments en minimisant les ajustements nécessaires des synergies dans différentes conditions (Hollerbach et Flash 1982; Sande de Souza *et al.* 2009). Il se pourrait donc que les synergies s'adaptent pour

tendre vers une structure spatiale « moyenne » permettant un compromis entre les différentes tâches motrices habituellement réalisées par l'individu (Poggio et Bizzi 2004). La spécificité des combinaisons ainsi établies par les expériences individuelles pourrait théoriquement expliquer le caractère individuel des coordinations musculaires (Torres-Oviedo et Ting 2010; Turpin *et al.* 2011). Une conséquence théorique est que pour toute nouvelle tâche, les synergies utilisées vont être biaisées par le répertoire des synergies précédemment acquises. Ce type de biais n'aurait rien d'étonnant et cela a été observé fréquemment par ailleurs (Walter et Swinnen 1994; Thoroughman et Shadmehr 2000).

Concernant la structure temporelle, ce que l'on peut noter c'est une plus grande régularité des patrons temporels chez les experts par rapport aux non-experts. C'est-à-dire qu'on observe chez les experts une plus faible variabilité des patrons temporels aux niveaux musculaires, cinématiques ou cinétiques entre les essais/cycles (Chapman *et al.* 2008; Turpin *et al.* 2011; Sawers *et al.* 2015). On peut supposer que cette régularité reflète une plus forte structuration de la séquence temporelle avec laquelle sont recrutées les synergies. Cette structure pourrait d'autre part former des attracteurs, c'est-à-dire des patterns stables vers lesquels convergent spontanément les coordinations (Hogan et Sternad 2012). Malgré tout, la régularité la plus évidente semble concerner les aspects spatiaux des coordinations (**Figure 1.3**).

Les lois qui régissent les adaptations des synergies ou de leur recrutement doivent être éclaircies mais on sait que ces adaptations nécessitent l'exploration active de nouvelles coordinations, que les feedbacks extero- et proprioceptifs les influencent et que les contraintes mécaniques peuvent forcer à des adaptations spécifiques (Merritt *et al.* 2012; De Marchis *et al.* 2013; Selinger *et al.* 2019; Berger *et al.* 2022; Hinnekens *et al.* 2023; Li *et al.* 2023; Seo *et al.* 2023; Spomer *et al.* 2023). D'un point de vue clinique comprendre comment les synergies s'adaptent et se recombinent entre elles pourraient permettre d'améliorer la prise en charge des patients montrant des synergies anormales ou anormalement recrutées (Hong *et al.* 2021). Il s'agirait alors de mettre en place les conditions optimales de réalisation lors des exercices de réhabilitation. Il reste à faire une revue complète des résultats existants afin de mieux diriger les futures recherches. Une piste basée sur les stimulations corticales et spinales est proposée en fin de discussion.

## **Contributions :**

La revue de littérature de cette HDR a été utilisée en partie pour l'écriture de deux chapitres de livre (Traité de biomécanique– 2<sup>nd</sup> édition, à paraître chez PUF). Mes contributions dans ce

champ consistant en 12 articles publiés dont une revue de littérature et plusieurs actes de conférences (Voir CV). Plus spécifiquement :

*Lors de ma thèse*

1. Hug F, **Turpin NA**, Dorel S, Guével A. (2012) Smoothing of electromyographic signal can influence the number of extracted muscle synergies. *Clinical Neurophysiology*. 123 (9), p.1895-1896 (IF: 2,979)
2. Hug F, **Turpin NA**, Couturier A, Dorel S. (2011). Consistency of muscle synergies during pedaling across different mechanical constraints. *Journal of Neurophysiology* 106(1): 91-103 (IF: 2,887)
3. **Turpin NA**, Guével A, Durand S, Hug F. (2011). Fatigue-related adaptations in muscle coordination during a cyclic exercise in humans. *Journal of Experimental Biology*. 214 (Pt 19): 3305-14 (IF: 3,185)
4. **Turpin NA**, Guével A, Durand S, Hug F. (2011). No evidence of expertise-related changes in muscle synergies during rowing. *Journal of Electromyography and Kinesiology*. (21): 1030–1040 (IF: 2,028)
5. **Turpin NA**, Guével A, Durand S, Hug F. (2011). Effect of power output on muscle coordination during rowing. *European Journal of Applied Physiology*. 111(12): 3017-3029 (IF: 2,226)
6. Hug F, **Turpin NA**, Guével A, Dorel S. (2010). Is interindividual variability of EMG patterns in trained cyclists related to different muscle synergies? *Journal of Applied Physiology*. 108(6): 1727-36 (IF: 3,056)

Les études 3,4 et 5 ont montré qu'en aviron et pour les 21 muscles enregistrés, 3 synergies principales étaient présentes, à la fois chez les novices et chez les experts en aviron. Ces synergies étaient modulées simplement en amplitude pour augmenter la puissance fournie lors de l'exercice (papier 5). Ces synergies sont très probablement des synergies combinées (merged synergy). La comparaison experts et novices (papier 4) a montré des différences de compositions (synergies des jambes comprenant davantage de poids associés à des muscles du bras) et des différences de variabilité (expert moins variable en termes de timing). La fatigue (un 2000m en all-out ; papier 3) ne modifiait pas de manière radicale la structure des synergies malgré ce qui pouvait être attendu des altérations (supposées) du signal EMG lui-même avec la fatigue. Ce qu'apportent ces papiers c'est l'idée que même des synergies complexes (composées/merged) peuvent être robustes aux variations de conditions (fatigue, puissance). Les papiers 1, 2 et 6 portent sur les synergies en pédalage. Les résultats sont similaires à ceux observés en aviron et dans la littérature en général, c'est à dire que les contraintes de la tâche ont peu d'effets sur la structure des synergies, alors que le timing et l'amplitude des synergies peuvent varier (papier 2). Le papier 6 montre qu'entre plusieurs experts les variabilités qu'on observe au niveau de l'activité musculaire viennent de synergies interindividuelles différentes mais activées avec un timing très similaire. Le nombre de synergies étaient de 3 chez ces experts en pédalage. Le papier 1 est un papier méthodologique qui montre que la détermination des

synergies est sensible au traitement des EMGs (fréquence de coupure du filtre passe-bas) et au critère utilisé pour déterminer le nombre de synergies présentes. Plusieurs de ces problèmes méthodologiques ont été abordés dans une revue de littérature (Turpin *et al.* 2021).

### ***Lors de la thèse d'Antony Costes***

Plusieurs publications ont été effectuées dans le cadre de la thèse d'Antony Costes (PhD) sur le pédalage dont deux ont porté explicitement sur la notion de synergies musculaires. Antony était étudiant en thèse sous la direction de Bruno Watier et Pierre Moretto (Université de Toulouse).

1. **Turpin NA**, Costes A, Moretto P, Watier B (2017) Can muscle coordination explain the advantage of using the standing position during intense cycling? *Journal of Science and Medicine in Sport* 20 (6):611-616. (IF : 3,857)
2. **Turpin NA**, Costes A, Moretto P, Watier B (2017) Upper limb and trunk muscle activity patterns during seated and standing cycling. *Journal of Sports Science* 35 (6):557-564. (IF : 2,539)

Le premier article décrit l'organisation des synergies musculaires des muscles de la cuisse et de la jambe chez des novices en pédalage. On modélise très bien les activités musculaires comme résultant de 4 synergies (contrairement aux experts chez qui on n'en trouve que 3). Le premier papier montre que l'augmentation de la puissance et le passage en danseuse se fait en modulant le niveau d'activité et le timing de synergies similaires entre les deux positions. Rien de fondamentalement nouveau. Les résultats originaux sont que le passage en danseuse consistait en une redistribution d'activité entre les synergies qui permettaient de diminuer le cout EMG pour la plupart des muscles engagés. La papier 2 décrit l'organisation de 3 synergies supplémentaires pour les muscles du haut du corps, une pour la stabilisation latérale du tronc, une qui permet de tirer verticalement sur le guidon et une dernière qui supporte le poids du haut du corps. Un couplage entre les synergies musculaires du haut et du bas du corps a été suggéré dans cette étude (Turpin et Watier 2020).

### ***Lors de la thèse de Yosra Cherni***

1. Cherni, Yosra, Maryam Hajizadeh, Fabien Dal Maso, **Nicolas A. Turpin** (2021). Effects of Body Weight Support and Guidance Force Settings on Muscle Synergy during Lokomat Walking. *European Journal of Applied Physiology*. (IF: 2,917)

Yosra (PhD) était étudiante en thèse à l'Université de Montréal et travaillait sur les enfants paralysés cérébraux. Je l'ai encadrée pour ce travail sur les synergies. Cet article décrit les synergies utilisées lors de la marche naturelle comparées à celles utilisées lors de la marche dans un Lokomat®, un appareil robotisé qui soutient le poids de corps et aide à la marche. On a pu montrer que les contraintes mécaniques imposées par le Lokomat® induisent des modifications fines des synergies. La structure temporelle des activations était, quant à elle, très

altérée. Il était néanmoins étonnant de voir que de telles contraintes, modifiant de manière si drastique les activations musculaires, n'altèrent que si peu les synergies. J'ai continué à collaborer avec Yosra qui est maintenant professeure adjointe à l'université de Montréal (Dussault-Picard *et al.* 2024).

#### ***Lors de mon postdoctorat à l'Université de Montréal***

1. **Turpin NA**, R. Martinez, M. Begon. (2020). Shoulder muscle activation strategies differ when lifting or lowering a load. *European Journal of Applied Physiology*. 120 (11), 2417-2429. (IF: 2,917)

Mickaël Begon, chez qui j'ai travaillé pendant plusieurs mois à Montréal, avait l'idée de travailler sur les synergies impliquées lors d'un geste de manutention (soulever de boîtes d'une étagère à une autre ; analyse des muscles de l'épaule). J'ai proposé d'analyser ses données en me focalisant sur les différences d'activation entre la phase concentrique et la phase excentrique du mouvement. Ce que montre cette étude c'est une organisation très similaire des synergies entre les deux phases, ce qui n'était pas une évidence étant donné les fortes inhibitions des motoneurones lors des contractions excentriques. Deux synergies ont été trouvées ici. Une des deux synergies impliquait de manière importante des antagonistes et on l'a catégorisé comme étant une synergie stabilisatrice. Cette synergie était significativement plus activée lors de la phase excentrique. L'identification de cette synergie stabilisatrice n'a été possible que chez 3/4 des sujets, et pour les autres tous les muscles s'activaient « d'un seul bloc » (=1 synergie seulement). L'analyse des synergies a donc permis de mettre en évidence des activités indépendantes des muscles stabilisateurs et des « *prime movers* » chez une partie des sujets. Il reste à comprendre l'impact fonctionnel d'une telle dissociation.

#### ***Lors de la thèse de Stéphane Uriac***

1. **Turpin Nicolas A.**, Stéphane Uriac, Georges Dalleau. (2021) How to improve the muscle synergy analysis methodology? *European Journal of Applied Physiology*. 120-1-17 (IF: 2,917)

Stéphane est un enseignant d'EPS avec qui on a travaillé sur un projet visant à identifier les synergies en boxe (directeur : Georges Dalleau, moi en co-direction). Dans un premier temps nous avons travaillé sur une revue de littérature et il semblait important au vu des papiers qu'on me demandait d'expertiser à l'époque, de faire un point sur la méthodologie utilisée pour extraire les synergies. On met en avant dans cette revue que des filtres excessifs de l'EMG (*low-pass* <5Hz, fréquemment observés dans la littérature) altèrent la structure des synergies, que l'absence d'une normalisation adéquate (rarement faite dans la littérature) peut limiter les comparaisons entre les sujets, que l'identification des synergies nécessite une exploration de

l'espace qu'ils délimitent (ce qui se fait en imposant des variations « substantielles » de leurs niveaux d'activité) et que la détermination du nombre de synergies nécessite de préciser si on s'intéresse aux aspects spatiaux ou temporels, puisque ces deux aspects sont souvent mélangés dans les analyses.

## **Discussion et perspectives :**

L'existence des synergies musculaires au niveau anatomique est une évidence aujourd'hui mais l'EMG de surface ne permet probablement pas de les identifier. Ce qu'on identifie ce sont plus probablement des synergies complexes (*merged synergies*) et des synergies limites (expliquées plus bas). Les données issues de mes contributions suggèrent principalement que les synergies complexes sont modulées en bloc/comme une unité en termes d'amplitude et de timing sans modifications majeures de leur structure pour une tâche donnée.

Les axes d'études importants à envisager sont 1) la quantification les déficits moteurs et des capacités motrices en utilisant l'analyse des synergies et 2) l'identification des mécanismes par lesquels les synergies peuvent être modifiées.

### ***Quantifier les déficits moteurs***

La simple comparaison, via des méthodes de corrélation ou de validation croisée, des synergies ou de leurs patterns d'activation dans le temps entre des sujets sains et des sujets atteints de pathologies permet de quantifier les déficits moteurs (Vergara-Diaz et al. 2025 ; Kwok et al. 2025). Une étude récente a utilisé plusieurs indices basés sur les aspects spatiaux et temporels pour comparer des patients post-AVC et des sujets sains de même âge et les résultats ont suggéré que les indices basés sur la comparaison des synergies ou des sous espaces qu'elles décrivent sont plus pertinents que d'autres basés sur les aspects temporels pour évaluer les déficits moteurs dans cette population ( $r^2 \cong 0.54$  entre ces indices et l'échelle de Fugl-Meyer; Kwok et al. 2025).

Une des notions largement utilisées dans la quantification des déficits moteur est celle de *complexité* (Clark et al. 2010). Le *dynamic motor control index* (**DMC**) construit par Katherine Steele et collaborateurs quantifie par exemple la complexité des bouffées EMG lors d'une tâche motrice (Steele et al. 2015; Schwartz et al. 2016; Collimore et al. 2021). Plus précisément le DMC mesure la similitude des patterns des différents muscles avec le pattern moyen tous muscles confondus, ce qui se calcule en utilisant la variance expliquée par la première synergie (VAF(1)), i.e., l'indice est proportionnel à  $1 - \text{VAF}(1)$ . Les synergies chez les personnes post-

AVC sont souvent les mêmes que chez les personnes normales mais elles sont recrutées selon un pattern temporel simplifié, i.e., avec moins de vagues d'activations (Clark *et al.* 2010; Acuña *et al.* 2022), induisant un DMC plus faible. Cette quantité est, par construction, sensible à la distribution de la variance entre les synergies et au niveau de covariation entre les activations des synergies (Kaufmann *et al.* 2024). C'est donc une mesure ambiguë par nature. Les études montrent par ailleurs que le DMC n'explique qu'une part très modeste de la variance en termes de déficit<sup>1</sup>. ( $r^2 < 0.25$  pour la vitesse de marche – e.g., Sorek *et al.* (2023)). On a néanmoins observé que la VAF(1) ne variait pas en imposant des contraintes mécaniques lors de la marche chez des sujets sains (Lokomat® ; Cherni *et al.* 2021) alors qu'elle peut diminuer d'environ 10% par exploration de nouvelles coordinations si des feedbacks sont présents (Spomer *et al.* 2023). La VAF(1) n'est pas une mesure statique, et une piste est donc d'évaluer les capacités à modifier le DMC ou la VAF(1) lorsqu'on modifie les conditions d'exercice (ajout de feedbacks, contrainte de précision). On trouve d'autres mesures sous le nom de complexité, comme celles impliquant la notion de dimensions fractales<sup>2</sup>. Ces analyses ne caractérisent pas les coordinations intermusculaires mais les mesures qui en découlent semblent permettre de différencier les cas pathologiques et les cas sains (Singh *et al.* 2023).

Le nombre de synergies a aussi été associé à la notion de complexité des coordinations. Le plus souvent, ce nombre est d'autant plus réduit que les déficits moteurs sont importants, i.e., -1 ou -2 (Clark *et al.* 2010; Funato *et al.* 2022; Ortega-Auriol *et al.* 2025), et il augmente avec la maturation du patron de marche par exemple, i.e., +2 (Sylos-Labini *et al.* 2022). Mais même si on oublie la difficulté à choisir ce nombre (Turpin *et al.* 2021), il s'agit d'un chiffre entier, il ne peut pas être très discriminant et les variations sont faibles entre les sujets, i.e.,  $\Delta \leq 6$ , e.g., Ortega-Auriol *et al.* (2025)<sup>3</sup>. De plus son interprétation n'est pas simple. On s'attendrait par exemple à moins de synergies chez des novices par rapport à des experts dans une activité donnée, ce que suggère l'idée de gel des degrés des libertés de Bernstein (Latash 2010). Cependant on peut trouver le contraire (Cheung *et al.* (2020) ; ou Hug *et al.* (2011)/experts vs. Turpin *et al.* (2017a)/ non-entraînés). L'étude de Cheung *et al.* (2020), faite sur la course à pied montre que le nombre de synergies tend à augmenter chez les adultes par rapport aux

---

<sup>1</sup> Une difficulté étant de savoir ce qui constitue une mesure fiable des déficits. Dans l'étude de Schwartz il s'agissait de la vitesse de marche et d'un indice de déviation du pattern de marche par rapport à des individus sains.

<sup>2</sup> Pour les analyses temporelles, le principe est de mesurer les corrélations qu'une courbe (enveloppe EMG par ex.) possède avec elle-même sur différentes fenêtres temporelles. Une courbe est dite complexe si très peu de corrélations sont trouvées : une sinusoïde est peu complexe, du bruit blanc est très complexe. En particulier, un signal est dit complexe si son spectre de Fourier possède de nombreuses composantes.

<sup>3</sup> Pour avoir un plus grand pouvoir discriminant ces études utilisent des filtres pass-bas moins sévères ( $>10\text{Hz}$ ) et des critères de sélections des synergies plus souples (VAF $\geq 80\%$  par exemple au lieu de 90%).

adolescents (+1 synergie) mais il tend à diminuer ensuite avec l'expertise chez l'adulte (-1 synergie). Chez les personnes ayant subi des lésions spinales, ce nombre est très élevé (N=8-10) pour des mouvements des hanches et des chevilles et il diminue à des niveaux qui semblent inférieurs à ceux des personnes saines lorsqu'ils récupèrent (N=4-5) (Singh *et al.* 2023). Le lien entre le nombre de synergies et les capacités motrices n'est donc pas clair. Les critères qui permettent de déterminer le nombre de synergies ne sont pas non plus très fiables. De nouveaux critères sont créés régulièrement (e.g., Sylos-Labini *et al.* 2022) mais il n'existe pas à ma connaissance de validation possible de ces critères à l'heure actuelle.

Une autre approche consiste à quantifier les dissociations et associations des synergies chez des populations pathologiques (Cheung *et al.* 2012; Cheung *et al.* 2020; Funato *et al.* 2022). Les sujets sains ont souvent plus de synergies/plus de complexité que les populations avec des problèmes moteurs. L'hypothèse est que les synergies des populations pathologiques sont des combinaisons des synergies des sujets sains, c'est-à-dire des associations « pathologiques » de synergies existantes chez les sujets sains. C'est une approche qui voit les synergies comme un répertoire d'éléments à combiner et qui considère les déficits comme une incapacité à combiner de manière adéquate les éléments de ce répertoire. L'enregistrement de beaucoup de muscles est nécessaire pour permettre une bonne discrimination entre les sujets (post-AVC), i.e., N=41 pour Funato *et al.* (2022) pour le bras et le tronc, et N=16 pour Cheung *et al.* (2012 et 2020) pour le bras uniquement. Mais on note une absence de normalisation des EMGs dans ces études, ce qui pose la question de la validité/précision des comparaisons interindividuelles<sup>4</sup> (e.g., voir Besomi *et al.* (2020) pour les recommandations classiques, basées en partie sur celles de l'ISEK). Une étude récente a utilisé une approche semblable en déterminant des étalons (des « templates ») de synergies a priori et a ensuite comparé les synergies observées à ces étalons<sup>5</sup> (Rong et Jawdat 2021). Cette méthode a permis sur 11 participants de séparer les cas sains des cas pathologiques (sclérose latérale amyotrophique – testés au niveau des muscles masséter/*temporalis* et muscle digastrique lors de la prononciation de différentes phrases). Malgré certaines faiblesses (nombre de sujets faible, pas de normalisation) la méthode serait intéressante à approfondir.

---

<sup>4</sup>On peut noter que les traitements des EMG sont assez inhabituels dans ces études : Les EMGs sont sous-échantillonnés à 100Hz (enregistrés à 2000Hz) avant tout autre traitement dans Funato *et al.* 2022. Un *high-pass* à 50Hz est utilisé pour enlever les artéfacts ECG et un *low-pass* à 20H est ensuite appliqué sur les EMG rectifiés.

<sup>5</sup> Malheureusement, les « templates » sont fournies en annexe de cette étude sans explication sur la manière dont ils ont été obtenus.

Ce type d'approche pourrait être utile pour évaluer l'évolution du répertoire moteur dans d'autres pathologies (Eisen et Lemon 2021) ou lors du vieillissement. Une limite est qu'il s'agit d'une évaluation « statique », elle ne dit rien sur la manière dont ces synergies sont ajustées en termes d'amplitude et dans le temps. D'autres formulations des synergies (e.g., spatio-temporelles) pourraient permettre probablement d'avoir des indices plus pertinents sur l'organisation conjointe des composantes spatiales et temporelles des activations des synergies (voir les différentes formulations dans Turpin *et al.* 2021).

Des résultats de pré-manips suggèrent la possibilité d'utiliser la variabilité des synergies à droite et à gauche pour évaluer les déficits fonctionnels chez des enfants paralysés cérébraux (voir le poster de Cherni *et al.* 2022). La variabilité des synergies, ou inversement leur robustesse – au fil du temps ou entre les segments droit et gauche – est assez peu investiguée (voir néanmoins Zhang *et al.* 2024). Par exemple, dans l'étude de Ghislieri *et al.* (2023) des adultes sains montraient une robustesse de ~80%<sup>6</sup> alors qu'elle était de ~70% chez des patients parkinsoniens légers (UPDRS-III<sup>7</sup> = 18/132) bien que le nombre de synergies (complexité) et les paramètres de marche (vitesse) fussent similaires. La robustesse avait évolué à des niveaux similaires à ceux des adultes sains après un traitement par stimulation électrique des ganglions de la base mais elle n'était pas statistiquement associée aux scores cliniques fonctionnels. Il est nécessaire d'accumuler davantage de données sur cette mesure qui semble être pertinente.

### ***Peut-on décrire les « vraies » synergies ?***

Les aspects méthodologiques constituent une part importante de la littérature sur les synergies musculaires (e.g., Ma *et al.* (2023)). Les algorithmes de factorisation matricielles sont les plus utilisées et permettent la mise en évidence d'une structure, c'est à dire d'un confinement des données dans un sous-espace de l'espace original (e.g., **Figure 1.1**). Mais il existe une infinité de manières de décrire un sous-espace particulier, ce qui suggère que le problème de description des synergies mène à une impasse en utilisant cette approche. La NMF de Lee et Seung est l'algorithme le plus utilisé (>60% des publications ; Rabbi *et al.* 2020). La NMF permet définir des « synergies limites » : elle positionne les vecteurs dans la partie positive de l'espace des activations musculaires (là où se trouvent les données) et sur les « bords » /à la limite du nuage de points pour former un cône convexe<sup>8</sup>, ce qui donne des vecteurs souvent plus interprétables

---

<sup>6</sup> Robustesse = valeur de VAF des synergies extraites sur une période A pour expliquer l'EMG d'une période B.

<sup>7</sup> Parkinson's disease rating motor scale qui va de 0 à 132, <32 = léger et >59 = sévères altérations motrices.

<sup>8</sup> C'est une partie d'un espace vectoriel auquel on « accède » en utilisant uniquement des combinaisons linéaires à coefficients positifs.

(car plus creux<sup>9</sup>) et plus généralisables (car « expliquant » plus d'espace) que ceux des autres algorithmes. Mais les positions limites des points dans l'espace des activations musculaires peuvent varier sans que le sous-espace lui-même (l'hyperplan) ne varie, ce qui rend les synergies décrites par NMF sensibles à l'amplitude des variations EMGs.

Il existe plusieurs modèles de synergies (Turpin *et al.* 2021) et le modèle postulant des synergies/vecteurs fixes avec des coefficients positifs est le plus utilisé. Mais ce modèle est questionnable car on a des évidences montrant que les synergies varient avec les conditions expérimentales (Cheung *et al.* 2005; Santuz *et al.* 2019; York *et al.* 2022; Tsuchiya *et al.* 2024) et l'idée de poids/coefficients négatifs n'est pas absurde si on considère que l'activation d'un antagoniste est le plus souvent associée à l'inhibition de son antagoniste (e.g., voir l'algorithme proposé par Guo *et al.* (2024)). Ce qu'on extrait par NMF ne reflète probablement pas fidèlement les « vraies » synergies<sup>10</sup>. Il a été montré par ailleurs de grandes similarités entre les synergies extraites lors de tâches de préhension et celles générées par activation directe du cortex moteur (voir Overduin *et al.* (2012) chez le singe et Yarossi *et al.* (2022) chez l'humain). Ces résultats suggèrent que le cortex moteur est à l'origine du recrutement des synergies identifiées par NMF. Mais sans avoir une idée de ce à quoi ressemblent les « vraies » synergies, on ne peut probablement pas résoudre le problème de l'algorithme, problème qui continue d'animer la communauté scientifique (Scano *et al.* 2022; Ma *et al.* 2023)<sup>11</sup>.

Il existe d'autres approches mesurant par exemple la cohérence intermusculaire ou les corrélations entre les fréquences de décharges des unités motrices (e.g., Hug *et al.* (2023)). Ces approches permettent de mettre en évidence l'existence de sources communes d'activation entre les motoneurones d'un même pool ou de pools différents. L'analyse des covariations entre les fréquences de décharge des unités motrices via EMG de surface à haute densité est une avancée technique majeure qui permet d'analyser les synergies au niveau des unités motrices elles-mêmes et donc d'avoir une analyse plus fine de la flexibilité de leur recrutement. Néanmoins ces approches ne permettent pas non plus de mettre en évidence sans ambiguïté les structures

---

<sup>9</sup> Des vecteurs creux (*sparse vectors*) sont des vecteurs avec une majorité de coefficients nuls.

<sup>10</sup> Les synergies – en tant que réseau de connexions nerveuses associant des motoneurones alpha entre eux – existent probablement à plusieurs niveaux mais comme pour un réseau routier, il y a probablement des feux et de nombreux raccourcis. Les « vraies » synergies pourraient par exemple être définies comme le premier niveau de connexion avant les motoneurones alpha, c'est-à-dire correspondre aux neurones prémoteurs décrits par Levine *et al.* (2014) (**Figure 1.2**).

<sup>11</sup> En **Figure 1.1** les synergies ont été extraites par ICA et ces vecteurs « traversent » le nuage de point. Ces directions privilégiées/moyennes me semblent (avis très personnel) « plus vraies » que celles extraites par NMF, qui se situent aux extrémités du nuage (non montrés). Ma *et al.* (2023) ont suggéré que les vraies synergies étaient celles qui étaient les plus similaires entre les essais et ont décidé de la supériorité des différents algorithmes de décomposition à partir de ce critère. Mais l'absence de validation rend le problème impossible à résoudre.

spinales ou supra-spinales à l'origine des corrélations observées (est ce qu'il s'agit de synergies « primordiales » ou d'une combinaison de ces dernières ?) On peut par exemple voir des corrélations entre les activations d'unités motrices de muscles des deux mains, ce qui ne veut pas dire que le lien entre ces muscles se fait au niveau spinal (e.g., Lacquaniti *et al.* (2019)).

### ***Adaptation et adaptabilité des synergies***

Les synergies musculaires dépendent de la connectivité structurelle (réseau) et apparente (inhibition/facilitation) du système nerveux central à plusieurs niveaux, incluant la moelle épinière (Levine *et al.* 2014), le tronc cérébral (Roh *et al.* 2011) et le cortex moteur (Capaday 2004). Des données sur les conditions favorisant l'acquisition de nouvelles synergies musculaires commencent à émerger dans la littérature – présence de feedbacks, exploration de diverses solutions motrices (Hong *et al.* 2021; Berger *et al.* 2022; Seo *et al.* 2023) – mais ces données doivent être complétées. En extrapolant l'idée de Hebb<sup>12</sup>, je fais l'hypothèse que la neuromodulation (DCS : Direct Current Stimulation) simultanée de plusieurs éléments de la boucle cortico-spinale (cortex et moelle épinière) pourrait faciliter l'acquisition de nouvelles synergies. La neuromodulation consiste à stimuler électriquement des réseaux de neurones – sensitifs, moteurs, corticaux ou spinaux – pour en augmenter ou en diminuer l'excitabilité. Séparément, la DCS appliquée au niveau cortex moteur ou de la moelle épinière a un effet sur les transmissions cortico-spinales et l'apprentissage moteur (Nitsche et Paulus 2000; Bocci *et al.* 2014; Singh *et al.* 2023). La TsDCS (Trans-spinal Direct Current Stimulation), c'est à dire des stimulations appliquées au niveau de la moelle épinière, permet même de limiter les désadaptations liées à la perte de stimulation supra-spinale des neurones de la moelle épinière et la spasticité sur modèle animal (Malloy et Côté 2024) et a des effets prometteurs chez l'humain (Hofstoetter *et al.* 2014; Moon *et al.* 2024; Moritz *et al.* 2024). Cependant, l'influence de stimulations simultanées du cortex et de la moelle épinière et leur interaction sur les adaptations des synergies musculaires n'a pas été explorée. La costimulation est une piste déjà investiguée pour différentes parties du cortex (Ganguly *et al.* 2022), mais peu d'études existent concernant la boucle cortico-spinale. Les quelques études précédentes (n = 3) ayant appliqué la DCS simultanément au niveau du cortex et de la moelle épinière ont montré qu'elle produisait une amélioration des performances motrices (Picelli *et al.* 2015; Kamali *et al.* 2021; Kamali *et al.* 2023), mais les mécanismes et les conditions optimales (e.g., en termes de focus attentionnel ou de feedback par exemple) pour que ces stimuli soient efficaces ne sont pas connus. L'hypothèse fondamentale est que les signaux afférents et les efférents participent ensemble au

---

<sup>12</sup> Cells that fire together, wire together - Donald Olding Hebb (1904-1985).

modelage des synergies, c'est-à-dire que la formation des synergies serait à la fois d'origine mécanique – via les influences afférentes reçues pendant le mouvement– et « neurale » – via les influences supra-spinales. L'hypothèse d'une influence conjointe des afférences et des signaux supra-spinaux dans la formation des synergies n'est pas nouvelle (Cheung *et al.* 2024) mais la facilitation des circuits aux fins de faciliter leur modulation pourrait l'être.

## Conclusions

Les synergies structurent l'output du SNC au niveau spinal et constituent probablement la forme la plus fondamentale de notre répertoire moteur. La factorisation de la matrice EMG permet d'identifier des groupes de synergies –des synergies complexes– sans qu'il soit possible de déterminer sans ambiguïté les structures réelles (hard-wired) qu'elles représentent à partir de ces seules données.

L'analyse des synergies apparaît pourtant utile pour quantifier les déficits moteurs et la qualité du mouvement. Parmi les indices utilisés on trouve le nombre de synergies et la VAF(1). La variabilité/robustesse des synergies et la variété du répertoire utilisé lors d'une batterie de tâches motrices sont des pistes à investiguer pour caractériser les capacités motrices.

Les facteurs facilitant le recrutement, l'association et la dissociation des synergies sont à complètement découvrir. Je fais en particulier l'hypothèse que les techniques de neuromodulation associant différents niveaux du SNC (cortex et moelle épinière, ie, TDCS et TsDCS respectivement) associés à des bio-feedbacks pourraient permettre d'augmenter les capacités à recruter et remodeler les synergies musculaires complexes.

## Projets

Une **ANR-PRME (CoSy)** a été soumise en octobre 2023 et refusée pour cause « d'incertitudes méthodologiques ». Des données préliminaires ont été récoltées (M1-Florian GRONDIN et M2-Simon DOIGNEAUX) et celles-ci ont permis de montrer que la co-stimulation des zones corticales et spinales n'avaient pas d'effets antagonistes. Ces données permettront de renforcer le projet qui sera resoumis en Octobre 2025. Il permettra de tester l'hypothèse (entre autres) que les synergies musculaires s'adaptent davantage avec les stimulations et permettra de tester les interactions éventuelles entre les deux formes de stimulations corticales et spinales.

Le projet **FEDER Syncro** (540 k€ de financement) débutera en Novembre 2025 et permettra d'évaluer l'efficacité de la stimulation conjointe du cortex moteur et de la moelle épinière, et d'aider à la réhabilitation motrice de personnes ayant subi un accident vasculaire cérébral. C'est

une étude clinique longitudinale d'une durée de 36 mois qui sera réalisée en collaboration avec des médecins du CHU-sud de la Réunion (JM DAVID et K BUFFENOIR) et avec une neuropsychologue du groupement associatif « zourit-santé » (D. SCHOTT). Lors de ce projet différents indices de synergies seront utilisés pour évaluer les fonctions motrices, et leurs corrélations avec des mesures neurophysiologiques (cohérence cortico-musculaires et potentiels évoqués moteurs par stimulation magnétique transcrânienne) seront testés.

L'analyse des synergies chez les enfants paralysés cérébraux (CP) a déjà fait l'objet de pré manip, en particulier chez des jumelles de 11 ans dont l'une avait un développement normal (DN). Les résultats ont montré que les synergies de la sœur CP étaient robustes dans le temps et distinctes entre les deux jambes tandis que pour la sœur DN les synergies de la jambe droite étaient variable dans le temps et les synergies étaient similaires entre les deux jambes. Ce pattern reste à confirmer. Ce type d'étude entre des jumeaux pourrait aussi permettre de vérifier l'hypothèse que les synergies entre des vrais jumeaux (CP et non CP) sont plus similaires qu'entre deux enfants de parents différents. Ce qui permettrait de donner un argument sur le caractère inné ou non des synergies.

## II. La théorie du point d'équilibre

*M. Le Verrier a aperçu le nouvel astre [Neptune] sans avoir besoin de jeter un seul regard vers le ciel ; il l'a vu au bout de sa plume.*

François Arago (1786-1853)

Urbain Le Verrier (1811-1877) était un mathématicien français qui prédit grâce à la théorie de la gravitation d'Isaac Newton (1643-1727) l'existence de planètes telles que Neptune et Vulcain. Il le fit à partir d'irrégularités observées dans le mouvement de planètes visibles à l'époque, i.e., Uranus et Mercure, respectivement. Neptune a été observée, confirmant ses prédictions et validant la théorie de Newton, contrairement à Vulcain, et il a fallu une autre formulation de la théorie de la gravitation par Albert Einstein (1879-1955) pour « coller » aux observations.

Pourquoi cette histoire ?

La théorie du point d'équilibre (**EPH** – *Equilibrium Point Hypothesis*<sup>13</sup>) est une théorie en contrôle moteur fondée par Anatol G. Feldman<sup>14</sup> qui suggère que les mécanismes réflexes spinaux peuvent être paramétrés de telle sorte que la posture tende naturellement vers une posture d'équilibre, définie par ce paramétrage. L'EPH a souvent été décrite dans la littérature et à l'instar des exemples ci-dessus des irrégularités ont été rapportées par rapport aux prédictions faites par ce modèle (Hinder et Milner 2003). On l'a notamment comparée à un modèle de ressort et on a supposé que la position des segments devait nécessairement parvenir à un même « point d'équilibre » quelque soient les perturbations rencontrées : mais ce n'est pas toujours ce qui est observé. On ne sait pas si on se trouve dans le cas de Neptune (la théorie est vraie mais quelque-chose manque pour expliquer les irrégularités) ou dans celui de Vulcain (il faut une nouvelle théorie) pour l'EPH. Néanmoins ce modèle possède au moins deux points forts : 1) il est d'une simplicité et d'une puissance remarquable pour expliquer de nombreux comportements moteurs et 2) il permet de résoudre plusieurs problèmes encore ouverts en contrôle moteur : il permet notamment de comprendre simplement la relation perception/action, la prise en compte des réflexes dans la *commande motrice*<sup>15</sup> ou une planification motrice sans dynamique inverse.

---

<sup>13</sup> ou théorie du contrôle référent (*referent control theory*) (El-Hage et al. 2023)

<sup>14</sup> Anatol Gersh-Berovitch Feldman pour être complet.

<sup>15</sup> la notion de *commande motrice* correspond ici aux signaux provenant des centres supra-spinaux.

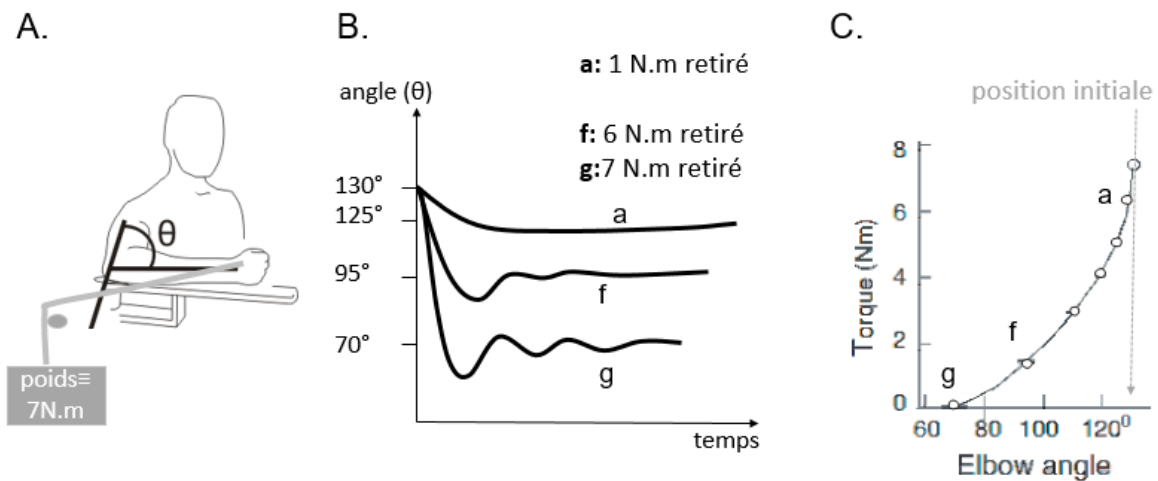
L'EPH fournit en particulier des outils permettant d'évaluer le phénomène de spasticité, une pathologie consistant en une hyperexcitabilité du réflexe myotatique pour certains muscles (Turpin *et al.* 2017b).

## **Revue de la littérature :**

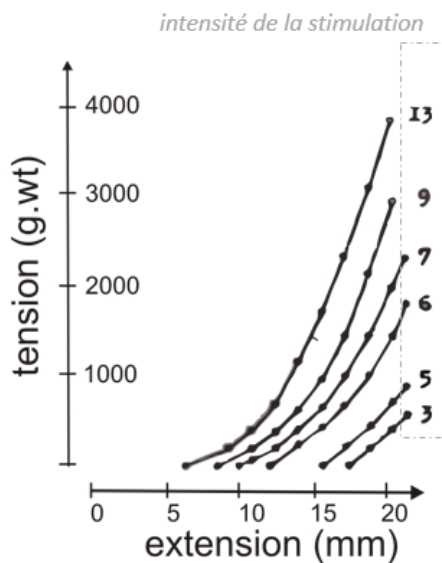
### ***Fondements de l'EPH***

Le système neuromusculaire a la propriété de faire émerger des configurations d'équilibres et plus précisément des configurations articulaires stables mécaniquement, sous l'influence des centres supra-spinaux (Asatryan et Feldman 1965; Bizzi *et al.* 1991; Graziano *et al.* 2002). La théorie du point d'équilibre suggère qu'il est possible de modifier ces configurations d'équilibre et donc de contrôler postures et mouvements en contrôlant uniquement les longueurs de référence des muscles. La longueur de référence d'un muscle correspond dans ce modèle à la longueur à laquelle il commence à être activé lorsqu'il est étiré (via le réflexe myotatique), et les longueurs de référence de plusieurs muscles forment collectivement une configuration de référence. Cette configuration de référence agit comme un attracteur pour le système neuromusculaire, qui tend naturellement à atteindre cette configuration « fantôme » via les mécanismes réflexes.

Deux publications sont (pour moi) fondatrices de la théorie du point d'équilibre : celle d'Asatryan et Feldman (1965), montrant les courbes caractéristiques chez l'homme et celle de Feldman et Orlovsky (1972) montrant la modulation par les centres supra-spinaux de l'origine de ces courbes (**Figures 2.1 et 2.2**).



**Figure 2.1. Expérience d’Asatryan et Feldman (1965).** A. Le bras est placé sur un support mobile dans le plan horizontal et le sujet soutient une charge produisant un moment articulaire de 7 N.m de manière isométrique et à un angle  $\theta$  initial de 130°. B. On retire du poids en demandant au sujet de ne pas intervenir volontairement. Le bras dans ces conditions va se positionner à des angles plus faibles. Noter les oscillations autour des différentes positions d’équilibre. C. La relation entre les angles atteints et la charge restante est une courbe exponentielle nommée *courbe caractéristique* dont l’origine (à torque = 0) correspond au paramètre  $\lambda$ , i.e., torque =  $c_1(e^{c_2(\theta-\lambda)} - 1)$  avec  $c_1$  et  $c_2$  des constantes donnant la forme de la courbe.



**Figure 2.2. Expérience de Feldman et Orlovsky, (1972).** Ces expériences ont été effectués sur des chats décérébrés spastiques. La tension (force) est celle mesurée au niveau de la patte du chat lorsque celle-ci est étirée. Les stimulations (courant continu) ont été administrées au niveau du tractus pyramidal, des noyaux de Deiters (noyaux vestibulaires) et de la formation réticulée (région mésencéphalique). L’intensité de la stimulation est en unité arbitraire à droite du graphique. L’étirement provoque une augmentation de la tension musculaire due au réflexe myotatique. Ces données suggèrent que les influences des centres supra-spinaux ont pour effet de modifier l’origine de la courbe caractéristique, c’est-à-dire la longueur du muscle à tension = 0.

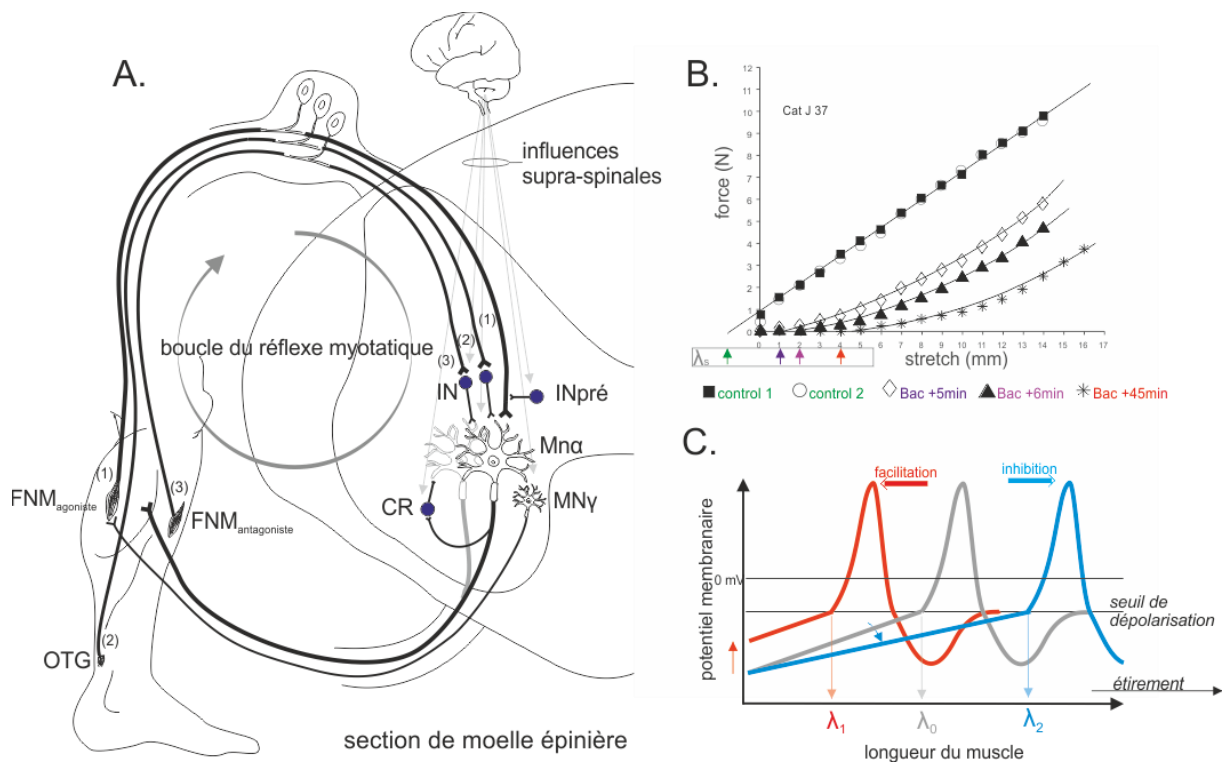
Ces deux publications montrent qu’il existe une courbe caractéristique *force-longueur d’étirement* du muscle dont l’origine peut être modifiée par les centres supra-spinaux. Cette relation est différente mais influencée par 1) la *relation force-longueur* pour les fibres musculaires (liant la force maximale pouvant être générée et les possibilités d’interaction entre actine et myosine) et 2) par la *relation contrainte-déformation* des structures passives (i.e., tendons et aponévroses musculaires). La courbe caractéristique a pour origine l’activation

progressive des unités motrices avec l'étirement du muscle, ce qui ne se produit qu'avec la présence des afférences sensorielles (les fuseaux neuromusculaires principalement). L'origine de la courbe caractéristique (sur l'axe des abscisses) correspond à la position seuil du réflexe myotatique (*stretch reflex threshold* ; e.g., Powers *et al.* (1988)) et c'est ce qui est modulé par les centres supra-spinaux.

D'autres résultats de la littérature montrent que l'origine de la courbe caractéristique est modifiée par l'activité des motoneurone  $\gamma$  (Matthews 1959), par une action sur les circuits responsables de l'inhibition présynaptique des afférences Ia (Capaday 1995) ou par les influences supra-spinales (Feldman et Orlovsky 1972). Il a été conjecturé que toutes les influences excitatrices ou inhibitrices agissant sur la boucle du réflexe myotatique influencent la longueur de référence du muscle, comme les influences agissant sur les différents circuits d'inhibition (réciproque, auto-génique ou récurrente) ou la coactivation  $\alpha/\gamma$  par exemple (Figure 2.3; Feldman et Levin 1995)<sup>16</sup>.

---

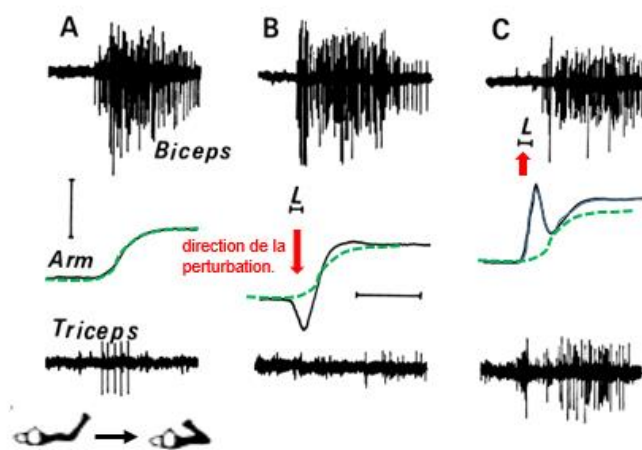
<sup>16</sup>C'est une hypothèse ayant des conséquences non triviales : elle implique que les réflexes spinaux ne peuvent pas être régulés de manière indépendante, car leurs influences sur  $\lambda$  sont additives. L'EPH est a priori incompatible avec l'idée de *reflex setting* (e.g., Wälchli et al. 2017) car la modulation des réflexes implique une modulation de  $\lambda$ . Mais les *reflex settings* existent bel et bien. Le réflexe de réflexe de décharge amorti est un exemple de *reflex setting* lié à l'augmentation de la commande de co-activation et compatible avec l'EPH (Sangani et al. 2011).



**Figure 2.3. Modulation de  $\lambda$  et réflexe myotatique.** **A.** Le réflexe myotatique (1) est influencé directement par l'activité des motoneurones gamma ( $MN\gamma$ ) qui modulent la sensibilité des fuseaux neuromusculaire (FNM) à l'étirement et par l'inhibition présynaptique (INpré) des afférences Ia. Il est influencé aussi par toute action sur les motoneurones alpha ( $MN\alpha$ ). Sont illustrés l'inhibition auto génique (2) provenant des organes tendineux de Golgi (OTG), l'inhibition réciproque (3) provenant des FNM antagonistes et l'inhibition récurrente provenant des cellules de Renshaw (CR). Les influences supra-spinales peuvent agir sur l'ensemble de ces éléments. **B.** Reproduction de la Figure 3 de Capaday (1995) montrant une augmentation de la position seuil du réflexe myotatique –l'origine de la courbe caractéristique– lorsque du Baclofen (Bac), un GABA-agoniste augmentant l'inhibition présynaptique, est injecté à des chats rendus spastiques par décérébration. Les flèches indiquent la position à laquelle la force commence à augmenter (=  $\lambda$ ) lors de l'étirement du soléaire (12–17 mm à 1–2 mm/s). La position seuil du réflexe myotatique est initialement située en deçà de la zone mesurée, ou mesurable, pour les mesures contrôles 1 et 2, signifiant que le muscle n'est pas au repos (muscle spastique). **C.** Relation théorique entre le potentiel membranaire d'un motoneurone et l'étirement d'un muscle. Les variations de la position seuil du réflexe myotatique ( $\lambda$ ) peuvent s'expliquer par une modification du potentiel membranaire de repos (rouge, augmentation ici,  $\lambda_0 \rightarrow \lambda_1$ ), ou par une modification de la pente de la relation entre étirement et potentiel membranaire (en bleu diminution ici,  $\lambda_0 \rightarrow \lambda_2$ ). Ces deux phénomènes pourraient s'observer par exemple lors d'une excitation directe des  $MN\alpha$  par les centres supra-spinaux et lors d'une augmentation de l'inhibition présynaptique, respectivement.

L'expérience de Polit et Bizzi (1979) est une expérience importante qui a permis de montrer que les longueurs de référence étaient modifiées de manière continue et réciproque pour les agonistes et antagonistes lors des mouvements (Figure 2.4). Ils ont observé que lors d'un mouvement du bras vers une cible, des perturbations mécaniques en direction de la cible ou en

direction opposée à la cible généraient des réactions réflexes qui tendaient toutes deux à ramener le bras sur la trajectoire observée sans perturbation, et non vers la cible. Cette observation n'est pas triviale. Un modèle de ressort dont la position d'équilibre correspondrait dès le départ du mouvement à la position sur la cible aurait prédit un « rappel » vers la cible dans les deux cas. Un modèle optimisant la trajectoire d'instant en instant pour en minimiser le coût en termes d'effort aurait aussi prédit un mouvement vers la cible après la perturbation. Cette expérience montre que (1) le réflexe myotatique n'est pas inhibé lors du mouvement et (2) que les longueurs de référence pour les agonistes et les antagonistes sont modifiées de manière progressive lors du mouvement.



**Figure 2.4. Expérience de Bizzi et Polit (1979).** Des macaques avaient été entraînés à pointer vers une cible en ramenant l'avant-bras vers eux (A). L'angle du coude au centre est présenté avec les tracés EMG du biceps et triceps en haut et en bas, respectivement. Des perturbations éloignant (B) ou rapprochant (C) de la cible sont appliquées. On observe que quel que soit la direction de la perturbation le réflexe tend à ramener le bras sur la trajectoire « prévue » (en pointillés verts) et non vers la cible. Les barres de calibration correspondent à 15° (vertical) et 1s (horizontal). Figure adaptée.

L'expérience de Polit et Bizzi (1979) suggère qu'il existe une modification progressive de la configuration de référence lors du mouvement mais ne démontre cependant pas que cette modification est à l'origine du mouvement. Le lien de cause à effet entre l'activité des centres moteurs supra-spinaux et le mouvement est largement accepté, sinon évident, mais il existe une difficulté majeure liée au contrôle des effets des afférences sur les motoneurons  $\alpha$  lorsqu'une commande est envoyée vers la périphérie (e.g., Niyo *et al.* 2024). L'EPH résout ce problème en faisant de la commande motrice un signal paramétrant les réflexes : la facilitation/inhibition des motoneurons et des boucles réflexes modifient le seuil du réflexe myotatique, lequel correspond à une position de référence. La commande motrice est donc équivalente à une position de référence. Cette équivalence permet 1) de donner à la commande motrice la dimension d'une position et donc de faciliter le contrôle moteur puisque la dimension du

contrôle est la même que celle de son résultat (Feldman 2008), 2) de dissoudre une partie du clivage perception-action puisque la commande représente la posture à atteindre. La commande est donc une forme de perception en devenir, actualisée par les afférences (Feldman 2016). Dans ce contexte le réflexe myotatique n'est plus perturbant mais permet au contraire de stabiliser posture et mouvement et il est complètement intégré à la commande puisque les variations de la commande sont équivalentes aux variations du seuil du réflexe.

Il faut préciser qu'il existe une dissociation entre configuration de référence et configuration d'équilibre. La configuration d'équilibre dépend de la configuration de référence et des forces agissantes sur le système musculosquelettique : si je dois soulever une valise sur une hauteur de 20cm et que je pense qu'elle est pleine alors qu'elle a été vidée, je vais être surpris et je vais très probablement la soulever plus haut que prévu. La position atteinte par le bras (configuration d'équilibre) serait alors proche de la position/configuration de référence mise en place par la commande. Si la valise était pleine mon bras se serait arrêté plus bas, c'est à dire dans une configuration d'équilibre différente, bien qu'il s'agisse de la même commande. Cette dissociation entre configuration d'équilibre et configuration de référence rend nécessaire d'ajuster la commande envoyée ( $\lambda$ ) au résultat voulu (position d'équilibre) et donc de créer un « modèle interne »<sup>17</sup>. Anatol Feldman a beaucoup critiqué cette notion de modèle interne (e.g., Pilon *et al.* (2007)) en ce qu'il est souvent utilisé comme synonyme de *dynamique inverse* et de contrôle en termes de force. Mais l'anticipation des résultats d'une action est absolument nécessaire au contrôle du mouvement (Wolpert *et al.* 1995) et avoir une commande de même dimension physique que le résultat moteur facilite l'établissement d'un modèle interne, et permet de comprendre une planification motrice sans calcul de dynamique inverse<sup>18</sup>.

### ***Controverses et difficultés***

On trouve des cas où l'interprétation des comportements moteurs par l'EPH pose des difficultés. Dans l'expérience de Hinder et Milner (2003) par exemple des sujets effectuaient des mouvements rapides du poignet dans un appareil fournissant une assistance proportionnelle à la vitesse instantanée du mouvement. Cette assistance perturbait le mouvement et conduisait à de fortes oscillations autour de la position cible. Ils ont observé que les sujets s'arrêtaient avant

---

<sup>17</sup> Un modèle interne est une hypothétique structure du cerveau capable de prédire les conséquences (sensorielles) des actions entreprises (e.g. Wolpert *et al.* 1995).

<sup>18</sup> Une idée très présente dans la littérature est que le cerveau contrôle la force musculaire et donc le mouvement en spécifiant des niveaux EMG (e.g., Sussilo *et al.* 2015). Mais spécifier les inputs que doivent recevoir les motoneurons pour permettre le mouvement désiré (output) semble irréaliste, car il faudrait pouvoir prévoir/contrôler toute la chaîne de causalité (*activation des motoneurons* → *force* → *mouvement*), ce qui semble trop complexe pour être crédible.

d'atteindre la position cible lors des essais où l'ampleur de l'assistance était réduite de façon aléatoire. On sait que la position de référence évolue continuellement vers la cible, et si les forces externes sont les mêmes au niveau de la cible on s'attend à ce que le mouvement s'arrête au niveau de la position cible. Les résultats de Hinder et Miller (2003) ou d'autres similaires (e.g., Lackner et Dizio (1994)) ne sont compatibles avec l'EPH que si l'évolution de  $\lambda$  a été modifiée, interrompue ici, par la réduction imprévue de l'aide fournie par le moteur. L'hypothèse d'une modification soudaine de la commande n'est absolument pas improbable et survient fréquemment lors d'évènements surprenants comme lors de perturbations non anticipées de natures mécaniques ou visuelles (Day et Marsden 1982; Wessel et Aron 2013; Archambault *et al.* 2015).

L'EPH est souvent comparé à un modèle de ressort possédant une longueur de repos variable. Feldman et Latash (2005) ont argumenté sur le fait que cette analogie ait pu mener à des confusions, notamment parce que ce modèle de ressort suggère l'*équifinalité* systématique des postures finales, c'est à dire que le mouvement devrait atteindre la position finale désirée même s'il est perturbé de manière transitoire pendant le mouvement. C'est vrai dans le principe mais ce n'est pas toujours le cas comme on l'a vu avec l'expérience de Hinder et Milner (2003). Si la dynamique du système est changée (e.g., fatigue) il est probable qu'une même commande (un même  $\lambda$ ) ne permette plus d'aboutir aux mêmes positions finales, et que des ajustements de la commande s'imposeront. Les dérives du mouvement (drifts) observés lorsqu'on ferme les yeux (Brown *et al.* 2003) peuvent aussi être considérés comme un argument contre l'EPH – parce qu'une même commande doit aboutir aux mêmes positions finales, sans dérive – mais la nécessité d'ajuster continuellement la commande n'est pas supprimée dans l'EPH.

On pourrait aussi comparer l'EPH à un contrôle par boucle de rétroaction négative (negative feedback control) tel que proposé par Patrick A. Merton (1953). Mais cela amène aussi à des difficultés car la commande dite *feedforward* (co-activation  $\alpha$ - $\gamma$ ) modifie la configuration de référence comme n'importe quelle influence agissant sur la boucle du réflexe myotatique (Feldman et Levin 1995). Le réflexe myotatique stabilise la posture et permet l'équivalence commande-configuration de référence mais il semble évident que les réflexes ne sont pas la seule source d'activation des motoneurones  $\alpha$ , ce que suggérerait le modèle de Merton.

La théorie du point d'équilibre s'apparente davantage à une théorie des systèmes complexes. Ceux-ci ont les propriétés de faire émerger des comportements moyens stables, appelés des attracteurs, et des paramètres d'ordre, changeant le paysage des attracteurs (Schöner et Kelso 1988). Dans la théorie du point d'équilibre, le comportement stable est identifié à des postures

d'équilibre et le paramètre d'ordre est identifié à  $\lambda$ , qui correspond en dimension à une (ou des) longueur(s) musculaire(s). Le contrôle des mouvements correspond dans cette théorie à une modification de  $\lambda$  par les structures effectrices (cortex moteur, noyaux rouges, noyaux vestibulaires, etc.). Une configuration d'équilibre est ensuite atteinte en fonction des forces agissant sur le système musculosquelettique.

Les controverses sur la véracité de l'EPH (Feldman et Latash, 2005) rappelle la guerre scientifique qui avait existé entre Alessandro Volta (1745-1827) et Luidgi Galvani (1737-1798) concernant l'existence d'une électricité animale. Galvani défendait cette théorie et celle-ci avait été rejetée de son temps par Volta et par la communauté scientifique, faute d'outils adéquats pour mesurer ce faible courant électrique (de l'ordre du milliVolt). L'évolution des techniques permit finalement de donner raison à Galvani, bien que de manière posthume. Quelle que soit la situation concernant l'EPH, les verrous qu'il permet d'ouvrir (prise en compte des réflexes dans la commande) et les liens nombreux qu'il permet de faire (couplage perception/action) en font indéniablement une théorie majeure en physiologie.

## **Contributions :**

Mes contributions sur ce sujet ont été réalisées principalement alors que j'étais chercheur postdoctoral à Montréal (Canada) pendant la période 2014-2017.

### ***Phénomène d'habituation***

1. **Turpin NA**, Levin MF, Feldman AG. (2016). Implicit learning and generalization of stretch response modulation in humans. *Journal of Neurophysiology*. Jun 1; 115(6):3186-94. (IF : 2,396)

Ce papier a permis de montrer que la diminution de la taille du réflexe myotatique après de multiples étirements, nommée habituation, résultait plus probablement d'un phénomène d'apprentissage (implicite) que d'une « fatigue » du réflexe. En effet, la réduction du réflexe était encore présente après une pause de 5 minutes et était évidente sur le bras opposé, qui n'avait pas encore subi d'étirement. L'avantage de l'EPH dans l'analyse des résultats est qu'il permet de comprendre les comportements complexes observés au niveau de l'activité EMG lors de ces étirements où des périodes de silences et de réactivation étaient observés. Nous avons conclu que le seuil du réflexe myotatique était très rapidement modifié pour diminuer le réflexe, de manière à suivre le mouvement, mais que le seuil « se faisait rattraper » par la position réelle du bras à certaines occasions, générant des activations et des silences répétés. Ces modulations du seuil étaient inconscientes.

### ***Evaluation quantitative de la spasticité***

1. **Turpin NA**, Feldman AG, Levin MF (2017) Stretch-reflex threshold modulation during active elbow movements in post-stroke survivors with spasticity. *Clinical Neurophysiology* 128 (10):1891-1897. (IF : 3,675)

Ce papier a consisté à mesurer le seuil du réflexe myotatique d'un muscle étiré soit passivement par l'expérimentateur, soit activement par le sujet lui-même par l'action de son antagoniste. Chez les patients spastiques il existe un point, un angle du coude ici, où l'activité musculaire émerge lorsque le muscle (biceps ou triceps) est étiré. Ce point dépend linéairement de la vitesse d'étirement. Nous avons montré que le point auquel l'activité émergerait à vitesse nulle (le seuil du réflexe myotatique) variait (augmentait) si le muscle était étiré activement par ses antagonistes plutôt que passivement par l'expérimentateur, indiquant qu'une inhibition (probablement l'inhibition réciproque) était présente. Cette capacité de modulation du seuil mais pas le seuil lui-même corrélait avec les scores fonctionnels (Fulg-Meyer).

### ***Rôle du cortex dans la modulation du seuil du réflexe myotatique***

1. Zhang L, **Turpin NA**, Feldman AG (2017) Threshold position control of anticipation in humans: a possible role of corticospinal influences. *Journal of Physiology* 595 (15):5359-5374. (IF : 4,739)
2. Piscitelli, D, **Turpin NA**, Subramanian S., Feldman, A. G., & Levin, M. F (2020). Deficits in corticospinal control of stretch reflex thresholds in stroke: implications for motor impairment. *Clinical Neurophysiology* 131 (2020) 2067–2078. (IF : 3,675)

Dans le premier papier, le réflexe de décharge –forme d'inhibition lorsque la charge que supporte un muscle est subitement enlevée – est comparé à une décharge volontaire – lorsque le sujet enlève lui-même la charge – ici pour les muscles fléchisseurs du poignet. On montre que l'activité corticale est modifiée 100-150ms avant les premières variations EMG lors de la décharge volontaire mais pas lors de la décharge involontaire (réflexe de décharge), malgré des variations importantes de l'activité EMG dans les deux cas. Les variations de l'excitabilité corticale et de l'EMG pour les agonistes et antagonistes étaient compatibles avec l'EPH mais pas avec un contrôle direct de l'activité EMG par le cortex, i.e., EMG et activité corticale sont dé-corrélées dans l'EPH car l'EMG dépend de l'état de mécanique du muscle et de  $\lambda$ . Le second papier permet de montrer une corrélation entre l'activité corticale, évaluée par stimulation magnétique transcranienne, et la modulation du seuil du réflexe myotatique chez les patients post-AVC. La capacité à moduler le seuil du réflexe myotatique chez les patients spastiques est donc probablement liée aux capacités à activer le cortex moteur.

### ***Identification des minimas globaux***

1. Mullick AA, **Turpin NA**, Hsu SC, Subramanian SK, Feldman AG, Levin MF (2018) Referent control of the orientation of posture and movement in the gravitational field. *Experimental Brain Research*. 236(2):381-98 (IF : 2,395)
2. Chan-Viquez, D., Hasanbarani, F., Zhang, L., Anaby, D., **Turpin, N. A.**, Lamontagne, A., Feldman and Levin, M. F. (2020). Development of vertical and forward jumping skills in typically developing children in the context of referent control of motor actions. *Developmental Psychobiology*. 62:711–722. Jan 20. (IF: 2,494)

L'EPH suggère que la commande peut être identifiée à des périodes d'activité nulle des muscles, car à ce moment-là la posture de référence, c'est à dire la commande, correspond à la posture réelle. Le premier papier montre que debout les sujets oscillent entre deux postures de référence distinctes lors d'un balancement volontaire debout. Le second papier suggère que la capacité à observer de telles périodes de silence EMG dépend de la maturité du SNC (étude comparant des enfants et des adultes).

## Discussion et Perspectives :

L'EPH est une théorie puissante et appuyée par de nombreux résultats expérimentaux. Cependant, elle reste difficile à saisir. Une des raisons est que le paramètre  $\lambda$  est invisible. L'existence d'un seuil exprimable en termes de position pour le réflexe myotatique est pourtant un fait expérimental :  $\lambda$  existe. Mais qu'on puisse expliquer toute l'activité musculaire et le contrôle du mouvement par la modulation de ce seul paramètre reste difficile à accepter. Mais malgré une acceptation mitigée par la communauté, l'EPH demeure un cadre théorique puissant pour quantifier la spasticité et expliquer les comportements moteurs.

Je discute ici de la possibilité de mesurer « la commande motrice » ( $\lambda$ ) 1) dans le cadre de la spasticité et 2) lors d'étirement passifs chez le sujet sain.

### *Mesure de la spasticité*

La spasticité est une condition pathologique dans laquelle le muscle affecté est « raide » et résiste activement à son étirement qu'il soit volontaire ou imposé. Cette condition est associée à des douleurs du muscle spastique et limite l'engagement des patients dans la rééducation. La définition classique est celle de Lance (1980) :

*Spasticity is a motor disorder characterized by a velocity-dependent increase in stretch reflexes with exaggerated tendon jerks, resulting from hyper-excitability of the stretch reflex arc, as one component of the upper motor neuron syndrome.*

C'est l'hyperexcitabilité du réflexe myotatique et non simplement la résistance mécanique à l'étirement qui définit la spasticité (van den Noort *et al.* 2017). Les muscles deviennent

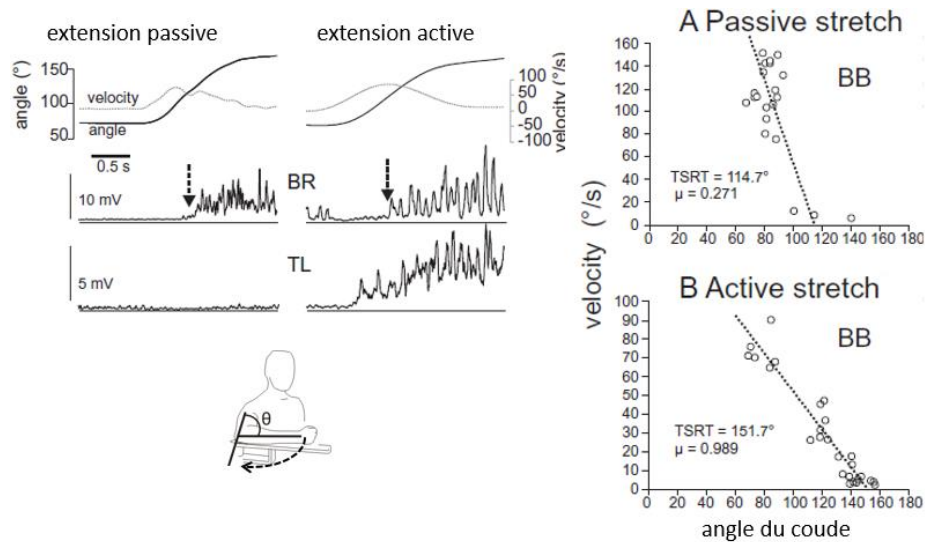
spastiques lorsqu'ils sont privés de manière chronique des influences supra-spinales et notamment corticales, comme c'est le cas après un accident vasculaire cérébral (10-30% ; Menoux *et al.* (2019)), après des lésions de la moelle épinière (65–78%; Adams et Hicks (2005)) ou chez les personnes atteintes de sclérose en plaque (17-80% , variant selon de type de sclérose; Verschueren *et al.* (2021)). Des mécanismes de compensation impliquant le tronc cérébral ou l'hémisphère sain dans les cas d'AVC unilatéraux, et/ou une désadaptation des motoneurones sont évoqués pour expliquer l'apparition progressive de la spasticité (Jones 2017; McPherson *et al.* 2018b; Li *et al.* 2021). Il existe une certaine difficulté à évaluer la présence de spasticité par les tests cliniques habituels (e.g., Biering-Sørensen *et al.* (2006)). Le cadre de l'EPH a suggéré une mesure objective et quantitative du phénomène tel que décrit par Lance en 1980. L'essence du test est d'étirer passivement le muscle à différentes vitesses et de noter la position à laquelle on « heurte »  $\lambda$ , c'est-à-dire qu'on note la position à laquelle l'activité EMG émerge (**Figure 2.4**). On peut le voir comme une version quantitative de l'échelle de Tardieu. Les fuseaux neuromusculaires étant dépendants de la vitesse d'étirement, le seuil d'activation du muscle l'est lui aussi<sup>19</sup> et on montre que cette relation est (quasi) linéaire (Levin et Feldman 1994; Turpin *et al.* 2017a):

$$\lambda^* = \lambda - \mu V$$

Avec  $\lambda$  le seuil statique (en degré),  $\lambda^*$  le seuil dynamique (observé ; en degré),  $V$  la vitesse d'étirement (en degré/s) et  $\mu$  un coefficient scalaire (en s). En traçant la relation entre la vitesse d'étirement et  $\lambda^*$  on identifie  $\lambda$  et  $\mu$ . Mindy Levin (Université McGill) travaille depuis plusieurs années à créer un outil d'évaluation clinique de la spasticité (Levin *et al.* 2024 ; Piscitelli *et al.* 2025). Parmi les nombreuses méthodes utilisées pour évaluer la spasticité celle de Mindy est la seule qui se base sur les deux propriétés du réflexe d'étirement i.e., la dépendance à la position et à la vitesse, et qui le fait de manière quantitative (Guo *et al.* 2024).

---

<sup>19</sup> En effet, la vitesse n'est pas interprétée comme ayant un effet sur l'activité des motoneurones en soi – même si c'est le cas – mais sur le seuil d'activation du muscle. Le coefficient  $\mu$  transforme la vitesse en quelque chose ( $\lambda^*$ ) qui a la dimension d'une position.



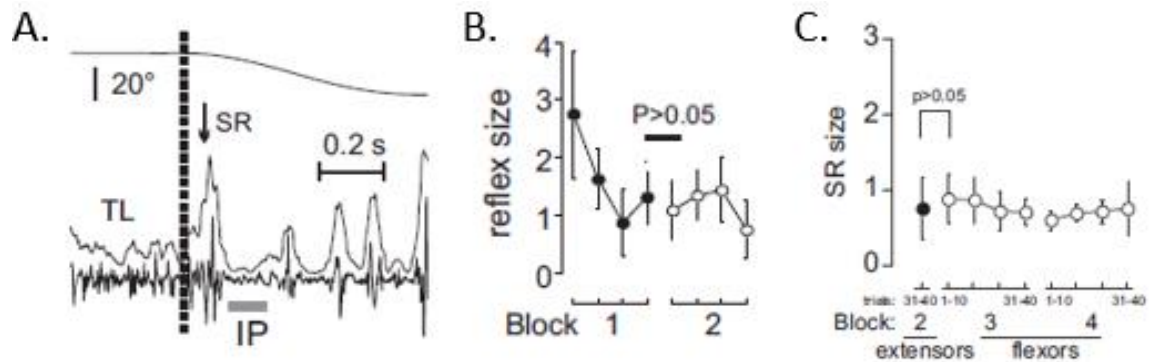
**Figure 2.4. Détermination du seuil d'activation des muscles spastiques.** Dans cette expérience nous avons étiré les fléchisseurs du coude de personnes atteintes de spasticité (post-AVC) dans deux conditions, l'une passive (l'expérimentateur étire le muscle) et l'autre active (le sujet étend son coude volontairement). On note à chaque fois le moment où le muscle commence à s'activer ( $\lambda^*$ ) – i.e., les flèches au niveau des EMGs rectifiés et intégrés (sur des fenêtres glissantes de 25ms). La relation entre  $\lambda^*$  et la vitesse ( $V$ ) est linéaire, i.e.,  $\lambda^* = \text{TSRT} - \mu V$ . **TSRT** (*tonic static reflex threshold*) correspond à  $\lambda$  (position de référence, ou position seuil du réflexe myotatique). TSRT est le seuil du réflexe myotatique à vitesse nulle. Le paramètre  $\mu$  est le coefficient (le gain) associé à la vitesse d'étirement. **BR** : *bracioradialis*, **TL** : *triceps lateralis*, **BB** : *biceps brachii*. Extrait de Turpin *et al.* (2017).

Mais pourquoi ne peut-on pas mesurer  $\lambda$  chez les personnes saines de la même manière ? Une explication est qu'au repos,  $\lambda$  est situé au-delà de la longueur physiologique maximale du muscle (Calota et Levin 2009). L'exagération du réflexe myotatique chez les personnes spastiques correspond à une diminution du seuil du réflexe myotatique en termes de position mais le réflexe en lui-même semble normal (Lee *et al.* 1987; Ibrahim *et al.* 1993). Les résultats d'Ibrahim *et al.* (1993) par exemple montrent que dans un état actif la réponse des muscles spastiques à l'étirement est très semblable à celle observée chez des personnes saines. Chez les individus sains, le réflexe est normalement inhibé et il est très difficile d'obtenir une réponse en utilisant des vitesses d'étirement raisonnables. On y parvient cependant dans certains cas (étirement du triceps sural) comme expliqué plus bas.

### **Modifications implicites de la commande motrice**

Nos résultats de 2016 (**Figure 2.5**) montrent des modifications implicites de la position seuil du réflexe myotatique lors de perturbations mécaniques (étirements). Pour préciser, dans cette expérience les fléchisseurs ou extenseurs du coude (biceps ou triceps) maintenaient une position et une charge faible (2-3N.m) et étaient brusquement étirés à une vitesse d'environ 100°/s. On a observé que la taille du réflexe myotatique était importante en début d'expérience et diminuait

graduellement. Puis, en attendant quelques minutes ou en changeant de muscle l'étirement ne produisait plus le réflexe. De plus, de nombreuses périodes de silences étaient observés dans les tracés EMGs. L'interprétation qui a été donnée est que les sujets avaient appris à créer de l'inhibition au moment de la perturbation, ce qui correspond à une modification du paramètre  $\lambda$  qui « suit » de mieux en mieux l'étirement du bras au fil des essais. Cette interprétation permet d'expliquer à la fois la diminution du réflexe, les multiples périodes de silence et le transfert de l'inhibition à d'autres muscles.



**Figure 2.5. Comportement du réflexe myotatique lors d'étirements successifs.** A. En étirant le triceps (TL) sur un arc de 20° on obtient une réponse réflexe (A.), suivi d'une ou plusieurs périodes de silence (IP). La courbe du dessus est l'angle du coude, en dessous est l'EMG (brut) et intégré (fenêtres glissantes de 25ms). B. La taille du réflexe diminue progressivement avec les essais mais ne ré-augmente pas après la pause de 5min entre les blocs 1 et 2. La taille du réflexe ne ré-augmente pas non plus lorsque qu'un autre muscle (fléchisseur du coude) est testé démontrant qu'il ne s'agit pas d'un phénomène spinal (atténuation de l'efficacité des connexions Ia→ motoneurones  $\alpha$ ). Il s'agit ici d'un phénomène d'apprentissage. Adapté de Turpin *et al.* (2016).

Ces résultats suggèrent que la configuration de référence peut être modifiée de manière inconsciente et ce, même lorsque des instructions sont données pour ne pas modifier la commande motrice (« *do not intervene* »). Ces observations sont importantes car elles indiquent que l'humain a la capacité de modifier le comportement des réflexes en quelques essais seulement, et uniquement de manière graduelle. La commande et donc la configuration de référence est donc possiblement modifiée de manière inconsciente et non triviale constamment.

Il est probable aussi que l'état de repos (hors état de sommeil) ne puisse pas être considéré comme un état passif. La présence de modulations actives (par le sujet) de  $\lambda$  lors de positionnements passifs (par l'expérimentateur) a déjà été démontré pour les muscles du poignet (Raptis *et al.* 2010). Il est donc probable que même l'étirement passif d'un muscle au repos ne se fasse qu'en suivant activement le mouvement d'étirement en augmentant volontairement  $\lambda$ , c'est à dire en créant des inhibitions progressives et à l'inverse que le raccourcissement passif

d'un muscle se fasse en facilitant les motoneurones. L'inhibition progressive des motoneurones lors d'étirements passifs a été observée et est corrélée aux capacités d'étirement du muscle (Guissard *et al.* 1988; Datoussaid *et al.* 2021). Une influence des organes tendineux de golgi (inhibition autogénique) est improbable car ceux-ci sont silencieux en conditions passives (Jami 1992). Il est plus probable que des influences supra-spinales soient à l'œuvre. Un argument est que si les motoneurones ne recevaient aucune inhibition supra-spinale l'étirement des fuseaux neuromusculaires provoquerait une augmentation du réflexe de Hoffmann (qui facilite les motoneurones) mais c'est l'inverse qui s'observe. De plus cette inhibition du réflexe Hoffmann ne s'observe que ~50-60 ms après le début de l'étirement suggérant que des mécanismes autres que spinaux en sont responsables (Pinniger *et al.* 2001). Un autre argument est que si le sujet est distrait par des calculs mentaux les fuseaux neuro-musculaires deviennent beaucoup plus actifs lors de tels étirements (Ribot-Ciscar *et al.* 2000) : on peut supposer ici que le pattern d'inhibition est moins bien coordonné à l'étirement du muscle si le sujet est distrait. L'activation involontaire (accidentelle) d'un muscle lors de raccourcissements passifs n'est pas fréquent mais est observable même chez des individus sains (phénomène dit de Westphal, e.g., Burke *et al.* (1978)) et ceci suggère aussi que  $\lambda$  suit difficilement le mouvement imposé. Dire que  $\lambda$  est modulé lors de mouvements passifs n'est pas trivial et il manque des preuves fortes de cette hypothèse. En déplaçant passivement un segment et en testant divers réflexes spinaux, cette hypothèse fondamentale pourrait probablement être vérifiée de manière plus convaincante<sup>20</sup>.

Ma conclusion est que si on ne parvient à pas à étirer les muscles des patients spastiques sans qu'une activité musculaire n'émerge c'est que la position de référence « ne suit pas » le mouvement imposé, par manque d'inhibition active du muscle étiré. Pour le triceps sural cette inhibition lors d'étirements passifs semble difficile à réaliser même chez les sujets sains. Une question que l'on peut poser est de savoir si cette capacité de régulation de  $\lambda$  pour le triceps sural pourrait être associée au contrôle de la marche ou de la posture debout chez des sujets sains et âgés, comme pour les capacités de modulation du réflexe de Hoffman (Koceja et al. 1995).

### ***Autres mesures de $\lambda$ ?***

On a vu qu'il est possible d'identifier  $\lambda$  en provoquant le réflexe myotatique lors d'étirements. Plus généralement lorsque l'activité musculaire émerge (passe de zéro à quelque chose) ou

---

<sup>20</sup> Je m'attends à une modulation congruente des réflexes et de l'excitabilité des motoneurones (excitation lors d'un raccourcissement/inhibition lors d'un étirement).

lorsqu'elle « s'éteint » (passe de quelque-chose à zéro) on sait qu'on est arrivé à la position de référence pour le muscle considéré (Mullick *et al.* 2018; Chan-Viquez *et al.* 2020). On peut donc identifier  $\lambda$  aux moments où l'EMG atteint zéro pour un ensemble de muscles, et pratiquement on utilise le moment où l'EMG atteint un minimum<sup>21</sup>. Cette analyse a été utilisée pour évaluer la complexité du contrôle chez les enfants lors de la marche et lors de bondissements vers l'avant (Chan-Viquez *et al.* 2020), ou pour analyser la structure temporelle du contrôle des positions de référence lors la marche (Feldman *et al.* 2011) ou de tâches de piétinement sur le côté (Scarlat *et al.* 2024). L'étude de Chan-Viquez montre une corrélation entre la probabilité de minima au cours de répétition de saut ( $r=0.6$ ) et la quantité d'activité extra-scolaire, suggérant que la synchronisation des positions de référence pour plusieurs muscles ( $\Rightarrow$  minima global) est un signe de maturation ou de maîtrise du geste. Latash et ses collègues ont estimé  $\lambda$  en utilisant des étirements relativement lents des muscles de la main (1 cm en 0.5s) lors d'un maintien de force constante en isométrie. Lorsqu'on étire le muscle la force augmente selon l'équation caractéristique du muscle (une exponentielle). En linéarisant cette relation  $\lambda$  se trouve à l'intersection que fait la droite avec l'axe des abscisses<sup>22</sup>, i.e., à force=0 (Ambike *et al.* 2016; Nardon *et al.* 2022). De manière plus indirecte, Zatziosky et Duarte (1999) ont assimilé les positions d'équilibres du corps entier aux positions moyennes (moyenne mobile) du centre de pression sur le sol lors d'un maintien postural (oscillations  $<0.25\text{Hz}$ ) et les oscillations autour de ces positions moyennes ont été associées à des réactions réflexes permettant de ramener le corps vers la position d'équilibre. Récemment l'équipe de Gregor Schöner a utilisé une optimisation de paramètres pour estimer  $\lambda$  à partir d'un modèle musculosquelettique incluant le réflexe myotatique (Zhang et Schöner 2025). On peut noter que la cohérence entre ces méthodes n'a pas été établie.

## Conclusions

Le séjour dans le laboratoire d'Anatol Feldman m'a fait prendre conscience qu'il existe des modulations constantes, inconscientes et non triviales de la commande motrice, que les réflexes peuvent puissamment activer les muscles et qu'on ne peut pas dissocier la commande motrice de la régulation des réflexes. L'EPH suggère que la commande motrice (supra-spinale) est un

---

<sup>21</sup> Pourquoi pour tous les muscles et pas un seul ? Intuition d'Anatol...que les données encouragent. Il semble que  $\lambda$  soit changé pour tous les muscles en même temps par des variations successives et franches (ex. **Figure 4.1**).

<sup>22</sup> En cas de forte co-activation des antagonistes, l'équation caractéristique résultante de ces muscles est une ligne droite passant par  $\lambda$  (Voir la Figure 1 par exemple de Levin *et al.* 1992).

signal qui module le seuil d'activation des muscles<sup>23</sup> et qu'elle ne peut pas être déduite facilement de l'EMG seul (e.g., Zhang *et al.* 2017).

L'EPH offre un cadre théorique pertinent pour identifier la commande motrice ( $\lambda$ ) et  $\lambda$  apparaît comme une mesure quantitative de la spasticité.

Je fais l'hypothèse qu'on pourrait mettre en évidence les limites de modulation de  $\lambda$  lors d'étirements de la cheville, puisqu'on observe de grandes difficultés même chez les sujets sains à relâcher le triceps sural lors de tels étirements. L'idée ici serait de voir si le contrôle de  $\lambda$  pour cette articulation pourrait être corrélé à des capacités fonctionnelles (tâche posturale par exemple).

### **Projets**

L'analyse de la spasticité est effectuée dans le cadre du projet Feder-Syncro (début Novembre 2025). Dans ce projet, l'évaluation des muscles spastiques sera réalisée simultanément sur plusieurs muscles. La mesure de la « spasticité » chez des personnes saines – par l'étirement passif du triceps sural chez des personnes âgées – viendra compléter l'analyse des synergies stabilisatrices de la performance (voir section suivante).

---

<sup>23</sup>Anatol a rebaptisé l'EPH « la théorie de la position seuil » (e.g., Zang *et al.* 2017) pour mieux rendre compte du fait que la position de référence est la position qui délimite l'état de silence et l'état d'activation d'un muscle...mais EPH (*equilibrium point hypothesis*) fait un lien avec les théories des systèmes dynamiques et ce lien est important.

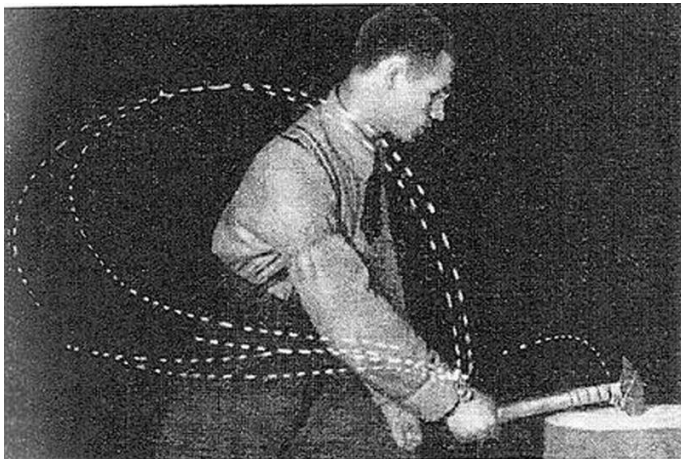


### III. Les synergies stabilisatrices de la performance

*The coordination of a movement is the process of mastering redundant degrees of freedom of the moving organs, in other words its conversion to a controllable system.*

Nikolaï Alexandrovitch Bernstein (1935)

Le système musculo-squelettique est redondant et on peut montrer que chez les individus sains cette redondance est exploitée à bon escient. En équilibre sur un pied, il est par exemple possible d'observer de grandes variations de la position des différents segments, on peut bouger les hanches et les bras par exemple, sans que le centre de gravité du corps entier ne bouge dans les mêmes proportions. Les mouvements des différents segments se compensent entre eux pour minimiser le mouvement du centre de masse du corps entier. Un autre exemple, provenant des expériences de NA Bernstein (1896 – 1966) est celui du forgeron chez qui on peut observer qu'il utilise une variété de trajectoires pour chacun des segments du bras (épaule, coude, poignet) d'un essai à l'autre alors que les trajectoires du marteau semblent, elles, reproductibles. Le forgeron utilise donc de nombreuses configurations articulaires aboutissant toutes à des positions similaires du marteau (**Figure 3.1**).



**Figure 3.1. Cyclogramme du poignet et du marteau chez un forgeron.** Des trajectoires variées du poignet conduisent à des trajectoires finales très similaires pour le marteau. Le forgeron utilise donc la redondance de son système musculo-squelettique pour parvenir à générer des trajectoires similaires du marteau d'un essai à l'autre. Le sujet serait Aleksei K. Gastev (1882-1939), le directeur de l'*Institut Central du Travail* où a travaillé NA Bernstein vers 1920.

L'exemple de l'équilibre sur un pied correspond à des compensations entre les quantités de mouvement générées par les différents segments pour stabiliser la position du centre de masse du corps entier, le second, celui du forgeron, correspond à des compensations entre les angles articulaires pour stabiliser la position du marteau dans l'espace. Ces stabilisations mettent en évidence un contrôle de ces variables par le système nerveux central. Comment celui-ci parvient

à réaliser ces prouesses est encore une énigme, mais la mesure de l'étendue avec laquelle un individu exploite la redondance est prometteuse pour évaluer la santé des structures nerveuses impliquées dans le contrôle de la motricité.

## Revue de la littérature :

### *Définition des synergies stabilisatrices de la performance*

Mark Latash, John Scholz et Gregor Schöner ont appelé les compensations observées entre les degrés de libertés d'un système permettant qu'une performance soit stabilisée des *synergies*<sup>24</sup> (Latash *et al.* 2007). J'ai préféré ici utiliser les termes de *synergies stabilisatrices de la performance* pour les distinguer des synergies musculaires de la partie n°1 (voir la discussion en partie IV sur ces deux notions de synergies).

Les **synergies stabilisatrices de la performance (SPP)** sont définies comme des covariations entre des *variables élémentaires* permettant de stabiliser une *variable de performance*.

Par **variables élémentaires** il faut entendre les *degrés de libertés* d'un système (ex. les angles articulaires ou les forces exercées par différents muscles). Ils correspondent à l'ensemble des variables indépendantes pouvant influencer la variable de performance. La **variable de performance** correspond au paramètre rendant compte de l'objectif moteur à atteindre (ex. la position de la main dans l'espace ou le couple articulaire généré par les muscles).

La notion de *stabilisation* est à comprendre comme un mécanisme visant l'invariance du résultat (*équivalence motrice*) et pas uniquement comme une minimisation de la variabilité de la variable de performance, car de faibles variations de cette dernière n'indiqueraient pas nécessairement la présence de mécanismes de compensations entre les degrés de liberté.

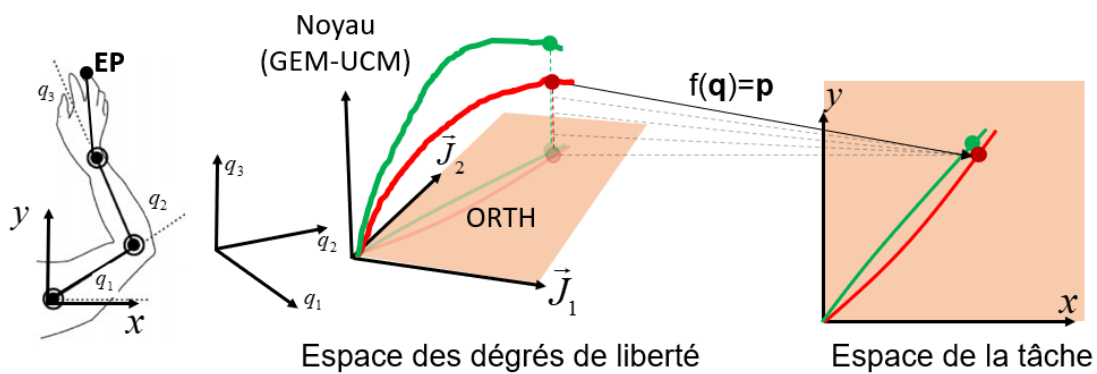
### *Un point sur la méthodologie*

Mettre en évidence des SSP c'est montrer que la variable de performance est minimalement affectée par les variations des degrés de libertés. Ceci impose de définir 1) la variable de performance (espace de la tâche), 2) les degrés de libertés pertinents pour la tâche à accomplir (espace des degrés de libertés) et 3) la relation/fonction liant les deux. Si on prend la vitesse de

---

<sup>24</sup> Mark Latash utilise aussi les dénominations de synergie-A (les synergies musculaires), synergie-B (d'autres formes de covariations, e.g., synergies cinématiques) et synergie-C (les synergies stabilisatrices de la performance, cette section) (voir le Chapitre 11 de Latash et Zlatiorky, 2016). Il a récemment utilisé les termes de *synergies motrices stabilisant la performance* (Latash, 2024) qui est plus précis. Le terme de *synergie compensatoire* est aussi valide mais il a été utilisé pour décrire des synergies cinématiques (covariations d'angles articulaires) spécifiques (Ma et Feldman, 1995).

marche ( $v$ ) comme variable de performance, la fréquence des pas ( $q_1$ ) et la longueur des pas ( $q_2$ ) peuvent être les degrés de liberté et la fonction liant les deux serait  $v = f(\mathbf{q}) = q_1 \times q_2$ . En marchant à vitesse préférentielle on montre que les variations des  $q_i$  permettent une invariance relative de la vitesse de course, i.e., quand  $q_1$  augmente,  $q_2$  diminue de sorte que  $v \cong$  constante (Dingwell *et al.* 2018). Pour décomposer la variabilité des degrés de liberté en une composante ayant un effet sur la variable de performance et une autre n'en ayant pas il faut analyser les  $q_i$  par rapport de la surface définie par  $f(\mathbf{q}) = \text{constante}$ . Cette surface est souvent non linéaire et il est plus commode d'étudier les variations des  $q_i$  après linéarisation (dérivations partielles) de la fonction  $f(\mathbf{q})$  (**Figure 3.2.**).



**Figure 3.2. Décomposition de la variabilité des degrés de liberté.** La figure illustre un mouvement du bout des doigts (**EP**, Endpoint) localisé par ses positions  $x$  et  $y$  dans le plan et dépendant de 3 degrés de liberté (les  $q_i$ ,  $i=1...3$ ). Deux trajectoires du EP en rouge et vert sont indiquées à la fois dans l'espace des degrés de liberté (milieu) et dans l'espace de la tâche (à droite). La tâche étant redondante plusieurs combinaisons des  $q_i$  permettent d'atteindre un même point dans l'espace de la tâche (vecteur noir et ceux grisés en pointillés allant de l'espace des degrés de liberté à l'espace de la tâche). Les vecteurs  $\vec{J}_1$  et  $\vec{J}_2$  du Jacobien de  $f(\mathbf{q})$  –la dérivée première de  $f(\mathbf{q}) : \mathbf{J}(\mathbf{q}) = [\partial f / \partial q_i]$  –donnent les directions dans lesquelles les variations des  $q_i$  modifient la variable  $\mathbf{p} = [x ; y]$ . Ces vecteurs définissent l'espace *orthogonal (ORTH)*<sup>25</sup>, car orthogonal au noyau. Le *noyau* (ou espace nul) du Jacobien est l'espace dans lequel les variations des  $q_i$  n'influencent pas la variable de performance. Cet espace est aussi appelé **GEM** (*Goal Equivalent Manifold*) ou **UCM** (*UnControlled Manifold*)<sup>26</sup>. Les deux trajectoires, très similaires dans l'espace de la tâche, diffèrent de manière importante dans le noyau de  $\mathbf{J}$ , montrant des mécanismes de compensations entre les degrés de liberté – c-à-d des synergies stabilisatrices – plus importants pour la trajectoire en vert. J'ai aussi illustré le fait que les « ombres » des trajectoires en rouge et vert dans l'espace ORTH sont similaires aux trajectoires dans l'espace de la tâche<sup>27</sup>. L'analyse de la variabilité se fait en projetant les points associés aux trajectoires dans les espaces ORTH et GEM-UCM. On trouve le terme d'analyse de l'*équivalence motrice* lorsque les variances sont évaluées au fil du temps et non entre les essais (e.g., Falaki *et al.* 2017).

<sup>25</sup> C'est le terme que j'ai choisi d'utiliser ici mais on trouve dans la littérature les termes de « *non goal equivalent manifold* », « *task relevant manifold* », « *output potent dimension* » ou espace image (*range space*).

<sup>26</sup> *Manifold* signifie littéralement « variété » et désigne un sous-espace généralement « courbé » (non-linéaire).

<sup>27</sup> Ce qui n'est pas illustré c'est que les vecteurs  $\vec{J}_1$  et  $\vec{J}_2$  changent avec  $\mathbf{q}$  et qu'ils ont une origine puisqu'on linéarise souvent autour de  $\bar{\mathbf{q}}$ , où  $\bar{\mathbf{q}}$  est la moyenne des  $q_i$  analysés (i.e., on calcule  $\mathbf{J}(\bar{\mathbf{q}})$ ).

### *La méthode UCM*

Introduite par John Scholz et Gregor Schöner (1999), la **méthode UCM** (UnControlled Manifold<sup>28</sup>) consiste à comparer les variances des degrés de libertés (les  $q_i$ ) appartenant à au sous-espace nul (UCM) versus au sous-espace orthogonal (ORTH). On dira que la variable de performance,  $f(q_i)$ , est stabilisée si les  $q_i$  varient davantage dans le sous espace UCM que dans le sous espace ORTH. Comme indiqué en **Figure 3.2** l'espace des degrés de liberté est décomposé en UCM et ORTH à partir de l'analyse de la matrice Jacobienne de la fonction  $f(q)$ , i.e.,  $J = [\partial f / \partial q_i]$ , dont les vecteurs donnent les directions de l'espace ORTH. Pour quantifier la différence de variance dans UCM et dans ORTH on utilise classiquement des différences normalisées entre les variances des degrés de libertés projetés dans les deux espaces, e.g.,  $(V_{UCM} - V_{ORTH}) / (V_{UCM} + V_{ORTH})$ , ou simplement le ratio entre ces deux variances ( $V_{UCM} / V_{ORTH}$ ). Si ces indices sont  $> 1$  cela suggère que des mécanismes de compensation sont à l'œuvre pour stabiliser la variable de performance. Un ratio  $< 1$  suggère au contraire que la variable de performance est volontairement ou involontairement modifiée<sup>29</sup>.

### *La méthode de randomisation*

Introduite dans ce cadre d'études par Hermann Müller et Dagmar Sternad (2003) la **méthode de randomisation** consiste à comparer la variabilité observée de la variable de performance ( $V_{réelle}$ ) à la variabilité qui aurait été observée s'il n'existait aucun processus de compensation, c'est-à-dire la variabilité liée au « hasard » ( $V_{hasard}$ ). On peut obtenir  $V_{hasard}$  en permutant de manière aléatoire les  $\delta q_i$  et en calculant le résultat dans l'espace de la tâche, i.e.,  $V_{hasard} \cong (f(\bar{q}_i + \delta q_i^{permute}) - f(\bar{q}_i))^2$ . Un ratio des deux variances ( $V_{hasard} / V_{réelle}$ ) supérieur à 1 suggère que des mécanismes de compensations ont permis de réduire la variabilité de la variable de performance. C'est une méthode moins utilisée que la méthode UCM mais très pertinente car elle prend en compte toute l'information de la Jacobienne (les valeurs propres/singulières) et non juste l'orientation des vecteurs propres.

### *Les autres méthodes ?*

Il existe d'autres approches permettant d'analyser la structure de la variabilité des degrés de libertés comme la méthode GEM (Goal Equivalent Manifold) introduite par Joseph Cusumano et Paola Cesari (2006), la méthode TNC (Tolerance-Noise-Covariation) proposée par Hermann

---

<sup>28</sup> Le terme « uncontrolled » n'est probablement pas approprié car il faut très souvent un contrôle délibéré pour observer des synergies stabilisatrices de la performance (e.g. Racz et Valero-Cuevas, 2013).

<sup>29</sup> Un ratio = 1 pourrait correspondre à des variations aléatoires dans les deux espaces.

Müller et Dagmar Sternad (Müller et Sternad 2004), ou la décomposition de second ordre (ou méthode du Hessien) d'Andrea d'Avella et collaborateurs (Tommasino *et al.* 2021). Ces méthodes utilisent plusieurs indices pour caractériser la relation entre la performance et la variabilité des degrés de liberté comme la *sensibilité* de la variable de performance aux variations des degrés de liberté (ou son inverse appelée la *tolérance*), la dispersion des degrés de liberté (appelé *le bruit*) et/ou les *covariances/alignements* entre les variations des degrés de liberté et l'espace équivalent-moteur ( $\equiv$  SSP). Les méthodes GEM et TNC caractérisent les SSP en utilisant respectivement les méthodes UCM et de randomisation. La méthode du Hessien les caractérise de manière indirecte à partir de la matrice hessienne (dérivée seconde) et semble plus complexe à implémenter car elle impose de réduire  $f(\mathbf{q})$  à une fonction scalaire pour obtenir un Hessien « abordable » (qui ne soit pas un tenseur).

### ***Où et quand observe-t-on des synergies stabilisatrices ?***

Les synergies stabilisant la performance (**SSP**) sont présentes à différents niveaux d'analyse et pour des variables de diverses natures (cinétiques, cinématiques ou EMG). Sans être exhaustif, les SSP ont pu être mises en évidence entre les moments cinétiques des différents segments du corps humain pour maintenir leur somme fixe (Robert *et al.* 2009; Caderby *et al.* 2023), entre les angles articulaires des deux bras pour stabiliser la position d'un objet tenu des deux mains (Gorniak *et al.* 2009), entre les forces exercées par 4 des 5 doigts de la main pour stabiliser une force isométrique totale donnée (Park *et al.* 2013), entre les activations de synergies musculaires pour stabiliser la position du centre de masse du corps entier (Krishnamoorthy *et al.* 2003), entre les activités musculaires individuelles des doigts pour stabiliser un vecteur de force donné avec l'index (Valero-Cuevas *et al.* 2009), ou encore entre les activités de groupes d'unités motrices d'un même muscle pour stabiliser une force totale donnée (Madarshahian *et al.* 2021). Des SSP ont aussi été mises en évidence à un niveau collectif (Romero *et al.* 2015; Solnik *et al.* 2015). Dans l'étude de Romero *et al.* (2015) par exemple un sujet déplaçait une cible et l'autre sujet déplaçait un pointeur, tous les deux étaient assis à une même table et l'objectif était de faire se rejoindre la cible et le pointeur au centre de la table (degrés de liberté=angles articulaires des deux sujets, performance=erreur de position finale entre le pointeur et la cible). Les degrés de libertés variaient là aussi davantage dans l'espace GEM-UCM que dans l'espace ORTH. Les SSP peuvent aussi être présentes pour plusieurs variables de performances en même temps (e.g., Mattos *et al.* 2015). La position de la main et la position du centre de masse du corps entier sont stabilisées lors d'un mouvement de pointage debout par exemple (Tomita *et*

al. 2023). Ces données suggèrent que les SSP impliquent à la fois des mécanismes de bas niveau (spinaux) et de haut niveau (supra-spinaux).

L'amplitude des indices SSP – ratio ou différence normalisée –varient au cours du temps et peuvent varier selon la population (ex., jeune ou âgée), les conditions expérimentales (e.g., fatigue, difficulté de la tâche) et les consignes données (voir la revue de Latash 2021). On observe que les indices SSP se mettent en place relativement lentement lors de la stabilisation d'une variable de performance. Il faut par exemple 2-3s pour stabiliser un niveau de force (isométrique) avec plusieurs doigts et une fois stabilisé il faut encore ~2-3s pour que l'indice SSP atteigne son maximum. La vitesse avec laquelle ce maximum est atteint est aussi très variable. Tillman et Ambique (2018) montrent par exemple que les SSP se mettent en place plus tardivement (~+2s) chez des sujets âgés (~70ans) que chez des sujets jeunes (~20ans) quand les feedbacks incitent à atteindre la force cible lentement, bien que jeunes et âgés atteignent des niveaux d'indice SSP similaires. Les indices SSP ont en général des comportements phasiques lors des mouvements, comme dans le cas de la marche où ils sont en particulier plus faibles lors des phases de double appui pour la stabilisation de la position du centre de masse ou du moment cinétique du corps entier (Robert *et al.* 2009; Papi *et al.* 2015). On montre que lors de la transition d'un état stable à un autre –ex. changement de niveau de force, exécution d'un pas vers l'avant, mouvement du bras en position debout – les indices SSP diminuent environ 200-300ms avant les premières variations de la variable de performance, c'est-à-dire dans des temps correspondant aux ajustements posturaux anticipatoires (Klous *et al.* 2011; Zhou *et al.* 2013; Wang *et al.* 2017). Par rapport à un état stable, les indices SSP sont aussi 10-30% plus bas lorsque les sujets se préparent à une modification volontaire rapide de la variable de performance<sup>30</sup> (Piscitelli *et al.* 2017; Tillman et Ambike 2018; De *et al.* 2024), suggérant que les SSP sont diminuées volontairement ou qu'elles sont compromises par la présence d'une seconde action en préparation. Ces dynamiques non triviales suggèrent que l'établissement des SSP est intimement lié aux variations de la commande motrice.

Une observation importante est que les SSP sont présentes lors de l'application de perturbations mécaniques externes (Scholz *et al.* 2007; Yang *et al.* 2007; Mattos *et al.* 2011; Mattos *et al.* 2015), c'est-à-dire que les perturbations induisent des variations des degrés de libertés souvent majoritairement dans l'espace GEM-UCM (voir néanmoins Mattos et al. 2015 pour un contre-

---

<sup>30</sup> Mark Latash a suggéré à ce sujet qu'il existait un compromis entre agilité (vitesse avec laquelle on change de variable à stabiliser) et stabilité (=SSP). L'hypothèse est que plus la stabilité est grande et plus il est difficile d'engager une nouvelle action (Latash et Huang, 2015).

exemple). Lors de perturbations horizontales de la surface d'appui en étant debout les mouvements des segments induits par les perturbations se compensent entre eux pour permettre de limiter le déplacement du centre de masse par exemple (Scholz *et al.* 2007). Ces résultats suggèrent plutôt une origine réflexe ou automatisée des SSP.

**Ces observations soulèvent la question de l'origine des SSP.** La multiplicité des solutions motrices utilisées pour une tâche donnée pourrait résulter 1) d'un effet de perturbations internes ou externes (bruit sensorimoteur) non compensées, parce que n'interférant pas avec l'objectif moteur<sup>31</sup>, et/ou 2) elles pourraient résulter d'une exploration volontaire de plusieurs actions équivalentes. Plusieurs modèles ont été proposés sur la base de ces deux grandes idées (Rosenbaum *et al.* 1995; Todorov et Jordan 2002; Latash *et al.* 2005; Martin *et al.* 2009; Morasso *et al.* 2010). Un modèle qui pourrait faire consensus est que les variations dans l'espace GEM-UCM résultent d'une forme d'aiguillage délibéré du bruit sensorimoteur, c'est-à-dire d'une forme de *feedback control* permettant à certaines solutions motrices alternatives d'être recrutées par les rétroactions/*back-coupling* provenant des perturbations sensorimotrices. Plusieurs études portant sur la dynamique des fluctuations dans l'espace GEM-UCM suggèrent en effet que l'amplitude des SSP ne varie pas comme du bruit<sup>32</sup> et les auteurs de ces études en ont conclu qu'il s'agissait d'un comportement délibéré, possiblement exploratoire (Rácz et Valero-Cuevas 2013; Dingwell *et al.* 2018). D'autres faisceaux de preuves basés sur des paradigmes d'apprentissage ou d'adaptation à des perturbations suggèrent aussi ce rôle exploratoire des SSP (Yang *et al.* 2007; Mattos *et al.* 2015; Singh *et al.* 2016). Singh *et al.* (2016) par exemple, ont montré que la variabilité des configurations initiales lors d'une tâche de pointage avec le bras dans un champ de force imposé par un manipulandum était corrélée à la vitesse d'adaptation dans le champ de force, ce qui a suggéré aux auteurs que les variations dans l'espace GEM-UCM étaient une forme d'exploration de plusieurs solutions motrices, facilitant les adaptations.

On ne connaît pas l'origine des SSP mais les résultats présentés ici suggèrent qu'elles pourraient représenter une capacité du système nerveux central à explorer plusieurs solutions motrices et/ou à les rendre disponibles pour faire face à des perturbations. Un point important dans le cadre de ce mémoire d'habilitation est que les indices SSP apparaissent souvent moins importants chez les personnes âgées ou chez les personnes présentant des altérations du système

---

<sup>31</sup> c'est le principe du minimum d'intervention de Jordan et Todorov: *deviations from the average trajectory are corrected only when they interfere with task performance* (Todorov et Jordan, 2002)

<sup>32</sup> Ces études montrent que les fluctuations dans l'espace GEM-UCM sont corrélées à elles-mêmes au cours du temps, ce qui est une structure non compatible avec du bruit blanc.

nerveux. On montre aussi que **les indices SSP peuvent être corrélées aux degrés des dysfonctions motrices**. Par exemple, Lewis *et al.* (2016) montrent chez des soudeurs exposés à des métaux lourds des diminutions des indices SSP pour une tâche de maintien de force isométrique avec 4 doigts par rapport à un groupe contrôle et que ces diminutions corrèlent avec les altérations du globus pallidus ( $r^2=0.53$ ), une structure des ganglions de la base, bien qu'aucun signe clinique ne soit présent chez ces personnes au moment des tests. Park *et al.* (2013), sur la même tâche de force isométrique, montrent que chez des patients âgés présentant une atrophie olivo-ponto-cérébelleuse les scores d'ataxie étaient inversement corrélés aux indices SSP ( $r^2=0.7-0.8$ ). Tomita *et al.* (2020) ont aussi montré des corrélations entre les indices SSP et des scores fonctionnels tels que l'indice de Fugl-Meyer chez des patients post-AVC ( $r^2=0.4-0.5$ ), pour une tâche consistant à pointer vers une cible placée plus loin que la longueur du bras. Ces observations suggèrent un rôle important de plusieurs structures supra-spinales comme le cortex, le cervelet ou les ganglions de la base et suggèrent aussi que les indices SSP pourraient permettre de quantifier les déficits chez les populations fragiles (voir Vaz *et al.* (2019) pour une revue).

Néanmoins, cette interprétation est sujette à caution. En effet, on peut trouver des indices SSP plus élevés chez des patients post-AVC (Kao et Srivastava 2018), chez des personnes âgées ayant un historique de chute (Yamagata *et al.* 2019) ou chez des personnes atteintes de trisomie 21 (Scholz *et al.* 2003; Black *et al.* 2007) par rapport à des groupes contrôles, alors que le contraire serait attendu si ces indices étaient le reflet direct des capacités motrices. On peut aussi observer des indices SSP plus bas chez des patients parkinsoniens par rapport à des sujets contrôle sur une tâche posturale bien qu'aucun signe clinique d'instabilité ne soit présent (Falaki *et al.* 2017), ou observer des indices similaires avant et après un cycle de réhabilitation chez des patients post-AVC malgré des évolutions cliniques positives (Lofrumento *et al.* 2021). Ces résultats ne sont pas nécessairement des contre-exemples mais montrent que les indices SSP ne doivent pas être confondus avec la performance elle-même. Une première raison est que l'analyse UCM est effectuée dans l'espace des degrés de libertés et non dans l'espace de la tâche (discuté plus loin). Une seconde chose est que les indices SSP sont des ratios. C'est-à-dire que l'analyse des composantes GEM-UCM et ORTH doit être faite en parallèle. Yamagata *et al.* (2021) par exemple ont étudié le contrôle de la position du centre de masse du corps entier pendant la marche chez des adultes âgés vivant en communauté ( $\equiv$  EHPAD<sup>33</sup>) et ont montré que la variance ORTH dans la direction verticale était plus importante ( $p=0.028$ ) chez les

---

<sup>33</sup> Établissement d'hébergement pour personnes âgées dépendantes.

personnes ayant chuté l'année suivant les mesures, bien que la variabilité de la position du COM et les indices SSP étaient similaires entre les groupes. Une dernière chose est que les valeurs plus hautes chez populations fragiles par rapport à des groupes contrôles peuvent être le signe d'un apprentissage, comme déjà observé chez des personnes atteintes de trisomie 21 (Latash *et al.* 2002; Scholz *et al.* 2003) et/ou montrer que les personnes sont dans une phase d'exploration. On voit par ces exemples les indices SSP sont prometteurs mais que leur interprétation doit être affinée pour en faire un outil d'évaluation pertinent des capacités motrices chez les populations fragiles.

## Contributions :

Mon travail effectué sur ce thème est plus récent et moins fourni que les deux autres. J'ai inclus ci-dessous un acte de conférence (référence 2) et un article en révision (référence 5).

1. Yosuke Tomita, **Nicolas A. Turpin**, Daniele Piscitelli, Anatol Feldman, and Mindy Levin (2020). Stability of reaching during standing in stroke. *Journal of Neurophysiology*. 2020 May 1;123(5):1756-1765.(IF: 2,887)
2. Lesport, A, T. Caderby, N. Peyrot, **Turpin NA** (2019) Robust control of the whole-body center of mass position during beyond-the-reach movements in elderly. *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering* 22 (sup1):121-123. IF: 1,610 [acte de congrès]
3. Tomita, Y., Iizuka, T., & Turpin, N. A. (2023). Effects of postural instability on the coordination between posture and arm reaching. *Human Movement Science*, 89, 103088. (IF: 2,397)
4. Teddy Caderby, Angélique Lesport, **Nicolas A. Turpin**, Georges Dalleau, Bruno Watier, Thomas Robert Nicolas Peyrot, Jérémie Begue. Influence of aging on the control of the whole-body angular momentum during stepping: an UCM-based analysis. *Experimental gerontology*, 178, 112217. (IF: 4,253)
5. **Nicolas A. Turpin**, Angélique Lesport, Teddy Caderby, Bruno Watier and Nicolas Peyrot. Using PCA and a symmetrical index of synergy in UCM analysis. Soumis à journal of movement science.

Les articles 1, 2 et 3 montrent que lors d'une tâche duale – tâche de pointage au-delà de la longueur du bras - la position du centre de masse est régulée de manière robuste par des synergies stabilisatrices, contrairement à la tâche focale (position de la main) pour laquelle la stabilisation est moins forte et d'autant moins forte que des déficits moteurs sont présents. Ces articles suggèrent que le centre de masse est contrôlé de manière préférentielle. Pour l'article de Tomita et al. (2023) un modèle 3D spécifique a été développé.

L'article 4 montre une absence de corrélation entre le moment cinétique du corps entier (lors de l'initiation du pas) et l'indice de synergie stabilisatrice chez des personnes âgées, ce qui

suggère que des valeurs plus élevées de moments cinétiques chez les personnes âgées (au niveau du tronc dans le plan sagittal) n'impliquent pas nécessairement un manque de contrôle mais pourraient refléter une stratégie délibérée, i.e., stratégie d'économie permettant de limiter l'utilisation des extenseurs de la cheville pour la propulsion en balançant davantage le tronc.

Le papier 5 est un papier méthodologique. Les résultats montrent que l'analyse en composante principale (ACP), qui réduit la variance totale des données lorsqu'on supprime les « petites » composantes, la diminue principalement dans l'espace nul, ce qui influence les résultats de l'analyse UCM. Cela montre que les variations principales des angles articulaires – définissant habituellement les synergies cinématiques – se font dans l'espace orthogonal (non redondant) et que les « écarts » à ces patterns principaux, comprises souvent comme des erreurs dans une ACP, varient dans l'espace nul<sup>34</sup>. Néanmoins, entre les essais et à un instant donné du mouvement (% du temps total) la variance GEM-UCM domine bien (article 3).

## **Discussion et perspectives :**

L'analyse des synergies stabilisatrices de la performance (SSP) permet de quantifier la capacité d'un individu à exploiter la redondance des systèmes nerveux et musculosquelettiques. L'analyse est pertinente pour évaluer les capacités motrices mais elle reste à approfondir sur la forme et sur le fond (que mesure t-on et comment bien s'y prendre ?).

Une application est l'étude des capacités à moduler les SSP lors d'une tâche de pointage vers une cible située plus loin que la longueur du bras, avec ou sans perturbations (vestibulaires, visuelles ou mécaniques). L'objectif est de faire le lien, possiblement prédictif, entre SSP et déficits posturaux chez des populations fragiles (personnes âgées notamment).

### ***Analyse de la stabilité posturale***

La « stabilité posturale » est souvent comprise comme le fait de pouvoir rester dans une position voulue – généralement debout – sans chuter, et ce, malgré la présence de perturbations. C'est un sujet complexe et les termes de la littérature n'aident souvent pas à clarifier le problème. La stabilité est quelque fois associée à une faible variabilité d'un paramètre (ex. position du centre de pression sous les pieds), d'autres fois à la capacité à revenir à un état initial après une perturbation *relativement importante*. On parle d'équilibre statique ou dynamique pour rendre compte de capacités toutes deux éminemment dynamiques à rester debout ou à marcher. Mais

---

<sup>34</sup> Une explication pourrait être que plusieurs synergies cinématiques redondantes sont utilisées à chaque essai et que les petites composantes de l'ACP rendent compte des différences entre ces différentes synergies cinématiques.

il paraît évident que le corps humain n'est quasiment jamais en équilibre, au sens mécanique du terme ( $\Sigma F = 0$ ). Utiliser le terme de « maintien postural » est aussi problématique puisque la posture est définie le plus souvent comme une configuration articulaire particulière (Massion 1992) et que celle-ci n'est jamais maintenue, jamais constante. Les segments bougent entre eux de manière complexe même lorsqu'on reste simplement debout par exemple et cette variabilité n'est pas néfaste a priori (Hsu *et al.* 2007). Pour clarifier le problème il faut clarifier les termes. J'ai repris pour ce faire un travail de définition effectué par Thomas Robert (TR), un collègue spécialiste de la discipline :

**Chute** : Évènement à l'issue duquel une personne, par son incapacité à corriger un déséquilibre initial, entre involontairement en contact avec le sol ou toute autre surface située à un niveau inférieur à celui où elle se trouvait précédemment. [HDR TR]

**État d'équilibre** : État pour lequel la vitesse du centre de masse et le moment cinétique du corps complet correspondent aux objectifs de la tâche en cours. [HDR TR]

**Déséquilibre** : Évènement : fait de quitter l'ensemble des états d'équilibre, ou de réaliser une action de rattrapage non souhaitée pour des besoins (réels ou ressentis) de maintien / rattrapage d'équilibre. [HDR TR]

**Stabilité** : notion relative à la capacité d'un système mécanique - et de son contrôle- à retourner vers un état d'équilibre suite à une perturbation relativement importante, grâce à la mise en œuvre d'actions de rattrapage spécifiques. Pour un état initial donné, cette capacité peut être estimée grâce à une mesure de la distance entre l'état initial et le noyau de viabilité nommée "marge de stabilité". [HDR TR]

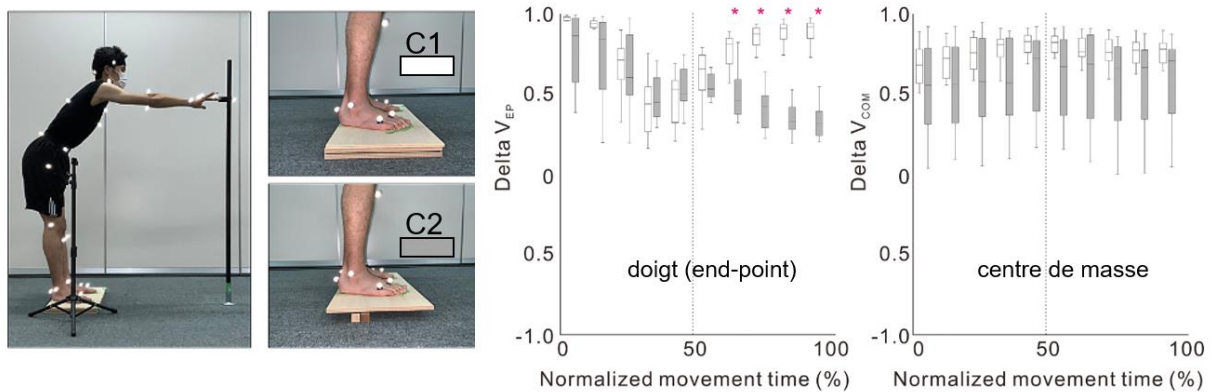
La notion centrale est celle d'état d'équilibre, qui est un état où l'individu est en contrôle de certaines variables mécaniques, explicitement ici la vitesse du centre de masse (**COM**, *center of mass*) et le moment cinétique du corps complet (**WBAM**, *whole body angular momentum*), c'est-à-dire un état dans lequel le système de contrôle réalise les objectifs de la tâche en cours et parvient à stabiliser le système mécanique (le corps). À travers de ces définitions, la méthode UCM est intéressante pour définir explicitement un « noyau de viabilité », c'est-à-dire un ensemble d'états pour lesquels le ou les « objectifs moteurs » sont atteints, mais aussi les moyens de rester dans ce noyau, i.e., par des combinaisons particulières des degrés de libertés. La notion de stabilité correspond à la capacité d'un système à revenir à un état initial ou à un autre état appartenant au noyau de viabilité malgré des perturbations. L'analyse UCM, si elle est effectuée lors de perturbations, permettrait donc de caractériser la dynamique des processus

de stabilisation puisqu'on pourrait caractériser les variations des degrés de liberté qui permettent de rester dans le noyau ( $V_{UCM}$ ) et celles qui forcent le système à le quitter ( $V_{ORTH}$ ). Dans ce cas on aurait une certaine correspondance entre la stabilité telle que définie dans la méthode UCM et la stabilité posturale définie comme une performance motrice.

Dans les définitions de Thomas Robert la stabilité posturale est traduite par la variable *marge de stabilité* (**MdS** ; Hof *et al.* 2005). La MdS correspond à la distance au sol entre la position extrapolée du centre de masse ( $X_{coM}^{35}$ ) et les bords de la surface d'appui (les pieds). Plus la MdS est grande plus il faudra d'efforts a priori pour faire tomber un individu. La MdS est souvent plus grande en conditions instables ou dangereuses (surface en hauteur ou mouvante) et elle est plus grande chez les personnes ayant des difficultés posturales (sujets parkinsoniens ou post-AVC par ex.) suggérant que cette variable est belle et bien contrôlée par le système nerveux central pour assurer l'état d'équilibre. Néanmoins sa valeur en tant que telle n'est probablement pas pertinente pour caractériser cet état, en particulier en présence de perturbations (Hof et Curtze 2016; Kazanski *et al.* 2022). C'est ici que l'analyse UCM devient intéressante. Kazanski et al. (2022) ont utilisé cette approche pour étudier la dynamique de la MdS lors de la marche. Ils ont montré que la position et la vitesse du COM variaient de telle sorte que  $X_{coM}$  était stabilisé en une valeur particulière (i.e., présence de SSP) permettant de rester dans les limites de la base de support. Leurs résultats ont aussi montré que les fluctuations du  $X_{coM}$  dans l'espace ORTH lors de perturbations de la plateforme ou du champs visuel permettaient de mieux discriminer leurs populations jeunes et âgées que la valeur de la MdS elle-même suggérant qu'elle permettait aussi de mieux caractériser le risque de chute (plus élevé en général chez les personnes âgées). L'idée est de reprendre en partie cette analyse de la MdS pour étudier la composante posturale lors d'une tâche de pointage effectuée en étant debout (**Figure 3.3**).

---

<sup>35</sup>  $X_{coM} = x + v/\omega$ , avec  $x$  la position et  $v$  la vitesse du centre de masse,  $1/\omega$  est le temps caractéristique pour un pendule inversé, i.e.,  $\omega = \sqrt{g/l}$ , avec  $l$  la distance entre le centre de masse du corps entier et les pieds et  $g = 9.81 \text{ m/s}^2$ .



**Figure 3.3. Contrôle du centre de masse et de la main lors d'une tâche de pointage vers une cible située plus loin que la longueur du bras.** Dans cette expérience le sujet était soit dans une condition de support complet (C1) ou de support réduit (C2) au niveau des pieds, et il devait pointer vers une cible (un tube de 2cm de diamètre) située à une distance correspondante à 130% de la longueur du bras. L'indice de synergies stabilisatrices,  $V_{UCM-V_{ORTH}}/(V_{UCM}+V_{ORTH})$ , était plus faible pour la main (EP=end-point) à la fin de du mouvement tandis qu'il restait similaire, quoique plus variable, pour le centre de masse (COM). La position finale de la main était similaire dans les deux conditions. Les degrés de libertés étaient les angles articulaires de tous les segments du corps. Nous avons interprété ces résultats comme montrant un contrôle priorisé du COM en condition de support réduit (Tomita et al. 2023).

Pour l'étude du geste de pointage, nous avons premièrement choisi d'étudier la composante posturale en analysant la stabilisation de la position du COM (Lesport *et al.* 2019; Tomita *et al.* 2023). Comme l'équilibre postural correspond aussi à la minimisation des moments de forces ou des moments cinétiques générés au niveau du COM (Herr et Popovic 2008; Maldonado *et al.* 2018), les variables contrôlées peuvent aussi correspondre à ces dernières. Certains auteurs ont aussi utilisé des paramètres connexes comme le bras de levier de la force de réaction au sol par rapport au COM pour rendre compte de l'effet déstabilisant ou non des forces de réactions au sol (Al Abiad *et al.* 2020). Plusieurs variables de performance peuvent être stabilisées en même temps et les variables de performances prioritaires pourraient varier au cours du temps (e.g., Frayne *et al.* (2022) ou Zhang *et al.* (2008)). Il s'agira donc d'appliquer la méthode UCM à ces diverses variables de performance pour déterminer si elles sont complémentaires ou non dans l'analyse de la stabilité posturale.

La tâche de pointage utilisée correspond ici à une double tâche : 1) on a une action du bras vers sa cible (tâche focale) et une action du reste du corps pour maintenir le COM au-dessus de la base de support (tâche posturale). L'intérêt des doubles tâches est qu'elles imposent un partage des capacités attentionnelles, ce qui a le potentiel de perturber le contrôle de l'une ou des deux tâches, en particulier chez les personnes âgées (Beauchet *et al.* 2008). Il ne s'agit pas de perturbations externes mais on peut supposer que la distribution de l'attention à ces deux tâches

facilitera les perturbations internes ou les erreurs motrices. Nous n'avons pas mis en évidence d'altération du contrôle de la position du COM chez des sujets sains, ni chez des sujets âgés (pré-manips), ni même chez les personnes post AVC (Tomita *et al.* 2020). Mais on montre des altérations du contrôle de la tâche focale qui pourraient indiquer une plus grande difficulté à contrôler la tâche posturale (**Figure 3.3**). On peut d'ailleurs montrer que l'indice SSP pour la main sur cette tâche de pointage est corrélé aux scores fonctionnels tels que celui de Fugl-Meyer ou le Functional Reach Test chez des patients post-AVC ( $r^2=0.4-0.5$  ; Tomita *et al.* 2020). Des prétests chez des personnes âgées (N=6, ~65 ans) avaient aussi montrés des différences dans le contrôle du Endpoint par rapport à des sujets jeunes (~25 ans) sur la phase finale du mouvement de pointage. Il reste à poursuivre ces expérimentations en analysant aussi les variables de performances décrites plus haut et en analysant plus précisément les variances GEM-UCM et ORTH. Un objectif à plus ou moins long terme serait de mettre en place des mesures simplifiées de type UCM (analyses vidéo en 2D sans marqueurs) dans des EHPAD<sup>36</sup> pour évaluer les risques de chutes.

L'utilisation de perturbations externes sera un point majeur à intégrer dans les études de laboratoire car 1) ce sont elles qui définissent formellement la stabilité et 2) les SSP peuvent être révélées par les perturbations et même être augmentées après celles-ci. On peut envisager l'utilisation de perturbations ponctuelles ou continues de nature visuelle (utilisation de lunettes de vision déformée), vestibulaires (stimulations galvaniques), proprioceptives (vibrations des tendons) ou mécaniques (translation de la surface au sol, ajout de poids sur les avant-bras). La taille des perturbations et la dynamique post-perturbations (adaptations) feront l'objet d'une attention particulière car le système nerveux réagit différemment selon la taille des erreurs motrices (Kim *et al.* 2018a) et qu'il y a un effet d'adaptation après des perturbations mécaniques sur la variance GEM-UCM (Yang *et al.* 2007; Mattos *et al.* 2015) avec de possibles repondérations sensorielles.

### ***Limites et améliorations de la méthode d'analyse***

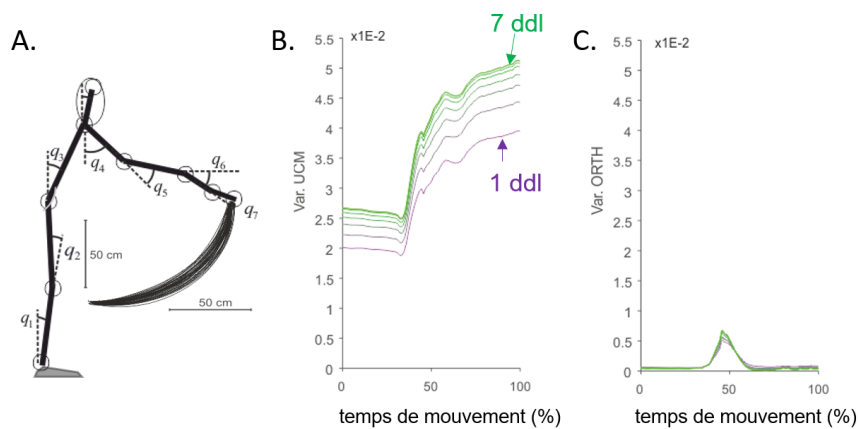
**La méthode UCM ne permet pas de faire un lien direct avec la performance.** Le Jacobien permettant de définir les espaces nuls et ORTH est souvent calculé au niveau de la moyenne des degrés de libertés. Pour un modèle cinématique comme en **Figure 3.4** il s'agit de la configuration moyenne obtenue à un temps donné pour plusieurs essais. Cependant la performance moyenne,  $E[f(\mathbf{q})]$ , avec  $E[\bullet]$  l'opérateur d'espérance mathématique, ne

---

<sup>36</sup> Établissement d'hébergement pour personnes âgées dépendantes

correspond pas nécessairement à la performance au niveau de la configuration moyenne, i.e.,  $E[f(\mathbf{q})] \neq f(E[\mathbf{q}])$ . L'objectif moteur n'est en général pas d'atteindre une configuration particulière ( $E[\mathbf{q}]$ ) mais d'atteindre la cible. De plus,  $f(E[\mathbf{q}])$  n'appartient pas nécessairement au GEM. Pour un mouvement de pointage vers une cible, la position finale de la main imposée par l'expérimentateur est connue a priori et on peut définir l'ensemble des configurations permettant d'atteindre cette position particulière (i.e., le GEM). Mais il peut y avoir des erreurs, et la moyenne des configurations ne va pas correspondre à la performance souhaitée.

**On ne sait pas définir clairement les « vrais » degrés de libertés.** Les angles articulaires pour les modèles cinématiques sont quelques fois des angles relatifs (orientation d'un segment par rapport à un autre) et quelque fois des angles absolus (orientation par rapport au repère du laboratoire) – voir par ex. Yamagata et al. (2019) ou Monaco *et al.* (2018). Mais les angles absolus ne sont pas indépendants entre eux. Si je plie le coude sans bouger le poignet les orientations des deux segments vont changer en utilisant les angles absolus. Il est courant de déterminer les « vrais » degrés de liberté en utilisant une analyse en composante principale, permettant de lier les variables corrélées entre elles. Mais on peut montrer que cette analyse n'a pas le même effet sur les variances UCM et ORTH (**Figure 3.4**, et contribution n°5).



**Figure 3.4. Variances UCM et ORTH après une analyse en composante principale** **A.** un modèle en deux dimensions a été utilisé pour lier la position du bout de la main aux angles des différents segments (les  $q_i$ ). Plusieurs trajectoires du Endpoint sont illustrées pour un sujet particulier. **B.** Variance UCM (13 sujets), calculée entre les essais. **C.** Variance ORTH (13 sujets). La diminution du nombre de composantes (1 à 7) conservées après une analyse en composantes principales (**ACP**) entraîne une diminution de la variance des degrés de libertés principalement dans le sous-espace UCM (**B**) et non dans le sous espace ORTH. Pour obtenir ces données le Jacobien a été calculé par régression (de Freitas et Scholz 2010) et l'angle de la tête n'a pas été pris en compte. Les variances correspondent aux vecteurs allant de la configuration moyenne aux configurations de chaque essais, projetés dans les espaces UCM et ORTH, mis au carré et divisé par le nombre d'essais ( $N=40$ ) et par le nombre de dimension des espaces ( $\dim(\text{ORTH})=2$  et  $\dim(\text{UCM})=5$ ).

On trouve d'autres limites liées à celles-ci dans l'étude de la variabilité dans l'espace des degrés de libertés : 1) les degrés de libertés n'ont pas tous le même poids/le même effet sur la variable de performance et ces poids peuvent varier selon la configuration du système, 2) l'amplitude des variations possibles de degrés de libertés – l'espace accessible – n'est pas pris en compte par la méthode UCM et 3) les normalisations ou les changements de variable peuvent modifier les espaces GEM-UCM et ORTH. Concernant ce dernier point, on trouve des modèles incluant des variables ayant des dimensions différentes comme des positions et des vitesses (Reisman *et al.* 2002), ou des positions et des angles articulaires (Klishko *et al.* 2014). La solution souvent utilisée est de normaliser les degrés de libertés entre 0 et 1 mais les effets sont non-triviaux (Sternad *et al.* 2010; Cusumano et Dingwell 2013). On peut partiellement résoudre ces trois problèmes en utilisant la méthode de randomisation qui permet 1) de prendre en compte toute l'information du Jacobien, i.e., les directions des espaces GEM-UCM et ORTH mais aussi ses valeurs propres/singulières, ce qui permet de prendre en compte la sensibilité des variations des degrés de liberté sur la variable de performance, 2) de prendre en compte l'amplitude maximales des variations des degrés de libertés, qui n'est d'ailleurs pas nécessairement la même chez tous les individus et enfin 3) de ne pas imposer de normalisation des degrés de libertés puisqu'on analyse les variances dans l'espace de la tâche. C'est une méthode qui n'est donc pas équivalente à la méthode UCM (Schöner et Scholz 2007). Les approches par UCM ou par randomisation semblent fournir des indices similaires sur des modèles biomécaniques simples (Reschechtko et Latash 2017), mais il faudrait des comparaisons systématiques de ces deux méthodes dans les études pour mieux saisir leurs complémentarités et leurs différences.

Pour le cas qui nous intéresse, le geste de pointage, il y a d'autres limites et interrogations d'ordre technique. En particulier :

- Nous avons utilisé des tables pour estimer la position du centre de masse du corps entier mais on pourrait utiliser des estimations plus précises (Le Mouel 2025).
- Une partie de la variance ORTH pourrait être attribuée à un mauvais alignement des différents essais lors de la normalisation temporelle (Martin *et al.* 2019). L'utilisation de techniques d'alignements (*Time Wrapping* ; e.g, Helwig *et al.* 2011) pourrait permettre de quantifier les erreurs liées à ces défauts d'alignements temporels.
- Nous définissons habituellement la position de la main dans le repère du laboratoire et on calcule le WBAM relativement au COM. Mais le repère dans lequel les variables de performance sont contrôlées n'est pas une évidence et on pourrait calculer les moments cinétiques par rapport au point d'appui au sol (Chiovetto *et al.* 2018) et calculer la position de

la main par rapport à un autre point du corps (Colby 1998; Ghafouri *et al.* 2002). Les informations proprioceptives pourraient dominer sur la vision pour des cibles éloignées (van Beers *et al.* 2002) et favoriser un repère centré sur le corps par exemple.

## **Conclusions**

L'humain tire avantage de la redondance du système neuromusculaire et cette capacité est quelque fois corrélée avec la santé de structures nerveuses responsables de la motricité. Ces relations ainsi que l'origine physiologique des synergies stabilisant la performance restent à approfondir.

L'analyse UCM sera appliquée à un mouvement de pointage debout vers des cibles éloignées dans le but d'étudier les capacités posturales chez les personnes âgées.

La méthode UCM possède de nombreuses limitations ; les aspects méthodologiques sont trop peu explorés dans la littérature et sont à approfondir.

### **Projet.**

Des données préliminaires ont été acquises par un étudiant en M1 (Romain Maillot) et restent à traiter pour comparer les effets des différents choix méthodologiques (UCM ou randomisation, optimisation des paramètres inertiels). Les script Matlab® permettant d'analyser la cinématique 3D du *endPoint* et du centre de masse, ainsi que l'analyse du centre de masse extrapolé sont prêts. Une thèse est éventuellement envisagée (début en Octobre 2026, financement région a priori), avec pour objectif d'évaluer les indices les plus pertinents pour expliquer les chutes ou les différences liées à l'âge. Concernant ce dernier projet, j'envisage d'utiliser de nouvelles techniques d'acquisition de la cinématique sans marqueur, particulièrement adaptées à l'évaluation de sujets en dehors du laboratoire (par exemple en EHPAD). J'envisage des collaborations avec Michael Begon (Université de Montréal ; analyse cinématique), Teddy Caderby et Jérémie Bègue (Université de la Réunion, analyse du WBAM chez les personnes âgées).



## IV. Discussions finales

Ces 3 chapitres montrent que nous avons à notre disposition des outils quantitatifs pour évaluer les coordinations motrices, et j'ai proposé plusieurs pistes pour améliorer et compléter ces outils. Un point faible concernant les approches utilisées est qu'il ne semble pas exister de cadre théorique les unifiant toutes les trois (Zhao *et al.* 2023).

Les synergies stabilisant la performances (**SSP**) et les synergies musculaires sont des concepts qui peuvent apparaître contradictoires (Tresch et Jarc 2009) : les synergies musculaires sont des contraintes qui diminuent le nombre de degrés de libertés du système neuromusculaire tandis que le cadre des SSP suggère que le cerveau exploite l'abondance des degrés de libertés sans réduire leur nombre. Il a cependant été mis en évidence des SSP entre des muscles ou entre des groupes d'unités motrices (Madarshahian *et al.* 2021) montrant l'existence de SSP au sein même des synergies musculaires. Les SSP sont donc des structures qui se superposent aux synergies musculaires. Latash et ses collaborateurs (2005) avaient utilisé l'image des circuits de l'inhibition récurrente pour expliquer la possibilité de SSP entre les motoneurones : si un motoneurone  $\alpha$  se désactive il produira moins d'inhibition sur ses voisins, qui vont s'activer davantage. Ainsi, plus l'inhibition récurrente sera forte, plus ce mécanisme de compensation sera présent et stabilisera l'output du pool des motoneurones. On pourrait voir les SSP comme ayant une organisation « horizontale » – créant des compensations entre les éléments d'un groupe situés à un même niveau – et les synergies musculaires comme ayant une organisation « verticale » – permettant la distribution des messages nerveux d'un élément situé à un niveau supérieur (ex. cortex) à un groupe d'éléments situés à niveau inférieur (ex. moelle épinière). Les résultats de DERNONCOURT *et al.* (2025) sont cohérents avec cette idée. Ils montrent qu'il existe des variations indépendantes d'activités (fréquence de décharge) de groupes de neurones appartenant au même pool de motoneurones mais ils montrent aussi qu'il est généralement impossible d'activer des motoneurones de manière indépendante volontairement. Ceci suggère que l'indépendance observée n'est pas permise par la commande volontaire, qui, par hypothèse, recrute des synergies musculaires. Ils ont réalisé des simulations numériques suggérant en particulier que des circuits similaires à ceux de l'inhibition récurrente pourrait décorrélérer l'activité de groupes d'unités motrices bien que recevant une excitation commune. Même si l'implication des cellules de Renshaw suggérée par Mark Latash et ses collaborateurs reste à démontrer, ces résultats montrent que les circuits responsables des SSP et des synergies musculaires peuvent tout à fait coexister.

Les synergies musculaires résolvent en partie le problème du nombre de degrés de liberté à contrôler et mais n'éliminent pas le problème du contrôle de la dynamique des segments. Il semble naturel de penser que les motoneurones – le *final common pathway* de Sherrington – ou les neurones prémoteurs activant les synergies musculaires fassent parti des éléments sur lesquels le système nerveux supra-spinal agit pour contrôler l'activité musculaire et in fine le mouvement, mais le contrôle proprement dit, c'est à dire ce sur quoi porte la régulation, est autre chose. De nombreux résultats suggèrent que la cinématique est ce qui est régulé par le système nerveux central (Schwartz 2007). Par exemple, la position du poignet est souvent maintenue fixe malgré l'augmentation des forces centrifuges ou de Coriolis pendant le mouvement du bras, suggérant que ces forces ne sont pas minimisées et que c'est le maintien de la position qui est l'objectif principal (Gelfand et Latash 1998). Les représentations corticales sont aussi plus facilement corrélées à la cinématique des segments qu'aux forces ou aux signaux électromyographiques produits (Georgopoulos *et al.* 1982; Ejaz *et al.* 2015). Mais contrôler la cinématique des segments à partir d'inputs nerveux envoyés aux motoneurones ne semble pas crédible du point de vue computationnel/calculatoire. Le courant computationnel en contrôle moteur suggère que le cerveau pourrait, par une série transformations entre divers espaces neuronaux – en particulier sensoriel et moteur – prédire et générer les stimulations nerveuses à envoyer aux muscles pour réaliser un objectif moteur donné. Il a été suggéré par exemple que certaines de ces transformations pourraient être équivalentes à des calculs de dynamique inverse, permettant de faire le lien entre l'état sensoriel désiré et la commande motrice à envoyer vers les muscles (Flash et Sewnwski, 2001 ; Kawato, 1999). L'existence de réseaux neuronaux permettant une telle transformation est très discutable, car ceci conduirait la commande descendante à avoir la dimension d'une force (ou d'un EMG) et contrôler le mouvement en contrôlant des forces est difficile à concevoir. En effet, la relation input (*neural drive*) → output (EMG) pour les motoneurones est non-continue (présence de seuils) et elle dépend de rétroactions (afférences) complexes, ce qui rend la relation difficilement inversible. La relation input (EMG) → output (force) pour le muscle est non linéaire et donc difficile à inverser aussi. On peut aussi rajouter la malédiction de la grande dimension lorsqu'il faut effectuer cette inversion pour tout le système musculosquelettique soumis aux lois de Newton/Euler. La solution computationnelle est donc une hypothèse improbable. Des réseaux de neurones virtuels parviennent pourtant à reproduire l'activité EMG à partir des signaux provenant de neurones du cortex moteur, ou l'inverse (Sussillo *et al.* 2015; Russo *et al.* 2018), mais les circuits représentés par ces réseaux de neurones ne sont pas clairement identifiés. Pour prédire l'EMG, ces réseaux doivent nécessairement intégrer l'influence des réflexes et on peut faire l'hypothèse

est que ces réseaux sont compatibles avec les mécanismes de l'EPH, qui n'est pas un contrôle en termes de force.

La transformation cinématique  $\rightarrow$  *neural drive* est un problème difficile parce qu'il s'agit d'une inversion de séries de relations de cause à effet complexes. Une solution à ce problème a été énoncée il y a plusieurs décennies : le contrôle serait modulaire et le recrutement de différents modules permettrait de générer des configurations d'équilibre qui sont des attracteurs naturels de la posture (Bizzi *et al.* 1991). En effet, dans ce cas la redondance est réduite par l'existence d'un répertoire limité de modules et la dynamique est prise en compte par la nature même des circuits nerveux s'ils possèdent la propriété de créer des attracteurs pour la posture. Emilio Bizzi avait démontré que quelles que soient les positions initiales des membres, les forces générées par les muscles faisaient converger le *Endpoint* vers un point unique dans l'espace indépendamment des positions initiales lors de la stimulation de zones particulières de la moelle épinière ou du cortex, chez la grenouille, la souris ou le singe. Il avait aussi démontré que ces stimulations généraient l'activation de synergies musculaires (Overduin *et al.* 2012). Ces résultats ont été confirmés par d'autres équipes et sur divers animaux par la suite (Graziano *et al.* 2002; Aoyagi *et al.* 2004; Ethier *et al.* 2006; Griffin *et al.* 2014; Baldwin *et al.* 2018; Yaron *et al.* 2020). Les stimulations corticales ont fourni des résultats souvent plus impressionnants que les stimulations spinales en ce que les postures d'équilibre atteintes font du sens d'un point de vue éthologique, e.g., actes de porter la main à la bouche, actes de défense (Graziano *et al.* 2002; Stepniewska *et al.* 2005).

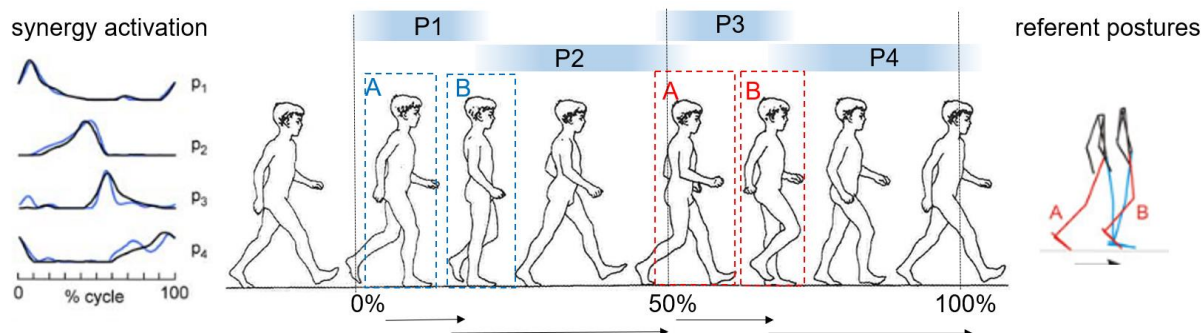
Pour autant, ces résultats ne permettent pas d'établir la vraie nature du contrôle du mouvement. La force de ces études est plus probablement de montrer que l'organisation spinale et corticale est modulaire et que ces modules sont souvent fonctionnels. En effet, les points de convergence (ou points d'équilibre) obtenus après stimulations spinales et corticales sont le résultat de fortes co-activation des motoneurones  $\alpha$  de plusieurs muscles agonistes et antagonistes (McIntyre et Bizzi 1993) et elles conduisent à observer des patterns d'activations musculaires non naturels (Overduin *et al.* 2012; Overduin *et al.* 2014; Amundsen Huffmaster *et al.* 2018). Des études plus récentes utilisant des stimulations plus précises ont d'ailleurs montré que les modules de la moelle épinière ne produisaient que rarement des champs de forces convergents (Lemay et Grill 2004; Caggiano *et al.* 2016; Salmas et Cheung 2023). Ces résultats, qui semblaient permettre de faire le lien entre l'EPH et les synergies musculaires, ne représentent donc pas une preuve de la validité de l'EPH ou d'un autre type de contrôle basé sur des états d'équilibre. Mais l'absence de convergence ne contredit pas non plus cette théorie. En effet, si une

stimulation génère des postures de référence pour lesquels le *EndPoint* est situé au-delà des limites physiologiques, les vecteurs de forces ne vont pas converger dans l'espace où on cherche à les observer.

On peut tout de même noter que récemment une équipe américaine a utilisé une technique d'optogénétique pour stimuler dans des conditions quasi-écologiques et de manière très focale des motoneurons uniques chez la mouche drosophile (Gorko *et al.* 2024) permettant a priori d'éviter les fortes co-activations antagonistes observées dans les études précédentes. En stimulant ces motoneurons de manière individuelle, cette équipe a observé des mouvements convergeant de la tête de la mouche vers un point particulier de l'espace, et ce, quelle que soit la position initiale de la tête. En utilisant des simulations numériques et des manipulations expérimentales ces auteurs ont aussi suggéré un rôle majeur des afférences sensorielles dans l'établissement de ces points de convergence. Les résultats de cette étude sont donc a priori en accord avec le modèle de convergence des postures proposé par l'EPH. Cependant l'étude n'a pas enregistré l'activité des muscles suite aux stimulations. Leurs données ne permettent donc pas non plus de conclure quant aux mécanismes responsables de l'équilibre atteint.

L'idée d'un contrôle basé sur des états d'équilibre n'est donc toujours pas prouvé mais elle ne peut certainement pas être rejetée. L'EPH est la seule théorie à ma connaissance qui présente des mécanismes physiologiques plausibles par lesquels des postures d'équilibre peuvent être atteintes naturellement, c'est-à-dire sans fortes co-activations d'antagonistes. L'EPH permet aussi de comprendre la nature *spring-like* des comportements moteurs (ex. les oscillations de la position finale en Figure 2.1) et la nature cinématique des représentations corticales (parce que dans L'EPH la commande motrice a la dimension d'une position) notamment.

Je postule donc que l'EPH est vraie en ce que les structures de contrôle supra-spinales spécifient des postures de référence faisant tendre le système neuromusculaire vers des postures d'équilibre. L'existence des synergies musculaires suggère que la commande ( $\lambda$ ) module le seuil d'excitabilité de plusieurs pools de motoneurons en même temps, faisant tendre les muscles vers le raccourcissement pour les agonistes et vers l'allongement pour les antagonistes (commande réciproque). Faire varier plusieurs  $\lambda$ s en même temps (en synergie) avec des poids particuliers pour chacun d'eux devrait correspondre à générer un mouvement –à créer une synergie cinématique– tendant vers une posture d'équilibre grâce aux mécanismes de l'EPH. Enfin, à chaque variation de la configuration de référence correspondrait une vague d'activation des muscles, structurée par les synergies musculaires (**Figure 4.1**).



**Figure 4.1. Lien entre synergies musculaires et EPH.** Les activations des synergies musculaires correspondent aux variations de la configuration de référence. **A gauche** : les 4 patterns d'activation des synergies lors d'un cycle de marche (synergies bilatérales en noir et unilatérales en bleu– (Dominici *et al.* 2011). Les activations des synergies musculaires **P1** à **P4** sont reproduites sur la figure du milieu en dégradé bleu. **A droite**, les postures de références identifiées par les minima EMG (Feldman *et al.* 2011). Ces postures (**A** et **B**) sont identifiées par des rectangles en pointillés sur la figure du milieu (bleu= jambe droite en appui, rouge= jambe gauche en appui). La comparaison de ces données suggère que les activations des synergies reflètent les variations de postures de référence (indiquées par les flèches) au cours du cycle de marche (0%-100%). **Définition des synergies** : Du côté droit : **P1** : phase d'appui (extenseurs hanche/genou), **P2** : poussée des extenseurs de la cheville, **P3** : flexion hanche/cheville, **P4** : décélération de la jambe (ischios-jambiers). Du côté gauche : **P1**  $\equiv$  P3 à droite, **P2**  $\equiv$  P4 à droite, **P3**  $\equiv$  P1 à droite, **P4**  $\equiv$  P2 à droite.

Une approche par simulation numérique intégrant des réseaux neuronaux de la moelle épinière et la biomécanique des segments (Shachykov *et al.* 2022; Verduzco-Flores et De Schutter 2022; Caillet *et al.* 2023) pourrait être utilisée pour tester l'hypothèse que la commande supra-spinale permet effectivement de faire émerger des points d'équilibre et que la variation de ces points d'équilibre, structurée par les synergies musculaires, permet de contrôler le mouvement.

On peut aller plus loin concernant les résultats de la **figure 4.1** en suggérant que les moments où sont observées les postures de références A et B correspondent aux moments où les indices de synergies stabilisatrices sont les plus forts. En effet, la configuration A est observée au moment de la transition P2→P3 (ou P4→P1), c'est-à-dire un peu après la phase de double appui, et la configuration B au moment de la transition P1→P2 (ou P3→P4), c'est-à-dire un peu avant la phase de poussée. Ces instants correspondent aux moments où ont été observés des pics d'indices SSP pour le centre de masse et pour la position du pied (Papi *et al.* 2015; Eckardt et Rosenblatt 2018). Les pics d'indices de synergies stabilisatrices à ces moments est cohérent avec l'idée que plusieurs postures de références redondantes sont spécifiées simultanément à ces moments particuliers.

Ce qui est suggéré ici c'est donc que plusieurs postures d'équilibres redondantes, en compétitions entre elles via des mécanismes d'inhibitions récurrentes, sont spécifiées en même temps et que le passage d'une posture d'équilibre à une autre impose des variations d'activités

musculaires dont la structure spatiale correspond aux synergies musculaires. En conclusion, les trois approches présentées dans ce mémoire peuvent s'intégrer dans un cadre théorique cohérent et testable.

## **Conclusions**

J'ai développé dans mon travail des outils d'analyse qui permettent d'évaluer les coordinations motrices au travers de trois approches distinctes et complémentaires. Par exemple, les mesures issues de l'analyse des synergies musculaires et celles de la spasticité basée sur l'EPH seront utilisées pour évaluer les gains moteurs suite à des protocoles réhabilitation chez des patients post-AVC avec un projet financé sur fonds FEDER (SYNCRO) sur lequel seront recrutés un doctorant et un ingénieur d'études. Des prétests ont été réalisés par un étudiant de Master 1 (Romain Maillot) pour évaluer l'intérêt de l'analyse UCM sur plusieurs variables (*endPoint*, centre de masse, moments cinétiques, centre de masse extrapolé) et ces données seront utilisées pour alimenter un projet de thèse envisagé fin 2026, dont le but sera d'évaluer la stabilité posturale chez les personnes âgées ou fragiles (parkinsoniennes par exemple).

A travers cette discussion, j'ai voulu aussi inscrire ce travail dans un cadre théorique plus général et unifié, car la littérature en contrôle moteur demeure trop éparse et on comprend mal comment les différentes approches se complètent. Les points abordés sont discutables mais ils représentent autant d'hypothèses et de pistes de recherche pour les prochaines années. Par exemple, on pourrait assez facilement et à très court terme chercher à reproduire les résultats de la figure 4.1 – qui ne sont pour l'instant qu'un regroupement de données existantes – en enregistrant les EMG et la cinématique et en combinant les analyses issues des trois approches. La validation (ou la réfutation) de l'EPH est importante d'un point de vue fondamental, mais ceci ne pourra se faire, j'imagine, qu'en utilisant des techniques similaires à celles de Gorko et al. (2024) –qui ont utilisé une technique d'optogénétique– combinées à des analyses neurophysiologiques (EMG) et biomécaniques, et donc chez l'animal. Parvenir à biaiser les postures d'équilibres en modulant les circuits de la moelle épinière chez l'humain ne semble pas accessible expérimentalement. Les simulations numériques que j'ai proposées sont plus abordables mais vont requérir des collaborations nationales ou internationales – j'envisage des collaborations avec Lei Zhang (Université de la Ruhr à Bochum) et Michael Begon (Université de Montréal) en particulier, qui sont deux collègues spécialistes des simulations numériques. Cela ne se fera probablement qu'à moyen ou long terme.

# Références

- Acuña, SA, ME Tyler and DG Thelen (2022). Individuals with Chronic Mild-to-Moderate Traumatic Brain Injury Exhibit Decreased Neuromuscular Complexity During Gait. *Neurorehabil Neural Repair* **36**(4-5): 317-327.
- Adams, MM and AL Hicks (2005). Spasticity after spinal cord injury. *Spinal Cord* **43**(10): 577-586.
- Addamo, PK, M Farrow, KE Hoy, JL Bradshaw and N Georgiou-Karistianis (2007). The effects of age and attention on motor overflow production--A review. *Brain Res Rev* **54**(1): 189-204.
- Al Abiad, N, H Pillet and B Watier (2020). A mechanical descriptor of instability in human locomotion: experimental findings in control subjects and people with transfemoral amputation. *Applied Sciences* **10**(3): 840.
- Alessandro, C, FO Barroso, A Prashara, DP Tentler, HY Yeh and MC Tresch (2020). Coordination amongst quadriceps muscles suggests neural regulation of internal joint stresses, not simplification of task performance. *Proc Natl Acad Sci U S A* **117**(14): 8135-8142.
- Ambike, S, D Mattos, VM Zatsiorsky and ML Latash (2016). Synergies in the space of control variables within the equilibrium-point hypothesis. *Neuroscience* **315**: 150-161.
- Amundsen Huffmaster, SL, GM Van Acker, 3rd, CW Luchies and PD Cheney (2018). Muscle Synergies Obtained from Comprehensive Mapping of the Cortical Forelimb Representation Using Stimulus Triggered Averaging of EMG Activity. *J Neurosci* **38**(41): 8759-8771.
- Aoyagi, Y, RB Stein, VK Mushahwar and A Prochazka (2004). The role of neuromuscular properties in determining the end-point of a movement. *IEEE Trans Neural Syst Rehabil Eng* **12**(1): 12-23.
- Archambault, PS, S Ferrari-Toniolo, R Caminiti and A Battaglia-Mayer (2015). Visually-guided correction of hand reaching movements: The neurophysiological bases in the cerebral cortex. *Vision Res* **110**(Pt B): 244-256.
- Asatryan, D and A Feldman (1965). Biophysics of complex systems and mathematical models. Functional tuning of nervous system with control of movement or maintenance of a steady posture. I. Mechanographic analysis of the work of the joint on execution of a postural task. *Biophysics* **10**: 925-935.
- Baldwin, MKL, DF Cooke, AB Goldring and L Krubitzer (2018). Representations of Fine Digit Movements in Posterior and Anterior Parietal Cortex Revealed Using Long-Train Intracortical Microstimulation in Macaque Monkeys. *Cereb Cortex* **28**(12): 4244-4263.
- Beauchet, O, C Annweiler, G Allali, G Berrut, FR Herrmann and V Dubost (2008). Recurrent falls and dual task-related decrease in walking speed: is there a relationship? *J Am Geriatr Soc* **56**(7): 1265-1269.
- Berger, DJ, D Borzelli and A d'Avella (2022). Task space exploration improves adaptation after incompatible virtual surgeries. *J Neurophysiol* **127**(4): 1127-1146.
- Berger, DJ, R Gentner, T Edmunds, DK Pai and A d'Avella (2013). Differences in adaptation rates after virtual surgeries provide direct evidence for modularity. *J Neurosci* **33**(30): 12384-12394.
- Besomi, M, PW Hodges, EA Clancy, J Van Dieën, F Hug, M Lowery, R Merletti, K Sjøgaard, T Wrigley, T Besier, RG Carson, C Disselhorst-Klug, RM Enoka, D Falla, D Farina, S Gandevia, A Holobar, MC Kiernan, K McGill, E Perreault, JC Rothwell and K Tucker (2020). Consensus for experimental design in electromyography (CEDE) project: Amplitude normalization matrix. *J Electromyogr Kinesiol* **53**: 102438.
- Biering-Sørensen, F, JB Nielsen and K Klinge (2006). Spasticity-assessment: a review. *Spinal Cord* **44**(12): 708-722.
- Bizzi, E, VC Cheung, A d'Avella, P Saltiel and M Tresch (2008). Combining modules for movement. *Brain Res Rev* **57**(1): 125-133.
- Bizzi, E, FA Mussa-Ivaldi and S Giszter (1991). Computations underlying the execution of movement: a biological perspective. *Science* **253**(5017): 287-291.
- Black, DP, BA Smith, J Wu and BD Ulrich (2007). Uncontrolled manifold analysis of segmental angle variability during walking: preadolescents with and without Down syndrome. *Exp Brain Res* **183**(4): 511-521.
- Bocci, T, B Vannini, A Torzini, A Mazzatenta, M Vergari, F Cogiamanian, A Priori and F Sartucci (2014). Cathodal transcutaneous spinal direct current stimulation (tsDCS) improves motor unit recruitment in healthy subjects. *Neurosci Lett* **578**: 75-79.
- Brown, LE, DA Rosenbaum and RL Sainburg (2003). Limb position drift: implications for control of posture and movement. *J Neurophysiol* **90**(5): 3105-3118.
- Burke, D, KE Hagbarth and L Löfstedt (1978). Muscle spindle activity in man during shortening and lengthening contractions. *J Physiol* **277**: 131-142.
- Caderby, T, A Lesport, NA Turpin, G Dalleau, B Watier, T Robert, N Peyrot and J Begue (2023). Influence of aging on the control of the whole-body angular momentum during volitional stepping: An UCM-based analysis. *Exp Gerontol* **178**: 112217.
- Caggiano, V, VC Cheung and E Bizzi (2016). An Optogenetic Demonstration of Motor Modularity in the Mammalian Spinal Cord. *Sci Rep* **6**: 35185.

- Caillet, AH, ATM Phillips, D Farina and L Modenese (2023). Motoneuron-driven computational muscle modelling with motor unit resolution and subject-specific musculoskeletal anatomy. *PLoS Comput Biol* **19**(12): e1011606.
- Calota, A and MF Levin (2009). Tonic stretch reflex threshold as a measure of spasticity: implications for clinical practice. *Top Stroke Rehabil* **16**(3): 177-188.
- Capaday, C (1995). The effects of baclofen on the stretch reflex parameters of the cat. *Exp Brain Res* **104**(2): 287-296.
- Capaday, C (2004). The integrated nature of motor cortical function. *Neuroscientist* **10**(3): 207-220.
- Chan-Viquez, D, F Hasanbarani, L Zhang, D Anaby, NA Turpin, A Lamontagne, AG Feldman and MF Levin (2020). Development of vertical and forward jumping skills in typically developing children in the context of referent control of motor actions. *Dev Psychobiol* **62**(6): 711-722.
- Chapman, AR, B Vicenzino, P Blanch and PW Hodges (2008). Patterns of leg muscle recruitment vary between novice and highly trained cyclists. *J Electromyogr Kinesiol* **18**(3): 359-371.
- Cherni, Y, M Hajizadeh, F Dal Maso and NA Turpin (2021). Effects of body weight support and guidance force settings on muscle synergy during Lokomat walking. *Eur J Appl Physiol* **121**(11): 2967-2980.
- Cheung, VC, A d'Avella, MC Tresch and E Bizzi (2005). Central and sensory contributions to the activation and organization of muscle synergies during natural motor behaviors. *J Neurosci* **25**(27): 6419-6434.
- Cheung, VC, A Turolla, M Agostini, S Silvoni, C Bennis, P Kasi, S Paganoni, P Bonato and E Bizzi (2012). Muscle synergy patterns as physiological markers of motor cortical damage. *Proc Natl Acad Sci U S A* **109**(36): 14652-14656.
- Cheung, VCK, BMF Cheung, JH Zhang, ZYS Chan, SCW Ha, CY Chen and RTH Cheung (2020). Plasticity of muscle synergies through fractionation and merging during development and training of human runners. *Nat Commun* **11**(1): 4356.
- Cheung, VCK, SCW Ha, JH Zhang-Lea, ZYS Chan, Y Teng, G Yeung, L Wu, D Liang and RTH Cheung (2024). Motor patterns of patients with spinal muscular atrophy suggestive of sensory and corticospinal contributions to the development of locomotor muscle synergies. *J Neurophysiol* **131**(2): 338-359.
- Chiovetto, E, ME Huber, D Sternad and MA Giese (2018). Low-dimensional organization of angular momentum during walking on a narrow beam. *Sci Rep* **8**(1): 95.
- Clarac, F, J Massion and AM Smith (2009). Duchenne, Charcot and Babinski, three neurologists of La Salpêtrière Hospital, and their contribution to concepts of the central organization of motor synergy. *Journal of Physiology-Paris* **103**(6): 361-376.
- Clark, DJ, LH Ting, FE Zajac, RR Neptune and SA Kautz (2010). Merging of healthy motor modules predicts reduced locomotor performance and muscle coordination complexity post-stroke. *J Neurophysiol* **103**(2): 844-857.
- Colby, CL (1998). Action-oriented spatial reference frames in cortex. *Neuron* **20**(1): 15-24.
- Collimore, AN, AJ Aiello, RT Pohlig and LN Awad (2021). The Dynamic Motor Control Index as a Marker of Age-Related Neuromuscular Impairment. *Front Aging Neurosci* **13**: 678525.
- Cusumano, JP and P Cesari (2006). Body-goal variability mapping in an aiming task. *Biol Cybern* **94**(5): 367-379.
- Cusumano, JP and JB Dingwell (2013). Movement variability near goal equivalent manifolds: fluctuations, control, and model-based analysis. *Hum Mov Sci* **32**(5): 899-923.
- Datoussaid, M, H El Khalouqi, C Dahm, N Guissard and S Baudry (2021). Passive torque influences the Hoffmann reflex pathway during the loading and unloading phases of plantar flexor muscles stretching. *Physiol Rep* **9**(8): e14834.
- Davis, G, C Chen and D Selva (2004). Marcus Gunn syndrome. *Eye (Lond)* **18**(1): 88-90.
- Day, BL and CD Marsden (1982). Accurate repositioning of the human thumb against unpredictable dynamic loads is dependent upon peripheral feed-back. *J Physiol* **327**: 393-407.
- de Freitas, SM and JP Scholz (2010). A comparison of methods for identifying the Jacobian for uncontrolled manifold variance analysis. *J Biomech* **43**(4): 775-777.
- De Marchis, C, M Schmid, D Bibbo, AM Castronovo, T D'Alessio and S Conforto (2013). Feedback of mechanical effectiveness induces adaptations in motor modules during cycling. *Front Comput Neurosci* **7**: 35.
- De, SD, S Ambike and ML Latash (2024). Two aspects of feed-forward control of action stability: effects of action speed and unexpected events. *Exp Brain Res* **242**(9): 2177-2191.
- Dernoncourt, F, S Avrillon, T Logtens, T Cattagni, D Farina and F Hug (2025). Flexible control of motor units: is the multidimensionality of motor unit manifolds a sufficient condition? *J Physiol*.
- Desrochers, E, J Harnie, A Doelman, MF Hurteau and A Frigon (2019). Spinal control of muscle synergies for adult mammalian locomotion. *J Physiol* **597**(1): 333-350.
- Dingwell, JB, NK Bohnsack-McLagan and JP Cusumano (2018). Humans control stride-to-stride stepping movements differently for walking and running, independent of speed. *J Biomech* **76**: 144-151.
- Dominici, N, YP Ivanenko, G Cappellini, A d'Avella, V Mondì, M Cicchese, A Fabiano, T Silei, A Di Paolo, C Giannini, RE Poppele and F Lacquaniti (2011). Locomotor primitives in newborn babies and their development. *Science* **334**(6058): 997-999.
- Duncker, L and M Sahani (2021). Dynamics on the manifold: Identifying computational dynamical activity from neural population recordings. *Curr Opin Neurobiol* **70**: 163-170.
- Dussault-Picard, C, S Havashinezhadian, NA Turpin, F Moissenet, K Turcot and Y Cherni (2024). Age-related modifications of muscle synergies during daily-living tasks: A scoping review. *Clinical Biomechanics* **113**: 106207.
- Eckardt, N and NJ Rosenblatt (2018). Healthy aging does not impair lower extremity motor flexibility while walking across an uneven surface. *Hum Mov Sci* **62**: 67-80.

- Eisen, A and R Lemon (2021). The motor deficit of ALS reflects failure to generate muscle synergies for complex motor tasks, not just muscle strength. *Neurosci Lett* **762**: 136171.
- Ejaz, N, M Hamada and J Diedrichsen (2015). Hand use predicts the structure of representations in sensorimotor cortex. *Nat Neurosci* **18**(7): 1034-1040.
- Ejaz, N, J Xu, M Branscheidt, B Hertler, H Schambra, M Widmer, AV Faria, MD Harran, JC Cortes, N Kim, PA Celnik, T Kitago, AR Luft, JW Krakauer and J Diedrichsen (2018). Evidence for a subcortical origin of mirror movements after stroke: a longitudinal study. *Brain* **141**(3): 837-847.
- El-Hage, M-R, A Wendling, MF Levin and AG Feldman (2023). Identifying referent control variables underlying goal-directed arm movements. *Motor Control* **27**(4): 782-799.
- Ethier, C, L Brizzi, WG Darling and C Capaday (2006). Linear summation of cat motor cortex outputs. *J Neurosci* **26**(20): 5574-5581.
- Falaki, A, X Huang, MM Lewis and ML Latash (2017). Motor equivalence and structure of variance: multi-muscle postural synergies in Parkinson's disease. *Exp Brain Res* **235**(7): 2243-2258.
- Feldman, A and G Orlovsky (1972). The influence of different descending systems on the tonic stretch reflex in the cat. *Experimental neurology* **37**(3): 481-494.
- Feldman, AG (2008). Threshold position control signifies a common spatial frame of reference for motor action and kinesthesia. *Brain Res Bull* **75**(5): 497-499.
- Feldman, AG (2016). Active sensing without efference copy: referent control of perception. *J Neurophysiol* **116**(3): 960-976.
- Feldman, AG, T Krasovsky, MC Baniña, A Lamontagne and MF Levin (2011). Changes in the referent body location and configuration may underlie human gait, as confirmed by findings of multi-muscle activity minimizations and phase resetting. *Exp Brain Res* **210**(1): 91-115.
- Feldman, AG and ML Latash (2005). Testing hypotheses and the advancement of science: recent attempts to falsify the equilibrium point hypothesis. *Exp Brain Res* **161**(1): 91-103.
- Feldman, AG and MF Levin (1995). The origin and use of positional frames of reference in motor control. *Behavioral and brain sciences* **18**(4): 723-744.
- Feldman, AG and OG Meijer (1999). Discovering the right questions in motor control: Movements. *Motor Control* **3**(2): 105-134.
- Flash, T and B Hochner (2005). Motor primitives in vertebrates and invertebrates. *Curr Opin Neurobiol* **15**(6): 660-666.
- Flash, T., and Sejnowski, T. J. (2001). Computational approaches to motor control. *Current opinion in neurobiology*, **11**(6), 655-662.
- Frayne, DH, VT Norman-Gerum, SJ Howarth and SHM Brown (2022). Synergistic control of hand position, velocity, and acceleration fluctuates across time during simulated Nordic skiing. *Hum Mov Sci* **86**: 103014.
- Funato, T, N Hattori, A Yozu, Q An, T Oya, S Shirafuji, A Jino, K Miura, G Martino, D Berger, I Miyai, J Ota, Y Ivanenko, A d'Avella and K Seki (2022). Muscle synergy analysis yields an efficient and physiologically relevant method of assessing stroke. *Brain Commun* **4**(4): ffac200.
- Ganguly, K, P Khanna, RJ Morecraft and DJ Lin (2022). Modulation of neural co-firing to enhance network transmission and improve motor function after stroke. *Neuron* **110**(15): 2363-2385.
- Gelfand, IM and ML Latash (1998). On the problem of adequate language in motor control. *Motor control* **2**(4): 306-313.
- Gentner, R, S Gorges, D Weise, K aufm Kampe, M Buttmann and J Classen (2010). Encoding of motor skill in the corticomuscular system of musicians. *Curr Biol* **20**(20): 1869-1874.
- Georgopoulos, AP, JF Kalaska, R Caminiti and JT Massey (1982). On the relations between the direction of two-dimensional arm movements and cell discharge in primate motor cortex. *J Neurosci* **2**(11): 1527-1537.
- Ghafari, M, PS Archambault, SV Adamovich and AG Feldman (2002). Pointing movements may be produced in different frames of reference depending on the task demand. *Brain Res* **929**(1): 117-128.
- Ghislieri, M, M Lanotte, M Knaflitz, L Rizzi and V Agostini (2023). Muscle synergies in Parkinson's disease before and after the deep brain stimulation of the bilateral subthalamic nucleus. *Sci Rep* **13**(1): 6997.
- Gorko, B, I Siwanowicz, K Close, C Christoforou, KL Hibbard, M Kabra, A Lee, JY Park, SY Li, AB Chen, S Namiki, C Chen, JC Tuthill, DD Bock, H Rouault, K Branson, G Ihrke and SJ Huston (2024). Motor neurons generate pose-targeted movements via proprioceptive sculpting. *Nature* **628**(8008): 596-603.
- Gorniak, SL, AG Feldman and ML Latash (2009). Joint coordination during bimanual transport of real and imaginary objects. *Neurosci Lett* **456**(2): 80-84.
- Graziano, MS, CS Taylor and T Moore (2002). Complex movements evoked by microstimulation of precentral cortex. *Neuron* **34**(5): 841-851.
- Griffin, DM, HM Hudson, A Belhaj-Saïf and PD Cheney (2014). EMG activation patterns associated with high frequency, long-duration intracortical microstimulation of primary motor cortex. *J Neurosci* **34**(5): 1647-1656.
- Guissard, N, J Duchateau and K Hainaut (1988). Muscle stretching and motoneuron excitability. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* **58**(1-2): 47-52.
- Guo, X, S Huang, B He, C Lan, JJ Xie, KY Lau, T Takei, AD Mak, RT Cheung and K Seki (2024). Inhibitory Components in Muscle Synergies Factorized by The Rectified Latent Variable Model from Electromyographic Data. *IEEE Journal of Biomedical and Health Informatics*.

- Helwig, NE, S Hong, ET Hsiao-Weckler and JD Polk (2011). Methods to temporally align gait cycle data. *J Biomech* **44**(3): 561-566.
- Herr, H and M Popovic (2008). Angular momentum in human walking. *Journal of experimental biology* **211**(4): 467-481.
- Hesam-Shariati, N, T Trinh, AG Thompson-Butel, CT Shiner and PA McNulty (2017). A Longitudinal Electromyography Study of Complex Movements in Poststroke Therapy. 2: Changes in Coordinated Muscle Activation. *Front Neurol* **8**: 277.
- Hinder, MR and TE Milner (2003). The case for an internal dynamics model versus equilibrium point control in human movement. *J Physiol* **549**(Pt 3): 953-963.
- Hinneken, E, M Barbu-Roth, MC Do, B Berret and C Teulier (2023). Generating variability from motor primitives during infant locomotor development. *Elife* **12**.
- Hof, AL and C Curtze (2016). A stricter condition for standing balance after unexpected perturbations. *J Biomech* **49**(4): 580-585.
- Hof, AL, MG Gazendam and WE Sinke (2005). The condition for dynamic stability. *J Biomech* **38**(1): 1-8.
- Hofstoetter, US, WB McKay, KE Tansey, W Mayr, H Kern and K Minassian (2014). Modification of spasticity by transcutaneous spinal cord stimulation in individuals with incomplete spinal cord injury. *J Spinal Cord Med* **37**(2): 202-211.
- Hogan, N and D Sternad (2012). Dynamic primitives of motor behavior. *Biol Cybern* **106**(11-12): 727-739.
- Hollerbach, MJ and T Flash (1982). Dynamic interactions between limb segments during planar arm movement. *Biol Cybern* **44**(1): 67-77.
- Holstege, J and H Kuypers (1987). Brainstem projections to spinal motoneurons: an update. *Neuroscience* **23**(3): 809-821.
- Hong, YNG, AN Ballekere, BJ Fregly and J Roh (2021). Are muscle synergies useful for stroke rehabilitation? *Current Opinion in Biomedical Engineering* **19**: 100315.
- Hsu, WL, JP Scholz, G Schöner, JJ Jeka and T Kiemel (2007). Control and estimation of posture during quiet stance depends on multijoint coordination. *J Neurophysiol* **97**(4): 3024-3035.
- Hübers, A, Y Orekhov and U Ziemann (2008). Interhemispheric motor inhibition: its role in controlling electromyographic mirror activity. *Eur J Neurosci* **28**(2): 364-371.
- Hug, F, S Avrillon, A Sarcher, A Del Vecchio and D Farina (2023). Correlation networks of spinal motor neurons that innervate lower limb muscles during a multi-joint isometric task. *J Physiol* **601**(15): 3201-3219.
- Hug, F, NA Turpin, A Couturier and S Dorel (2011). Consistency of muscle synergies during pedaling across different mechanical constraints. *J Neurophysiol* **106**(1): 91-103.
- Ibrahim, IK, W Berger, M Trippel and V Dietz (1993). Stretch-induced electromyographic activity and torque in spastic elbow muscles. Differential modulation of reflex activity in passive and active motor tasks. *Brain* **116** ( Pt 4): 971-989.
- Jacobs, DA, JR Koller, KM Steele and DP Ferris (2018). Motor modules during adaptation to walking in a powered ankle exoskeleton. *J Neuroeng Rehabil* **15**(1): 2.
- Jami, L (1992). Golgi tendon organs in mammalian skeletal muscle: functional properties and central actions. *Physiol Rev* **72**(3): 623-666.
- Jiang, Z, XF Wang, K Kisiel-Sajewicz, JH Yan and GH Yue (2012). Strengthened functional connectivity in the brain during muscle fatigue. *Neuroimage* **60**(1): 728-737.
- Jones, TA (2017). Motor compensation and its effects on neural reorganization after stroke. *Nat Rev Neurosci* **18**(5): 267-280.
- Kamali, AM, M Ijadi, B Keshtkarhesamabadi, M Kazemiha, R Mahmoudi, A Roozbehi and M Nami (2023). A dual-mode neurostimulation approach to enhance athletic performance outcome in experienced taekwondo practitioners. *Sci Rep* **13**(1): 251.
- Kamali, AM, M Kazemiha, B Keshtkarhesamabadi, M Daneshvari, A Zarifkar, P Chakrabarti, B Kateb and M Nami (2021). Simultaneous transcranial and transcutaneous spinal direct current stimulation to enhance athletic performance outcome in experienced boxers. *Sci Rep* **11**(1): 19722.
- Kao, PC and S Srivastava (2018). Mediolateral footpath stabilization during walking in people following stroke. *PLoS One* **13**(11): e0208120.
- Kargo, WJ and SF Giszter (2008). Individual premotor drive pulses, not time-varying synergies, are the units of adjustment for limb trajectories constructed in spinal cord. *J Neurosci* **28**(10): 2409-2425.
- Kargo, WJ and DA Nitz (2003). Early skill learning is expressed through selection and tuning of cortically represented muscle synergies. *J Neurosci* **23**(35): 11255-11269.
- Kaufmann, P, W Koller, E Wallnöfer, B Goncalves, A Baca and H Kainz (2024). Increased trial-to-trial similarity and reduced temporal overlap of muscle synergy activation coefficients manifest during learning and with increasing movement proficiency. *Sci Rep* **14**(1): 17638.
- Kawato, M. (1999) "Internal models for motor control and trajectory planning." *Current opinion in neurobiology* **9**: 718-727.
- Kazanski, ME, JP Cusumano and JB Dingwell (2022). Rethinking margin of stability: Incorporating step-to-step regulation to resolve the paradox. *J Biomech* **144**: 111334.
- Kim, HE, JR Morehead, DE Parvin, R Moazzezi and RB Ivry (2018a). Invariant errors reveal limitations in motor correction rather than constraints on error sensitivity. *Commun Biol* **1**: 19.
- Kim, M, Y Kim, H Kim and B Yoon (2018b). Specific muscle synergies in national elite female ice hockey players in response to unexpected external perturbation. *J Sports Sci* **36**(3): 319-325.
- Klishko, AN, BJ Farrell, IN Beloozerova, ML Latash and BI Prilutsky (2014). Stabilization of cat paw trajectory during locomotion. *J Neurophysiol* **112**(6): 1376-1391.

- Klous, M, P Mikulic and ML Latash (2011). Two aspects of feedforward postural control: anticipatory postural adjustments and anticipatory synergy adjustments. *J Neurophysiol* **105**(5): 2275-2288.
- Koceja, D. M., Markus, C. A., & Trimble, M. H. (1995). Postural modulation of the soleus H reflex in young and old subjects. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology/Electromyography and Motor Control*, *97*(6), 387-393.
- Krishnamoorthy, V, ML Latash, JP Scholz and VM Zatsiorsky (2003). Muscle synergies during shifts of the center of pressure by standing persons. *Exp Brain Res* **152**(3): 281-292.
- Kwok, F. T., Pan, R., Ling, S., Dong, C., Xie, J. J., Chen, H., & Cheung, V. C. (2025). Can EMG-Derived Upper Limb Muscle Synergies Serve as Markers for Post-Stroke Motor Assessment and Prediction of Rehabilitation Outcome?. *Sensors (Basel, Switzerland)*, *25*(10), 3170.
- Lackner, JR and P Dizio (1994). Rapid adaptation to Coriolis force perturbations of arm trajectory. *J Neurophysiol* **72**(1): 299-313.
- Lacquaniti, F, YP Ivanenko and M Zago (2012). Development of human locomotion. *Curr Opin Neurobiol* **22**(5): 822-828.
- Lacquaniti, F, F Sylos-Labini and M Zago (2019). Non-synergistic synergies of muscle activation: an apparent oxymoron. *J Physiol* **597**(24): 5743-5744.
- Lance, JW (1980). The control of muscle tone, reflexes, and movement: Robert Wartenberg Lecture. *Neurology* **30**(12): 1303-1313.
- Latash, ML (2010). Stages in learning motor synergies: a view based on the equilibrium-point hypothesis. *Hum Mov Sci* **29**(5): 642-654.
- Latash, ML (2021). One more time about motor (and non-motor) synergies. *Experimental Brain Research* **239**(10): 2951-2967.
- Latash, ML (2024). Terra incognita of the uncontrolled manifold. *J Neurophysiol* **132**(6): 1729-1743.
- Latash, ML and X Huang (2015). Neural control of movement stability: Lessons from studies of neurological patients. *Neuroscience* **301**: 39-48.
- Latash, ML, N Kang and D Patterson (2002). Finger coordination in persons with Down syndrome: atypical patterns of coordination and the effects of practice. *Exp Brain Res* **146**(3): 345-355.
- Latash, ML, JP Scholz and G Schöner (2007). Toward a new theory of motor synergies. *Motor Control* **11**(3): 276-308.
- Latash, ML, JK Shim, AV Smilga and VM Zatsiorsky (2005). A central back-coupling hypothesis on the organization of motor synergies: a physical metaphor and a neural model. *Biol Cybern* **92**(3): 186-191.
- Latash, ML and V Zatsiorsky (2015). *Biomechanics and motor control: defining central concepts*, Academic Press.
- Le Mouel, C (2025). Improved accuracy of the whole body Center of Mass position through Kalman filtering. *Peer Community Journal* **5**.
- Lee, WA, A Boughton and WZ Rymer (1987). Absence of stretch reflex gain enhancement in voluntarily activated spastic muscle. *Exp Neurol* **98**(2): 317-335.
- Lemay, MA and WM Grill (2004). Modularity of motor output evoked by intraspinal microstimulation in cats. *J Neurophysiol* **91**(1): 502-514.
- Lemon, RN (2008). Descending pathways in motor control. *Annu Rev Neurosci* **31**: 195-218.
- Lesport, A, T Caderby, N Peyrot and N Turpin (2019). Robust control of the whole-body center of mass position during far reaching movements in the elderly. *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering* **22**(sup1): S427-S429.
- Levin, MF and AG Feldman (1994). The role of stretch reflex threshold regulation in normal and impaired motor control. *Brain Res* **657**(1-2): 23-30.
- Levin, MF, AG Feldman, TE Milner and Y Lamarre (1992). Reciprocal and coactivation commands for fast wrist movements. *Exp Brain Res* **89**(3): 669-677.
- Levin, MF, D Piscitelli and J Khayat (2024). Tonic stretch reflex threshold as a measure of disordered motor control and spasticity - A critical review. *Clin Neurophysiol* **165**: 138-150.
- Levine, AJ, CA Hinckley, KL Hilde, SP Driscoll, TH Poon, JM Montgomery and SL Pfaff (2014). Identification of a cellular node for motor control pathways. *Nat Neurosci* **17**(4): 586-593.
- Lewis, MM, EY Lee, HJ Jo, G Du, J Park, MR Flynn, L Kong, ML Latash and X Huang (2016). Synergy as a new and sensitive marker of basal ganglia dysfunction: A study of asymptomatic welders. *Neurotoxicology* **56**: 76-85.
- Li, S, GE Francisco and WZ Rymer (2021). A New Definition of Poststroke Spasticity and the Interference of Spasticity With Motor Recovery From Acute to Chronic Stages. *Neurorehabil Neural Repair* **35**(7): 601-610.
- Li, YA, ZJ Chen, C He, XP Wei, N Xia, MH Gu, CH Xiong, Q Zhang, TM Kesar, XL Huang and J Xu (2023). Exoskeleton-Assisted Sit-to-Stand Training Improves Lower-Limb Function Through Modifications of Muscle Synergies in Subacute Stroke Survivors. *IEEE Trans Neural Syst Rehabil Eng* **31**: 3095-3105.
- Lofrumento, M, P Tropea, M Picardi, P Antoniotti, S Micera, M Corbo and V Monaco (2021). Effects of gait rehabilitation on motor coordination in stroke survivors: an UCM-based approach. *Exp Brain Res* **239**(7): 2107-2118.
- Ma, S and AG Feldman (1995). Two functionally different synergies during arm reaching movements involving the trunk. *J Neurophysiol* **73**(5): 2120-2122.
- Ma, Y, S Ye, D Zhao, X Liu, L Cao, H Zhou, G Zuo and C Shi (2023). Using different matrix factorization approaches to identify muscle synergy in stroke survivors. *Med Eng Phys* **117**: 103993.
- Madarshahian, S, J Letizi and ML Latash (2021). Synergic control of a single muscle: The example of flexor digitorum superficialis. *J Physiol* **599**(4): 1261-1279.

- Maldonado, G, F Bailly, P Souères and B Watier (2018). On the coordination of highly dynamic human movements: an extension of the Uncontrolled Manifold approach applied to precision jump in parkour. *Sci Rep* **8**(1): 12219.
- Malloy, DC and MP Côté (2024). Multi-session transcutaneous spinal cord stimulation prevents chloride homeostasis imbalance and the development of hyperreflexia after spinal cord injury in rat. *Exp Neurol* **376**: 114754.
- Martin, V, H Reimann and G Schöner (2019). A process account of the uncontrolled manifold structure of joint space variance in pointing movements. *Biol Cybern* **113**(3): 293-307.
- Martin, V, JP Scholz and G Schöner (2009). Redundancy, self-motion, and motor control. *Neural Comput* **21**(5): 1371-1414.
- Massion, J (1992). Movement, posture and equilibrium: interaction and coordination. *Progress in neurobiology* **38**(1): 35-56.
- Matthews, PB (1959). A study of certain factors influencing the stretch reflex of the decerebrate cat. *J Physiol* **147**(3): 547-564.
- Mattos, D, G Schöner, VM Zatsiorsky and ML Latash (2015). Task-specific stability of abundant systems: Structure of variance and motor equivalence. *Neuroscience* **310**: 600-615.
- Mattos, DJ, ML Latash, E Park, J Kuhl and JP Scholz (2011). Unpredictable elbow joint perturbation during reaching results in multijoint motor equivalence. *J Neurophysiol* **106**(3): 1424-1436.
- McIntyre, J and E Bizzi (1993). Servo Hypotheses for the Biological Control of Movement. *J Mot Behav* **25**(3): 193-202.
- McKay, JL and LH Ting (2008). Functional muscle synergies constrain force production during postural tasks. *J Biomech* **41**(2): 299-306.
- McNamara, A, M Tegenthoff, H Dinse, C Büchel, F Binkofski and P Ragert (2007). Increased functional connectivity is crucial for learning novel muscle synergies. *Neuroimage* **35**(3): 1211-1218.
- McPherson, JG, A Chen, MD Ellis, J Yao, C Heckman and JP Dewald (2018a). Progressive recruitment of contralesional cortico-reticulospinal pathways drives motor impairment post stroke. *The Journal of physiology* **596**(7): 1211-1225.
- McPherson, JG, A Chen, MD Ellis, J Yao, CJ Heckman and JPA Dewald (2018b). Progressive recruitment of contralesional cortico-reticulospinal pathways drives motor impairment post stroke. *J Physiol* **596**(7): 1211-1225.
- Menoux, D, M Jousse, V Quintaine, L Tlili and AP Yelnik (2019). Decrease in post-stroke spasticity and shoulder pain prevalence over the last 15 years. *Ann Phys Rehabil Med* **62**(6): 403-408.
- Merritt, KJ, CE Raburn and JC Dean (2012). Adaptation of the preferred human bouncing pattern toward the metabolically optimal frequency. *J Neurophysiol* **107**(8): 2244-2249.
- Merton, P (1953). Speculations on the servo-control of movement. *The spinal cord*: 247-255.
- Monaco, V, P Tropea, LA Rinaldi and S Micera (2018). Uncontrolled manifold hypothesis: Organization of leg joint variance in humans while walking in a wide range of speeds. *Hum Mov Sci* **57**: 227-235.
- Moon, Y, C Yang, NC Veit, KA McKenzie, J Kim, S Aalla, L Yingling, K Buchler, J Hunt, S Jenz, SY Shin, A Kishta, VR Edgerton, YP Gerasimenko, EJ Roth, RL Lieber and A Jayaraman (2024). Noninvasive spinal stimulation improves walking in chronic stroke survivors: a proof-of-concept case series. *Biomed Eng Online* **23**(1): 38.
- Morasso, P, M Casadio, V Mohan and J Zenzeri (2010). A neural mechanism of synergy formation for whole body reaching. *Biol Cybern* **102**(1): 45-55.
- Moritz, C, EC Field-Fote, C Tefertiller, I van Nes, R Trumbower, S Kalsi-Ryan, M Purcell, TWJ Janssen, A Krassioukov, LR Morse, KD Zhao, J Guest, RJ Marino, LM Murray, JM Wecht, M Rieger, J Pradarelli, A Turner, J D'Amico, JW Squair and G Courtine (2024). Non-invasive spinal cord electrical stimulation for arm and hand function in chronic tetraplegia: a safety and efficacy trial. *Nat Med* **30**(5): 1276-1283.
- Morrison, S, JJ Kavanagh and KM Newell (2019). Cross-limb dynamics of postural tremor due to limb loading to fatigue: neural overflow but not coupling. *J Neurophysiol* **122**(2): 572-584.
- Müller, H and D Sternad (2003). A randomization method for the calculation of covariation in multiple nonlinear relations: illustrated with the example of goal-directed movements. *Biol Cybern* **89**(1): 22-33.
- Müller, H and D Sternad (2004). Decomposition of variability in the execution of goal-oriented tasks: three components of skill improvement. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* **30**(1): 212-233.
- Mullick, AA, NA Turpin, SC Hsu, SK Subramanian, AG Feldman and MF Levin (2018). Referent control of the orientation of posture and movement in the gravitational field. *Exp Brain Res* **236**(2): 381-398.
- Mussa-Ivaldi, FA, SF Giszter and E Bizzi (1994). Linear combinations of primitives in vertebrate motor control. *Proc Natl Acad Sci U S A* **91**(16): 7534-7538.
- Nardon, M, F Pascucci, P Cesari, M Bertucco and ML Latash (2022). Synergies Stabilizing Vertical Posture in Spaces of Control Variables. *Neuroscience* **500**: 79-94.
- Nitsche, MA and W Paulus (2000). Excitability changes induced in the human motor cortex by weak transcranial direct current stimulation. *J Physiol* **527 Pt 3**(Pt 3): 633-639.
- Niyo, G, LI Almofeez, A Erwin and FJ Valero-Cuevas (2024). A computational study of how an  $\alpha$ - to  $\gamma$ -motoneurone collateral can mitigate velocity-dependent stretch reflexes during voluntary movement. *Proc Natl Acad Sci U S A* **121**(34): e2321659121.
- Ortega-Auriol, P, WD Byblow, AX Ren, T Besier and AJC McMorland (2025). The role of muscle synergies and task constraints on upper limb motor impairment after stroke. *Exp Brain Res* **243**(1): 40.

- Overduin, SA, A d'Avella, JM Carmena and E Bizzi (2012). Microstimulation activates a handful of muscle synergies. *Neuron* **76**(6): 1071-1077.
- Overduin, SA, A d'Avella, JM Carmena and E Bizzi (2014). Muscle synergies evoked by microstimulation are preferentially encoded during behavior. *Front Comput Neurosci* **8**: 20.
- Papi, E, PJ Rowe and VM Pomeroy (2015). Analysis of gait within the uncontrolled manifold hypothesis: stabilisation of the centre of mass during gait. *J Biomech* **48**(2): 324-331.
- Park, J, MM Lewis, X Huang and ML Latash (2013). Effects of olivo-ponto-cerebellar atrophy (OPCA) on finger interaction and coordination. *Clin Neurophysiol* **124**(5): 991-998.
- Park, S and GE Caldwell (2022). Muscle synergies are modified with improved task performance in skill learning. *Hum Mov Sci* **83**: 102946.
- Picelli, A, E Chemello, P Castellazzi, L Roncari, A Waldner, L Saltuari and N Smania (2015). Combined effects of transcranial direct current stimulation (tDCS) and transcutaneous spinal direct current stimulation (tsDCS) on robot-assisted gait training in patients with chronic stroke: A pilot, double blind, randomized controlled trial. *Restor Neurol Neurosci* **33**(3): 357-368.
- Pierella, C, E Pirondini, N Kinany, M Coscia, C Giang, J Miehlbradt, C Magnin, P Nicolo, S Dalise, G Sgherri, C Chisari, D Van De Ville, A Guggisberg and S Micera (2020). A multimodal approach to capture post-stroke temporal dynamics of recovery. *J Neural Eng* **17**(4): 045002.
- Pilon, JF, SJ De Serres and AG Feldman (2007). Threshold position control of arm movement with anticipatory increase in grip force. *Exp Brain Res* **181**(1): 49-67.
- Pinniger, GJ, M Nordlund, JR Steele and AG Cresswell (2001). H-reflex modulation during passive lengthening and shortening of the human triceps surae. *J Physiol* **534**(Pt 3): 913-923.
- Piscitelli, D, A Falaki, S Solnik and ML Latash (2017). Anticipatory postural adjustments and anticipatory synergy adjustments: preparing to a postural perturbation with predictable and unpredictable direction. *Exp Brain Res* **235**(3): 713-730.
- Piscitelli, D., Khayat, J., Feldman, A. G., & Levin, M. F. (2025). Clinical Relevance of the Tonic Stretch Reflex Threshold and  $\mu$  as Measures of Upper Limb Spasticity and Motor Impairment After Stroke. *Neurorehabilitation and Neural Repair*, 15459683251318689.
- Poggio, T and E Bizzi (2004). Generalization in vision and motor control. *Nature* **431**(7010): 768-774.
- Polit, A and E Bizzi (1979). Characteristics of motor programs underlying arm movements in monkeys. *J Neurophysiol* **42**(1 Pt 1): 183-194.
- Powers, RK, J Marder-Meyer and WZ Rymer (1988). Quantitative relations between hypertonia and stretch reflex threshold in spastic hemiparesis. *Ann Neurol* **23**(2): 115-124.
- Prilutsky, BI and VM Zatsiorsky (2002). Optimization-based models of muscle coordination. *Exerc Sport Sci Rev* **30**(1): 32-38.
- Rabbi, MF, C Pizzolato, DG Lloyd, CP Carty, D Devaprakash and LE Diamond (2020). Non-negative matrix factorisation is the most appropriate method for extraction of muscle synergies in walking and running. *Sci Rep* **10**(1): 8266.
- Rácz, K and FJ Valero-Cuevas (2013). Spatio-temporal analysis reveals active control of both task-relevant and task-irrelevant variables. *Front Comput Neurosci* **7**: 155.
- Rana, M, MS Yani, S Asavasopon, BE Fisher and JJ Kutch (2015). Brain Connectivity Associated with Muscle Synergies in Humans. *J Neurosci* **35**(44): 14708-14716.
- Raptis, H, L Burtet, R Forget and AG Feldman (2010). Control of wrist position and muscle relaxation by shifting spatial frames of reference for motoneuronal recruitment: possible involvement of corticospinal pathways. *J Physiol* **588**(Pt 9): 1551-1570.
- Reisman, DS, JP Scholz and G Schöner (2002). Differential joint coordination in the tasks of standing up and sitting down. *J Electromyogr Kinesiol* **12**(6): 493-505.
- Reschechtko, S and ML Latash (2017). Stability of hand force production. I. Hand level control variables and multifinger synergies. *J Neurophysiol* **118**(6): 3152-3164.
- Ribot-Ciscar, E, C Rossi-Durand and JP Roll (2000). Increased muscle spindle sensitivity to movement during reinforcement manoeuvres in relaxed human subjects. *J Physiol* **523** Pt 1(Pt 1): 271-282.
- Riddle, CN and SN Baker (2010). Convergence of pyramidal and medial brain stem descending pathways onto macaque cervical spinal interneurons. *J Neurophysiol* **103**(5): 2821-2832.
- Robert, T, BC Bennett, SD Russell, CA Zirker and MF Abel (2009). Angular momentum synergies during walking. *Exp Brain Res* **197**(2): 185-197.
- Roeder, L, TW Boonstra, SS Smith and GK Kerr (2018). Dynamics of corticospinal motor control during overground and treadmill walking in humans. *J Neurophysiol* **120**(3): 1017-1031.
- Roh, J, VC Cheung and E Bizzi (2011). Modules in the brain stem and spinal cord underlying motor behaviors. *J Neurophysiol* **106**(3): 1363-1378.
- Romero, V, R Kallen, MA Riley and MJ Richardson (2015). Can discrete joint action be synergistic? Studying the stabilization of interpersonal hand coordination. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* **41**(5): 1223-1235.
- Rong, P and O Jawdat (2021). A novel physiologic marker of bulbar motor involvement in amyotrophic lateral sclerosis: Jaw muscle synergy. *Clin Neurophysiol* **132**(1): 94-103.
- Rosenbaum, DA, LD Loukopoulos, RG Meulenbroek, J Vaughan and SE Engelbrecht (1995). Planning reaches by evaluating stored postures. *Psychol Rev* **102**(1): 28-67.
- Russo, AA, SR Bittner, SM Perkins, JS Seely, BM London, AH Lara, A Miri, NJ Marshall, A Kohn, TM Jessell, LF Abbott, JP Cunningham and MM Churchland (2018). Motor Cortex Embeds Muscle-like Commands in an Untangled Population Response. *Neuron* **97**(4): 953-966 e958.

- Salmas, P and VCK Cheung (2023). Gradient descent decomposition of force-field motor primitives optogenetically elicited for motor mapping of the murine lumbosacral spinal cord. *Zool Res* **44**(3): 604-619.
- Sande de Souza, LA, VC Dionísio, MA Lereña, NF Marconi and GL Almeida (2009). The linear co-variance between joint muscle torques is not a generalized principle. *J Electromyogr Kinesiol* **19**(3): e171-179.
- Sangani, SG, HA Raptis and AG Feldman (2011). Subthreshold corticospinal control of anticipatory actions in humans. *Behav Brain Res* **224**(1): 145-154.
- Santuz, A, T Akay, WP Mayer, TL Wells, A Schroll and A Arampatzis (2019). Modular organization of murine locomotor pattern in the presence and absence of sensory feedback from muscle spindles. *J Physiol* **597**(12): 3147-3165.
- Sawers, A, JL Allen and LH Ting (2015). Long-term training modifies the modular structure and organization of walking balance control. *J Neurophysiol* **114**(6): 3359-3373.
- Scano, A, RM Mira and A d'Avella (2022). Mixed matrix factorization: a novel algorithm for the extraction of kinematic-muscular synergies. *J Neurophysiol* **127**(2): 529-547.
- Scarlat, KA, CA Tchoumi, AG Feldman and MF Levin (2024). Referent Control of Side-to-Side Body-Weight Transfer During Standing and Stepping in Adults. *Neuroscience* **551**: 94-102.
- Scholz, JP, N Kang, D Patterson and ML Latash (2003). Uncontrolled manifold analysis of single trials during multi-finger force production by persons with and without Down syndrome. *Exp Brain Res* **153**(1): 45-58.
- Scholz, JP and G Schöner (1999). The uncontrolled manifold concept: identifying control variables for a functional task. *Exp Brain Res* **126**(3): 289-306.
- Scholz, JP, G Schöner, WL Hsu, JJ Jeka, F Horak and V Martin (2007). Motor equivalent control of the center of mass in response to support surface perturbations. *Exp Brain Res* **180**(1): 163-179.
- Schöner, G and JA Kelso (1988). Dynamic pattern generation in behavioral and neural systems. *Science* **239**(4847): 1513-1520.
- Schöner, G and JP Scholz (2007). Analyzing variance in multi-degree-of-freedom movements: uncovering structure versus extracting correlations. *Motor Control* **11**(3): 259-275.
- Schwartz, AB (2007). Useful signals from motor cortex. *J Physiol* **579**(Pt 3): 581-601.
- Schwartz, MH, A Rozumalski and KM Steele (2016). Dynamic motor control is associated with treatment outcomes for children with cerebral palsy. *Dev Med Child Neurol* **58**(11): 1139-1145.
- Selinger, JC, JD Wong, SN Simha and JM Donelan (2019). How humans initiate energy optimization and converge on their optimal gaits. *J Exp Biol* **222**(Pt 19).
- Seo, G, JH Park, HS Park and J Roh (2023). Developing new intermuscular coordination patterns through an electromyographic signal-guided training in the upper extremity. *J Neuroeng Rehabil* **20**(1): 112.
- Shachykov, A, J Frère and P Hénaff (2022). Simulation of spinal muscle control in human gait using opensim. *IEEE Transactions on Medical Robotics and Bionics* **4**(1): 254-265.
- Singh, P, S Jana, A Ghosal and A Murthy (2016). Exploration of joint redundancy but not task space variability facilitates supervised motor learning. *Proc Natl Acad Sci U S A* **113**(50): 14414-14419.
- Singh, RE, A Ahmadi, AM Parr, U Samadani, AV Krassioukov, TI Netoff and DP Darrow (2023). Epidural stimulation restores muscle synergies by modulating neural drives in participants with sensorimotor complete spinal cord injuries. *J Neuroeng Rehabil* **20**(1): 59.
- Sohn, YH and M Hallett (2004). Disturbed surround inhibition in focal hand dystonia. *Ann Neurol* **56**(4): 595-599.
- Solnik, S, S Reschechtko, YH Wu, VM Zatsiorsky and ML Latash (2015). Force-stabilizing synergies in motor tasks involving two actors. *Exp Brain Res* **233**(10): 2935-2949.
- Sorek, G, M Goudriaan, I Schurr and SH Schless (2023). A longitudinal analysis of selective motor control during gait in individuals with cerebral palsy and the relation to gait deviations. *PLoS One* **18**(7): e0289124.
- Spomer, AM, RZ Yan, MH Schwartz and KM Steele (2022). Synergies are minimally affected during emulation of cerebral palsy gait patterns. *J Biomech* **133**: 110953.
- Spomer, AM, RZ Yan, MH Schwartz and KM Steele (2023). Motor control complexity can be dynamically simplified during gait pattern exploration using motor control-based biofeedback. *J Neurophysiol* **129**(5): 984-998.
- Steele, KM, A Rozumalski and MH Schwartz (2015). Muscle synergies and complexity of neuromuscular control during gait in cerebral palsy. *Dev Med Child Neurol* **57**(12): 1176-1182.
- Stepniewska, I, PC Fang and JH Kaas (2005). Microstimulation reveals specialized subregions for different complex movements in posterior parietal cortex of prosimian galagos. *Proc Natl Acad Sci U S A* **102**(13): 4878-4883.
- Sternad, D, SW Park, H Müller and N Hogan (2010). Coordinate dependence of variability analysis. *PLoS Comput Biol* **6**(4): e1000751.
- Sussillo, D, MM Churchland, MT Kaufman and KV Shenoy (2015). A neural network that finds a naturalistic solution for the production of muscle activity. *Nat Neurosci* **18**(7): 1025-1033.
- Sylos-Labini, F, V La Scaleia, G Cappellini, A Dewolf, A Fabiano, IA Solopova, V Mondì, Y Ivanenko and F Lacquaniti (2022). Complexity of modular neuromuscular control increases and variability decreases during human locomotor development. *Commun Biol* **5**(1): 1256.
- Takei, T, J Confais, S Tomatsu, T Oya and K Seki (2017). Neural basis for hand muscle synergies in the primate spinal cord. *Proc Natl Acad Sci U S A* **114**(32): 8643-8648.

- Thoroughman, KA and R Shadmehr (2000). Learning of action through adaptive combination of motor primitives. *Nature* **407**(6805): 742-747.
- Tillman, M and S Ambike (2018). Cue-induced changes in the stability of finger force-production tasks revealed by the uncontrolled manifold analysis. *J Neurophysiol* **119**(1): 21-32.
- Todorov, E and MI Jordan (2002). Optimal feedback control as a theory of motor coordination. *Nat Neurosci* **5**(11): 1226-1235.
- Tomita, Y, T Iizuka and NA Turpin (2023). Effects of postural instability on the coordination between posture and arm reaching. *Hum Mov Sci* **89**: 103088.
- Tomita, Y, NA Turpin, D Piscitelli, AG Feldman and MF Levin (2020). Stability of reaching during standing in stroke. *Journal of Neurophysiology* **123**(5): 1756-1765.
- Tommasino, P, A Maselli, D Campolo, F Lacquaniti and A d'Avella (2021). A Hessian-based decomposition characterizes how performance in complex motor skills depends on individual strategy and variability. *PLoS One* **16**(6): e0253626.
- Torres-Oviedo, G and LH Ting (2010). Subject-specific muscle synergies in human balance control are consistent across different biomechanical contexts. *J Neurophysiol* **103**(6): 3084-3098.
- Tresch, MC and A Jarc (2009). The case for and against muscle synergies. *Curr Opin Neurobiol* **19**(6): 601-607.
- Tsuchiya, J, K Momose, H Saito, K Watanabe and T Yamaguchi (2024). Comparison of muscle synergies in walking and pedaling: the influence of rotation direction and speed. *Front Neurosci* **18**: 1485066.
- Turpin, NA, A Costes, P Moretto and B Watier (2017a). Can muscle coordination explain the advantage of using the standing position during intense cycling? *J Sci Med Sport* **20**(6): 611-616.
- Turpin, NA, AG Feldman and MF Levin (2017b). Stretch-reflex threshold modulation during active elbow movements in post-stroke survivors with spasticity. *Clin Neurophysiol* **128**(10): 1891-1897.
- Turpin, NA, A Guével, S Durand and F Hug (2011). No evidence of expertise-related changes in muscle synergies during rowing. *J Electromyogr Kinesiol* **21**(6): 1030-1040.
- Turpin, NA, MF Levin and AG Feldman (2016). Implicit learning and generalization of stretch response modulation in humans. *J Neurophysiol* **115**(6): 3186-3194.
- Turpin, NA, S Uriac and G Dalleau (2021). How to improve the muscle synergy analysis methodology? *Eur J Appl Physiol* **121**(4): 1009-1025.
- Turpin, NA and B Watier (2020). Cycling biomechanics and its relationship to performance. *Applied Sciences* **10**(12): 4112.
- Vainio, L (2019). Connection between movements of mouth and hand: Perspectives on development and evolution of speech. *Neurosci Biobehav Rev* **100**: 211-223.
- Valero-Cuevas, FJ, M Venkadesan and E Todorov (2009). Structured variability of muscle activations supports the minimal intervention principle of motor control. *J Neurophysiol* **102**(1): 59-68.
- van Beers, RJ, DM Wolpert and P Haggard (2002). When feeling is more important than seeing in sensorimotor adaptation. *Curr Biol* **12**(10): 834-837.
- van den Noort, JC, L Bar-On, E Aertbeliën, M Bonikowski, SM Braendvik, EW Broström, AI Buizer, JH Burridge, A van Campenhout, B Dan, JF Fleuren, S Grunt, F Heinen, HL Horemans, C Jansen, A Kranzl, BK Krautwurst, M van der Krogt, S Lerma Lara, CM Lidbeck, JP Lin, I Martinez, C Meskers, D Metaxiotis, G Molenaers, DA Patikas, O Rémy-Néris, K Roeleveld, AP Shortland, J Sikkens, L Slood, RJ Vermeulen, C Wimmer, AS Schröder, S Schless, JG Becher, K Desloovere and J Harlaar (2017). European consensus on the concepts and measurement of the pathophysiological neuromuscular responses to passive muscle stretch. *Eur J Neurol* **24**(7): 981-e938.
- Vaz, DV, VA Pinto, RRS Junior, DJS Mattos and S Mitra (2019). Coordination in adults with neurological impairment - A systematic review of uncontrolled manifold studies. *Gait Posture* **69**: 66-78.
- Verduzco-Flores, SO and E De Schutter (2022). Self-configuring feedback loops for sensorimotor control. *Life* **11**: e77216.
- Vergara-Diaz, G. P., Sapienza, S., Daneault, J. F., Fabara, E., Adans-Dester, C., Severini, G., ... & Bonato, P. (2025). Can muscle synergies shed light on the mechanisms underlying motor gains in response to robot-assisted gait training in children with cerebral palsy?. *Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation*, **22**(1), 1-15.
- Verschueren, A, AM Grapperon, E Delmont and S Attarian (2021). Prevalence of spasticity and spasticity-related pain among patients with Amyotrophic Lateral Sclerosis. *Rev Neurol (Paris)* **177**(6): 694-698.
- Verstynen, T, J Diedrichsen, N Albert, P Aparicio and RB Ivry (2005). Ipsilateral motor cortex activity during unimanual hand movements relates to task complexity. *J Neurophysiol* **93**(3): 1209-1222.
- Wälchli, M, CD Tokuno, J Ruffieux, M Keller and W Taube (2017). Preparatory cortical and spinal settings to counteract anticipated and non-anticipated perturbations. *Neuroscience* **365**: 12-22.
- Walter, CB and SP Swinnen (1994). The formation and dissolution of "bad habits" during the acquisition of coordination skills. *Interlimb Coordination*, Elsevier: 491-513.
- Wang, Y, K Watanabe and T Asaka (2017). Aging effect on muscle synergies in stepping forth during a forward perturbation. *Eur J Appl Physiol* **117**(1): 201-211.
- Wessel, JR and AR Aron (2013). Unexpected events induce motor slowing via a brain mechanism for action-stopping with global suppressive effects. *Journal of Neuroscience* **33**(47): 18481-18491.
- Wolpert, DM, Z Ghahramani and MI Jordan (1995). An internal model for sensorimotor integration. *Science* **269**(5232): 1880-1882.

- Yamagata, M, H Tateuchi, I Shimizu and N Ichihashi (2019). The effects of fall history on kinematic synergy during walking. *J Biomech* **82**: 204-210.
- Yamagata, M, H Tateuchi, I Shimizu, J Saeki and N Ichihashi (2021). The relation between kinematic synergy to stabilize the center of mass during walking and future fall risks: a 1-year longitudinal study. *BMC Geriatr* **21**(1): 240.
- Yang, JF, JP Scholz and ML Latash (2007). The role of kinematic redundancy in adaptation of reaching. *Exp Brain Res* **176**(1): 54-69.
- Yang, Q, D Logan and SF Giszter (2019). Motor primitives are determined in early development and are then robustly conserved into adulthood. *Proc Natl Acad Sci U S A* **116**(24): 12025-12034.
- Yaron, A, D Kowalski, H Yaguchi, T Takei and K Seki (2020). Forelimb force direction and magnitude independently controlled by spinal modules in the macaque. *Proc Natl Acad Sci U S A* **117**(44): 27655-27666.
- Yarossi, M, DH Brooks, D Erdoğmuş and E Tunik (2022). Similarity of hand muscle synergies elicited by transcranial magnetic stimulation and those found during voluntary movement. *J Neurophysiol* **128**(4): 994-1010.
- Yokoi, A and J Diedrichsen (2019). Neural Organization of Hierarchical Motor Sequence Representations in the Human Neocortex. *Neuron* **103**(6): 1178-1190 e1177.
- York, G, H Osborne, P Sriya, S Astill, M de Kamps and S Chakrabarty (2022). The effect of limb position on a static knee extension task can be explained with a simple spinal cord circuit model. *J Neurophysiol* **127**(1): 173-187.
- Zanone, PG and JA Kelso (1997). Coordination dynamics of learning and transfer: collective and component levels. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* **23**(5): 1454-1480.
- Zatsiorsky, VM and M Duarte (1999). Instant equilibrium point and its migration in standing tasks: rambling and trembling components of the stabilogram. *Motor Control* **3**(1): 28-38.
- Zhang, L and G Schöner (2025). Estimating descending activation patterns from EMG in fast and slow movements using a model of the stretch reflex. *J Neurophysiol* **133**(1): 162-176.
- Zhang, L, NA Turpin and AG Feldman (2017). Threshold position control of anticipation in humans: a possible role of corticospinal influences. *The Journal of Physiology* **595**(15): 5359-5374.
- Zhang, W, JP Scholz, VM Zatsiorsky and ML Latash (2008). What do synergies do? Effects of secondary constraints on multidigit synergies in accurate force-production tasks. *J Neurophysiol* **99**(2): 500-513.
- Zhang, H., Peng, B., Chen, Z., Peng, Y., Zhou, X., Geng, Y., & Li, G. (2024). Characterizing upper limb motor dysfunction with temporal and spatial distribution of muscle synergy extracted from high-density surface electromyography. *Journal of Neural Engineering*, **21**(5), 056006.
- Zhao, K, Z Zhang, H Wen, B Liu, J Li, dA Andrea and A Scano (2023). Muscle synergies for evaluating upper limb in clinical applications: A systematic review. *Heliyon* **9**(5): e16202.
- Zhou, T, YH Wu, A Bartsch, C Cuadra, VM Zatsiorsky and ML Latash (2013). Anticipatory synergy adjustments: preparing a quick action in an unknown direction. *Exp Brain Res* **226**(4): 565-573.
- Zijdewind, I and D Kernell (2001). Bilateral interactions during contractions of intrinsic hand muscles. *J Neurophysiol* **85**(5): 1907-1913.



# ANNEXES

---

# Curriculum Vitae

## Nicolas Alain Turpin

Date de Naissance : 24 mai 1982 à Saint Denis de la Réunion (France 974)

Nationalité Française

Marié, 2 enfants.

### Coordonnées :

151 chemin Alexandre Sery, 97430, Le Tampon, France

Cell : +262 (0) 6 92 02 05 23

Bureau : +262 262 91 20 04

E-mail : [nicolas.turpin@univ-reunion.fr](mailto:nicolas.turpin@univ-reunion.fr)

Mon profil sur le site du laboratoire IRISSE : <http://irisse.univ-reunion.fr/equipe/lequipe-de-recherche/>

## Postes occupés

- Depuis 2018**    **Maître de conférences**  
Université de la Réunion, UFR SHE – laboratoire IRISSE, EA 4075 (Le Tampon – France)
- 2014-2017**    **Chercheur Post-doctoral**  
Center for Interdisciplinary Research in Rehabilitation (CRIR) : Institut de réadaptation Gingras-Lindsay de Montreal et le Jewish Rehabilitation Hospital, Laval, QC, Canada  
Laboratoire L2M, Université de Montréal, Qc, Canada
- 2012-2013**    **ATER (attaché temporaire d'enseignement et de recherche)**  
UFR STAPS Champollion (Albi-Rodez 81) – Octobre 2012 -Mars 2013  
UFR STAPS Toulouse - Avril 2013 -Septembre 2013
- 2011-2012**    **ATER**  
UFR STAPS, Université de Nantes
- 2008-2011**    **Doctorant/Enseignant contractuel**  
UFR STAPS, Université de Nantes

## Parcours académique

- 2014-2017**    **Post-doctorat en Neurosciences**, Université de Montréal  
Titre du projet : Cortical control of motor actions  
Supervisé par Anatol G. Feldman (Université de Montréal) et Mindy F. Levin (Université McGill)
- 2016**    **Post-doctorat (6 mois)** : Projet en Biomécanique au L2M, Université de Montréal, Qc, Canada
- 2008-2012**    **Doctorat "physiologie et biomécanique"** Université de Nantes  
Titre de la dissertation : *Etude de la coordination musculaire par l'extraction de synergies musculaires : application à l'aviron*  
Supervisé par le Arnaud Guével, François Hug et Sylvain Durand
- 2007-2008**    **Master 2 recherche** – Sciences et Techniques des Activités Physique et Sportives – Université de Toulouse III (France) -Titre du mémoire : *l'optimalité comme principe d'organisation du mouvement.* (Supervisé par le Bruno Watier)
- 2006-2007**    **Master 1 STAPS** – Sciences et Techniques des Activités Physique et Sportives – Université de Toulouse III (France) - Entraînement et Optimisation de la Performance
- 2003-2006**    **Licence** Sciences et Techniques des Activités Physique et Sportives. Université de Toulouse III (France)

## Enseignements

Tableau des enseignements depuis 2017

| Années    | Niveau   | Diplôme        | Intitulé                                   | Type de formation             | Nature   | Effectifs              | Volume horaire annuel |
|-----------|----------|----------------|--|-------------------------------|----------|------------------------|-----------------------|
| 2017-2020 | L1       | Tronc commun   | Biologie                                   | Formation initiale-présentiel | CM-TD    | ~700/an                | 70                    |
| 2017-2025 | L2       | APAS           | Neurophysiologie                           | Formation initiale-présentiel | CM-TD-TP | ~80/an                 | 52.5                  |
| 2020-2024 | L2       | APAS           | Biomécanique musculaire                    | Formation initiale-présentiel | CM-TP    | ~80/an                 | 32.5                  |
| 2017-2025 | L3       | APAS           | Déficiences motrices                       | Formation initiale-présentiel | CM-TD    | ~50/an                 | 50.0                  |
| 2020-2025 | L3       | APAS           | Projets tutorés                            | Formation initiale-présentiel | TP       | ~12/an (4 enseignants) | 20.0                  |
| 2017-2025 | L3       | APAS           | Techniques de renforcement musculaires     | Formation initiale-présentiel | CM-TP    | ~50/an                 | 37.0                  |
| 2020-2025 | L3       | ES             | Réguler l'entraînement                     | Formation initiale-présentiel | CM-TP    | ~50/an                 | 21.0                  |
| 2017-2025 | M1       | APAS           | Traitement informatisé des données         | Formation initiale-présentiel | TP       | ~20/an                 | 20.0                  |
| 2017-2025 | M1       | APAS           | Contrôle moteur                            | Formation initiale-présentiel | CM-TD    | ~20/an                 | 20.0                  |
| 2017-2025 | M2       | APAS           | Plasticité et déficiences neuromusculaires | Formation initiale-présentiel | CM-TD    | ~20/an                 | 25.0                  |
| 2018-2024 | K1       | Kinésithérapie | Biomécanique                               | Formation initiale-présentiel | CM-TD    | ~20/an                 | 10.0                  |
| 2018-2025 | K1       | Kinésithérapie | Techniques de mesure                       | Formation initiale-présentiel | CM       | ~20/an                 | 2.0                   |
| 2020-2022 | PACES    | Pass-las/Santé | Biomécanique générale                      | Formation initiale-distanciel | CM       | ~15/an                 | 6.0                   |
| 2023-2024 | L1-L2-L3 | Licence        | Introduction aux Neurosciences             | UEO-présentiel                | CM       | 15-20                  | 2.0                   |
| 2023      | L1-L2-L3 | Licence        | Casser les idées reçues en musculation     | UEO-présentiel                | CM-TP    | 20                     | 25.0                  |

Auxquels s'ajoutent :

|                  |  |
|------------------|--|
| <b>2015-2016</b> | <b>10h</b> , travaux pratiques en neuroscience (NSC2004, chargé de cours, Université de Montréal)                          |
| <b>2012-2013</b> | <b>182h</b> en physiologie humaine et biomécanique (ATER-Université de Toulouse)   |
| <b>2011-2012</b> | <b>169h</b> en physiologie humaine et biomécanique, neurophysiologie et mécanique musculaire (ATER - Université de Nantes) |
| <b>2008-2011</b> | <b>118h</b> en physiologie humaine, biomécanique et entraînement sportif (Vacations, Université de Nantes)                 |

## Responsabilités administratives

- Membre organisateur du colloque « activité physique adaptée et cancer » les 12 et 13 avril 2019 l'île de la réunion (labellisé par commission recherche de l'UR du 12/03/2019)
- Responsable pédagogique de la filière activités physiques adaptées (APAs) en Master 1 STAPS (UFR SHE ; Université de la Réunion - 2017-2018 et 2018-2019.
- Membre du conseil scientifique du laboratoire Motricité Interactions Performances (Université de Nantes) de 2009 à 2011.
- membre du conseil d'unité du laboratoire IRISSE EA 4075 (Université de la Réunion – 2022-2024)
- Président du comité de sélection pour le poste MCF – CDS 4248 Réunion.

## Activités pédagogiques

- Membre du jury d'évaluation (Université de la Réunion) des mémoires de Masters 1 et 2 STAPS APAS (activités physiques adaptées)
- Membre du comité de sélection des étudiants au Masters 1 et 2 APAS (Université de la Réunion)

## Autres compétences

- Programmation (Matlab®)  
Conception d'une toolbox pour l'analyse des synergies musculaires (SynEMG copy-right: IDDN.FR.001.300003.000.R.P.2012.000.31238)
- Logiciels de statistique - Statistica®
- Systèmes d'acquisition en électromyographie (Delsys®, Biopac®, Cometa®)
- Capture du mouvement (Vicon®)
- Dynamomètre (Biodex III®)
- Logiciel d'étude en neurophysiologie-Signal®
- Utilisation de stimulations électriques ou magnétiques (TMS) pour investigations musculaires et nerveuses (onde M, réflexe H, stimulation transcrânienne (TMS))

## Publications/actes de congrès

### 2025

1. Le Corre, A., **Turpin, N. A.**, Begue, J., Chouchou, F., Mariani, A., Caron, N., & Dalleau, G. (2024). Associations between voluntary activation and difference in critical torque estimation between gold standard methods in untrained participants. *Sport Sciences for Health* (In press) (IF: 1.298)

### 2024

2. Dussault-Picard, C., Havashinezhadian, S., **Turpin, N. A.**, Moissenet, F., Turcot, K., & Cherni, Y. (2024). Age-related modifications of muscle synergies during daily-living tasks: A scoping review. *Clinical Biomechanics*, 106207..doi: <https://doi.org/10.1016/j.clinbiomech.2024.106207> (IF: 1.913)

### 2023

3. Antonin Le Corre, Nathan Caron, **Nicolas A. Turpin** et Georges Dalleau (2023). Mechanisms underlying altered neuromuscular function in people. *European Journal of Applied Physiology*. doi: <https://doi.org/10.1007/s00421-023-05150-2> (IF: 3.632)
4. Tomita, Y., Iizuka, T., & **Turpin, N. A.** (2023). Effects of postural instability on the coordination between posture and arm reaching. *Human Movement Science*, 89, 103088. (IF: 2.397)
5. Caderby, T., Lesport, A., **Turpin, N. A.**, Dalleau, G., Watier, B., Robert, T. et Begue, J. (2023). Influence of aging on the control of the whole-body angular momentum during volitional stepping: An UCM-based analysis. *Experimental Gerontology*, 178, 112217. (IF: 4.253)
6. Sghaier, N., Pasqualette, C., **Turpin, N.A.**, & Moretto, P. (2023). The impact of collective load transport on the individual walking. *Plos one*. (in press) (IF: 3.752)

### 2022

7. Nour Sghaier, Guillaume Fumery, Vincent Fourcassié, **Nicolas A. Turpin** et Pierre Moretto (2022). Biomechanical effects of the addition of a precision constraint on a collective load carriage task. *Royal Society Open Science* (IF: 3,653)
8. Maroger, I., Silva, M., Pillet, H. **Nicolas Turpin**, Olivier Stasse & Bruno Watier (2022). Walking paths during collaborative carriages do not follow the simple rules observed in the locomotion of single walking subjects. *Sci Rep* 12, 15585 (2022). (IF: 4,996)
9. Sghaier, Nour, **Turpin, Nicolas A.**, Moretto, Pierre. Center of Mass behavior during forward and backward walking. *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering: Imaging & Visualization*, 2022, vol. 25, no Sup1, p. 281-283. ). (IF: 1.763)

### 2021

10. Cherni, Yosra, Maryam Hajizadeh, Fabien Dal Maso, **Nicolas A. Turpin** (2021). Effects of Body Weight Support and Guidance Force Settings on Muscle Synergy during Lokomat Walking. *European Journal of Applied Physiology*. Nov;121(11):2967-2980. doi: 10.1007/s00421-021-04762-w (IF: 2,917)
11. Nour Sghaier ; A Bongiovanni ; **Nicolas Alain Turpin** ; Pierre Moretto (2021). Load sharing during team lifting. *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering* 24(Sup1):1-325 (IF: 1,610)
12. Jérémie Begue ; Nicolas Peyrot ; Angélique Lesport ; **Nicolas Alain Turpin** ; Bruno Watier ; Georges Dalleau ; Teddy Caderby (2021). Influence of aging on segmental angular momenta during voluntary stepping. *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering* 24(sup1):S75-S76 (IF: 1,610)
13. Jérémie Begue, Nicolas Peyrot, Angélique Lesport, **Nicolas A. Turpin**, Bruno Watier, Georges Dalleau, Teddy Caderby. Segmental contribution to whole-body angular momentum during stepping in healthy young and old adults. *Scientific Reports*. Oct 7;11(1):19969. doi: 10.1038/s41598-021-99519-y (IF: 4,996)
14. **Turpin Nicolas A.**, Stéphane Uriac, Georges. Dalleau. (2021) How to improve the muscle synergy analysis methodology? *European Journal of Applied Physiology*. Apr;121(4):1009-1025. doi: 10.1007/s00421-021-04604-9. (IF: 2,917)
15. Guillaume Fumery, **Nicolas A. Turpin**, Laetitia Claverie, Vincent Fourcassié & Pierre Moretto (2021). A biomechanical study of load carriage by two paired subjects in response to increased load mass. *Scientific Reports*. Feb 23;11(1):4346. doi: 10.1038/s41598-021-83760-6 (IF: 3,998)

## 2020

16. Chouchou Florian, Augustini Muriel, Caderby Teddy, Nathan Caron, **Turpin Nicolas A.**, Dalleau Georges. (2020). The importance of sleep and physical activity on well-being during COVID-19 lockdown: Reunion island as a case study. *Sleep Medicine*. (IF: 3,787)
17. **Turpin NA**, R. Martinez, M. Begon. (2020). Shoulder muscle activation strategies differ when lifting or lowering a load. *European Journal of Applied Physiology*. 120 (11), 2417-2429. doi: 10.1007/s00421-020-04464-9 (IF: 2,917)
18. **Turpin NA**, Watier, B. Cycling Biomechanics and Its Relationship to Performance. (2020) *Appl. Sci.* 2020, 10(12), 4112; <https://doi.org/10.3390/app10124112> (IF : 2,474)
19. Piscitelli, D., **Turpin NA**, Subramanian S., Feldman, A. G., & Levin, M. F (2020). Deficits in corticospinal control of stretch reflex thresholds in stroke: implications for motor impairment. *Clinical Neurophysiology* 131 (2020) 2067–2078 <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2020.05.030> (IF : 3,675)
20. Yosuke Tomita, **Nicolas A. Turpin**, Daniele Piscitelli, Anatol Feldman, and Mindy Levin (2020). Stability of reaching during standing in stroke. *Journal of Neurophysiology*. 2020 May 1;123(5):1756-1765. doi: 10.1152/jn.00729.2019 .(IF: 2,887)
21. Chan-Viquez, D., Hasanbarani, F., Zhang, L., Anaby, D., **Turpin, N. A.**, Lamontagne, A., Feldman and Levin, M. F. (2020). Development of vertical and forward jumping skills in typically developing children in the context of referent control of motor actions. *Developmental Psychobiology*. 62:711–722. Jan 20. doi: 10.1002/dev.21949 (IF: 2,494)

## 2019

22. Lesport, A, T. Caderby, N. Peyrot, **Turpin NA** (2019) Robust control of the whole-body center of mass position during beyond-the-reach movements in elderly. *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering* 22 (sup1):121-123 DOI: 10.1080/10255842.2020.1714969 (IF: 1,610)
23. **Turpin NA**, R. Martinez, M. Begon (2019) Shoulder muscles coordination during eccentric actions, *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering* 22 (sup1):121-123 DOI:10.1080/10255842.2019.1668135 (IF: 1,610)
24. Cherni, Y, M. Hajizadeh, M. Begon and **Turpin NA**. (2019) Muscle coordination during robotic assisted walking using Lokomat, *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering* 22 (sup1):121-123 DOI: 10.1080/10255842.2020.1714246 (IF: 1,610)

## 2018

25. Mullick AA, **Turpin NA**, Hsu SC, Subramanian SK, Feldman AG, Levin MF (2018) Referent control of the orientation of posture and movement in the gravitational field. *Experimental Brain Research*. 236(2):381-98 (IF : 2,395)
26. Costes A, **Turpin NA**, Villegier D, Moretto P, Watier B (2018) Spontaneous change from seated to standing cycling position with increasing power is associated with a minimization of cost functions. *Journal of Sports Science*: 36(8):907-913.1-7. (IF : 2,539)

## 2017

27. Zhang L, **Turpin NA**, Feldman AG (2017) Threshold position control of anticipation in humans: a possible role of corticospinal influences. *Journal of Physiology* 595 (15):5359-5374. (IF : 4,739)
28. **Turpin NA**, Feldman AG, Levin MF (2017) Stretch-reflex threshold modulation during active elbow movements in post-stroke survivors with spasticity. *Clinical Neurophysiology* 128 (10):1891-1897. (IF : 2,979)
29. **Turpin NA**, Costes A, Moretto P, Watier B (2017) Can muscle coordination explain the advantage of using the standing position during intense cycling? *Journal of Science and Medicine in Sport* 20 (6):611-616. (IF : 3,857)
30. Watier B, Costes A, **Turpin NA** (2017) Modification of the spontaneous seat-to-stand transition in cycling with bodyweight and cadence variations. *Journal of Biomechanics* 63:61-66. (IF : 2,664)
31. **Turpin NA**, Costes A, Moretto P, Watier B (2017) Upper limb and trunk muscle activity patterns during seated and standing cycling. *Journal of Sports Science* 35 (6):557-564. (IF : 2,539)

## 2016

32. **Turpin NA**, Levin M, and Feldman A, (2016). Relation Between Spatial Tonic Stretch-Reflex Thresholds and Corticospinal Modulation in Post-Stroke Patients. *International Journal of Stroke*. Vol. 11, pp. 83-83. (IF : 3,833)
33. **Turpin NA**, Levin MF, Feldman AG. (2016). Implicit learning and generalization of stretch response modulation in humans. *Journal of Neurophysiology*. Jun 1; 115(6):3186-94. (IF : 2,396)
34. Costes A, **Turpin NA**, Villegier D, Moretto P, Watier B (2016). Influence of position and power output on upper limb kinetics in cycling. *Journal of Biomechanics*. *Journal of Applied Biomechanics*. Epub 2015 Nov 17 (IF : 2,664)

## 2015

35. Costes A. **Turpin NA**, Villegier D, Moretto P, Watier B, (2015). Reduction of the saddle vertical forces triggers the seat-to-stand transition in cycling. *Journal of Biomechanics*. Sep 18; 48(12):2998-3003. (IF : 2,320)

## 2014

36. **Turpin NA**, Costes A, Villegier D, Watier B, (2014). Selective Muscle Contraction is Incompatible with Maximal Plantar flexion Torque Assessments. *European Journal of Applied Physiology*. 114(8):1667-77. (IF : 2,626)

## 2013

## 2012

37. Hug F, **Turpin NA**, Dorel S, Guével A. (2012) Smoothing of electromyographic signal can influence the number of extracted muscle synergies. *Clinical Neurophysiology*. 123 (9), p.1895-1896 (IF : 2,979)

**2011**

38. Hug F, **Turpin NA**, Couturier A, Dorel S. (2011). Consistency of muscle synergies during pedaling across different mechanical constraints. *Journal of Neurophysiology* 106(1): 91-103 (IF : 2,887)

39. **Turpin NA**, Guével A, Durand S, Hug F. (2011). Fatigue-related adaptations in muscle coordination during a cyclic exercise in humans. *Journal of Experimental Biology*. 214 (Pt 19): 3305-14 (IF : 3,185)

40. **Turpin NA**, Guével A, Durand S, Hug F. (2011). No evidence of expertise-related changes in muscle synergies during rowing. *Journal of Electromyography and Kinesiology*. (21): 1030–1040 (IF : 2,028)

41. **Turpin NA**, Guével A, Durand S, Hug F. (2011). Effect of power output on muscle coordination during rowing. *European Journal of Applied Physiology*. 111(12): 3017-3029 (IF : 2,226)

**2010**

42. Hug F, **Turpin NA**, Guével A, Dorel S. (2010). Is interindividual variability of EMG patterns in trained cyclists related to different muscle synergies? *Journal of Applied Physiology*. 108(6): 1727-36 (IF : 3,056)

43. **Turpin, N.A.**, Guével, A., Dossat, A., Durand, S. and Hug, F. (2010). Recognition of muscle functional organisation in rowing by synergy identification. *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering*, 13(S1), pp.141-142 (IF : 1,909)

SCHOLAR:

[https://scholar.google.ca/citations?user=n\\_3NPIQAAAAJ&hl=fr&oi=ao](https://scholar.google.ca/citations?user=n_3NPIQAAAAJ&hl=fr&oi=ao)

ORCID

<https://orcid.org/0000-0001-7046-110X>

## Communications

**2024**

1. Le Corre A., **Turpin Nicolas A.**, Begue J., Chouchou F., Mariani A., Caron N. & Dalleau. (2024). Associations between voluntary activation and difference in critical torque estimation between gold standard methods in untrained participants. European College of Sports Science. Glasgow. Juillet 2024

**2023**

2. Antonin Le Corre, **Nicolas A Turpin**, Jérémie Begue, Antoine Mariani, Nathan Caron, et al.. Investigating critical torque estimation in untrained participants. 20ième congrès de l'ACAPS REIMS 2023, Association des Chercheurs en Activité Physique et Sportive, Oct 2023, REIMS, France

**2022**

2. Yosra Cherni, **Nicolas Turpin**, Simon Laurendeau., Maxime Robert, Katia Turcot (2022). Investigation of muscle synergy asymmetry during walking in individuals with cerebral palsy: A pilot study. ISEK 2022. Québec City, Canada June 22 -25, 2022

3. Sghaier, N., **NA Turpin**. Et P. Moretto (2022). Center of Mass behavior during forward and backward walking. November 2022. *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering* 25(Sup1):281-283

4. Teddy. Caderby, Angélique. Lesport, **Nicolas .A. Turpin**, Georges. Dalleau, Bruno. Watier, Thomas. Robert, F. Pommerell, Nicolas. Peyrot , Jérémie. Begue. Age effect on the stabilization of the whole-body angular momentum during stepping. SCongrès de la société de Biomécanique. 26-28 oct. 2022 Monastir (Tunisie)

5. Doussineau, P., Verkindt, C., Bonazzi, B., Reale, L., **Turpin, N.**, & Chouchou, F. (2022, November). Central command contribution to cardiac adaptations to exercise. In *ACTA PHYSIOLOGICA* (Vol. 236). 111 RIVER ST, HOBOKEN 07030-5774, NJ USA: WILEY.

**2021**

6. Nour Sghaier ; A Bongiovanni ; **Nicolas Alain Turpin** ; Pierre Moretto (2021). Load sharing during team lifting. November 2021 ; *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering* 24(Sup1):1-325 (sciencesconf.org:sb2021stetienne)

7. Jérémie Begue ; Nicolas Peyrot ; Angélique Lesport ; **Nicolas Turpin** ; Bruno Watier ; Georges Dalleau ; Teddy Caderby (2021). Influence of aging on segmental angular momenta during voluntary stepping ; November 2021 ; *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering* 24(sup1):S75-S76 (sciencesconf.org:sb2021stetienne)

**2020**

8. Daniele Piscitelli, **Nicolas A. Turpin**, Sandeep K. Subramanian, Anatol G. Feldman, Mindy F. Levin. Corticospinal influences on spasticity and voluntary movement in chronic stroke (2020). Combined Sections Meeting February 13-15 2020. Denver, Colorado, USA ; <https://apta.confex.com/apta/csm2020/meetingapp.cgi/Paper/25244>

**2019**

9. Daniele Piscitelli, **Nicolas A. Turpin**, Sandeep K. Subramanian, Anatol G. Feldman, Mindy F. Levin. Motor impairment in post-stroke individuals may be related to a reduced ability of the corticospinal system to shift stretch-reflex thresholds (2019). Third

International Congress on Neurorehabilitation and Neural Repair. 22-24 May 2019. Maastricht, the Netherland

10. Yosuke Tomita, **Nicolas A. Turpin**, Daniele Picitelli, Mindy Levin (2019) Performance of dual-tasking between arm movement and postural adjustments in subjects with stroke. ISGR 2019 meeting.
11. Cherni, Y, M. Hajizadeh, M. Begon and **N.A. Turpin**. (2019) Muscle coordination during robotic assisted walking using Lokomat; 44ème Congrès de la Société de Biomécanique - Poitiers 28-30 octobre 2019, France
12. Lesport, A, T. Caderby, N. Peyrot, **N.A. Turpin** (2019) Robust control of the whole-body center of mass position during beyond-the-reach movements in elderly (2019) 44ème Congrès de la Société de Biomécanique - Poitiers 28-30 octobre 2019, France
13. **Turpin NA**, R. Martinez, M. Begon (2019) Shoulder muscles coordination during eccentric actions, 44ème Congrès de la Société de Biomécanique - Poitiers 28-30 octobre 2019, France

**2018**

**2017**

14. Feldman, AG. A.A. Mullick, **NA. Turpin**, s.-c. Hsu, SK. Subramanian, MF. Levin. Referent control of the orientation of posture and movement in the gravitational field (2017) - Society for Neuroscience congress. 11-15 nov. Washington. USA
15. Watier B, **Turpin NA**. Effect of cadence and bodyweight on the spontaneous sit-to-stand transition in cycling (2017) - 23rd Congress of the European Society of Biomechanics, July 2 - 5, 2017, Seville, Spain

**2016**

16. **Turpin NA**, Mindy Levin, Anatol Feldman. Relation between spatial tonic stretch-reflex thresholds and corticospinal modulation in post-stroke patients (2016) Canadian Stroke Congress. Quebec city Canada; Québec. Poster presentation.

**2015**

17. **Turpin NA**, Rahal R, Subramanian K, Levin MF, Feldman AG. Central resetting of spatial thresholds for motoneuronal recruitment suppresses activation of muscles during prolonged lengthening (2015). Society For Neuroscience congress. Chicago, Illinois. Poster presentation
18. **Turpin NA**, Sandeep K. Subramanian,, Mindy F. Levin, Anatol G. Feldman (2015). Central resetting of spatial thresholds for motoneuronal recruitment suppresses activation of muscles during prolonged lengthening. Progress in motor control X. Budapest, Hungary. Poster presentation
19. Aditi A. Mullick, Szu-Chen Hsu, Sandeep K. Subramanian, **Turpin NA**, Anatol G. Feldman, Mindy F. Levin (2015). Referent orientation of the body with respect to gravity: A global factor in the control of posture and movement. Progress in motor control X Budapest, Hungary. Poster presentation.
20. Antony Costes, **Turpin NA**, David Villeger, Pierre Moretto, Bruno Watier (2015). Increasing power output and movement optimization in cycling: insights from a fully instrumented ergometer. The 33<sup>rd</sup> International Conference on Biomechanics in Sports. Poitier, France.

**2014**

**2013**

21. **Turpin NA**, (2013). Les synergies musculaires comme éléments structurant les coordinations : effet de la puissance à fournir et de l'expertise. *GT8 Robotique et Neurosciences du GDR Robotique-LASS-CNRS*. Toulouse (France). Présentation poster.

**2012**

**2011**

22. **Turpin NA**, Guével A, Durand S, Hug F. (2011). Muscle coordination changes during an exhaustive exercise in trained rowers. *ISB congress*. Bruxelles. Oral communication in english.
23. **Turpin NA**, Guével A, Durand S, Hug F. (2011). Les coordinations musculaires en aviron sont construites autour de synergies musculaires robustes. *Colloque SRPDL IV*. La Roche-sur-Yon (France). Oral communication in french.

**2010**

24. Hug F, **Turpin NA**, Guével A, Dorel S. (2010). Is interindividual variability of EMG patterns in trained cyclists related to different muscle synergies? *ISEK congress*– Aalborg.
25. **Turpin NA**, Guével A, Dossat A, Durand S, Hug F. (2010). Recognition of Muscle Functional Organization in Rowing by Synergy Identification. *XXXV<sup>ième</sup> congrès de la société de biomécanique*. Le Mans (France). Oral communication in french.

## Encadrements de thèse

### Liste des thèses encadrées et soutenues

| Nom du doctorant    | Année de soutenance | Titre de la thèse  | Durée de la thèse | Nature du financement | Nombre de publications issues de la thèse |
|---------------------|---------------------|--|-------------------|-----------------------|---|
| SGHAIER<br>Nour     | 2023                | Biomécanique du transport de charge collectif  | 4 ans             | ANR                   | 3   |
| LE CORRE<br>Antonin | 2024                | Fonctions neuro-musculaires et capacités de coordination motrice après un déconditionnement physique : étude des mécanismes et mise en place d'un protocole d'évaluation | 4 ans             | Appel à projet région | 2   |

### Liste des thèses en cours

| Nom du doctorant                    | Année d'inscription | Titre de la thèse   | Nature du financement |
|-------------------------------------|---------------------|---|-----------------------|
| AYAGAPIN<br>Phanuel Jean<br>Mathias | 2024                | Etude des altérations de la connexion entre le cerveau et les muscles chez les personnes âgées lors de la marche. | Appel à projet Région |

### Participation à des comités de suivi de thèse

- Comité de thèse de Monsieur CEGLIA Amadeo (2022)**  
Unité de recherche : Laboratoire de simulation et modélisation du mouvement  
Sujet : Estimation des forces musculaires en temps réel lors d'un mouvement de pédalage à bras par optimisation et vision informatique pour une application à la réadaptation  
Ecole doctorale : Pharmacologie et physiologie / Institut de génie biomédical / Faculté de médecine  
Etablissement : U. de Montréal
- Comité de thèse de Monsieur DEVILLE Nowlan (2022)**  
Unité de recherche : Ingénierie, Recherche et Intervention, Sport, Santé et Environnement  
Sujet : Effets aigus et chroniques des étirements sur la qualité de la marche des personnes diabétiques de type 2.  
Ecole doctorale : STS - Sciences, Technologies et Santé n°542  
Etablissement : U. de la Réunion
- Comité de thèse de Madame DOUSSINEAU Pauline (2022)**  
Unité de recherche : Ingénierie, Recherche et Intervention, Sport, Santé et Environnement  
Sujet : Intérêt et optimisation des techniques respiratoires dans la régulation autonome cardiovasculaire du sujet âgé  
Ecole doctorale : STS - Sciences, Technologies et Santé n°542  
Etablissement : U. de la Réunion

## PEER REVIEWS

**Expertises d'articles scientifiques depuis 2021 :** European Journal of Applied Physiology (10), Journal of Sports Sciences (8), Journal of Biomechanics (6), Medicine & Science in Sports & Exercises (2), Journal of Neurophysiology (1), Scandinavian Journal of Medicine and Sciences in Sports (1), Motor Control (1), Journal of Electromyography and Kinesiology (1), entre autres non comptabilisés.

Le nombre de papiers expertisés est indiqué entre parenthèse, pas le nombre de "tours".

## Financements

- Financement interne UFR SHE 2024 : **12 k€** (Système EEG/TES Neuroélectrics).
- Financement interne UFR SHE 2022 : **8.9 k€** (Système d'acquisition + logiciel spike - CED Cambridge)
- Financement interne UFR SHE 2020 : **15 k€** (EMG Cometa 16 voies)
- AAP DRI Université de la Réunion, projet Quebec-Réunion 2020 **1500€** pour une visite de l'Université Laval au Québec (Canada) pour l'étude d'un projet collaboratif sur le thème de la réhabilitation utilisant la réalité virtuelle + mise en place d'un échange d'étudiants.
- Prime Encadrement Doctoral et Recherche (**PEDR**) en 2019
- Bourse REPAR 2015, Financement d'études postdoctorales **10 k\$ CAN.**

### Projets de recherche réalisés :

- Cortical control of motor action (FNRQS-Canada, postdoc-2014-2017), dirigé par Anatol Feldman (U. Montréal) et Mindy Levin (U. McGill-Canada)
- CoBoT AAPG ANR (responsable scientifique, 2018-2022), **375 k€** – dirigé par Bruno Watier (U. Toulouse)
- Dalon AMI recherche FEDER (collaborateur, 2021-2021), **821 k€** – dirigé par Georges Daleau (U. Réunion)

### Projets de recherche en cours :

- Stimulation électrique fonctionnelle personnalisée par l'optimisation des synergies musculaires (FNRQS-Canada) (collaborateur), **190.5 k€** – dirigé par Mickael Begon (U. Montréal)
- E-Walking AAPG ANR (2022), **699 k€** (collaborateur) – dirigé par Teddy Caderby (U. Réunion)
- Syncro FEDER région réunion **557 k€** (lead)

### Projet de recherche soumis ou en écriture :

- Evaluation de la performance en escalade (collaboration). Avec Cyril Granier (Creps Réunion) et Stefano Bertone (U. Réunion).
- Volta ANR (lead ou collaboration) : Voluntary force and activation assessments in children and adolescents with diabetes and obesity, avec Joffrey BARDIN (Univ. de la réunion) et Sébastien RATEL (Univ. Clermont Auvergne).
- Cosy ANR (lead) - Co-stimulation of the brain and spinal cord for inducing muscle synergy adaptations

### Brevets :

- Brevet pour la conception d'une toolbox pour l'analyse des synergies musculaires (SynEMG copy-right: IDDN.FR.001.300003.000.R.P.2012.000.31238)

# Liste des abréviations

**ACP** : analyse en composante principale  
**ANR** : agence nationale de la recherche  
**ATER** : attaché temporaire d'enseignement et de recherche  
**AVC** : accident vasculaire cérébral  
**COM** : center of mass  
**CR** : cellule de Renshaw  
**DMC** : dynamic motor control  
**EEG** : électroencéphalogramme  
**EHPAD** : établissement d'hébergement pour personnes âgées dépendantes  
**EMG** : électromyographie  
**EP** : end-point  
**EPH** : equilibrium point hypothesis  
**EPS** : éducation physique et sportive  
**FEDER** : fonds européen de développement régional  
**FNM** : fuseau neuromusculaire  
**GEM** : goal equivalent manifold  
**ISEK** : international society of electrophysiology and kinesiology  
**INpré** : inhibition présynaptique  
**MdS** : marge de stabilité  
**MN $\alpha$**  : motoneurone alpha  
**MN $\gamma$**  : motoneurone gamma  
**NMF** : non negative matrix factorization  
**ORTH** : orthogonal  
**OTG** : organe tendineux de Golgi  
**PUF** : presse universitaire de France  
**SSP** : synergies stabilisatrices de la performance  
**TDCS** : transcranial direct current stimulation  
**TsDCS** : trans-spinal direct current stimulation  
**TNC** : tolerance-noise-covariation  
**TSRT** : tonic stretch reflex threshold  
**UCM** : uncontrolled manifold  
**VAF** : variance accounted for  
**WBAM** : whole body angular momentum  
**XcoM** : centre de masse extrapolé

# Résumé

---

Dans ce mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches (**HDR**) je présente différents axes de recherche concernant la motricité humaine et en particulier les coordinations motrices.

Parvenir à décrire, quantifier ou modifier les coordinations motrices est difficile parce que nous manquons d'outils quantitatifs pour les analyser. Ceci est pourtant fondamental dans le cadre des protocoles de réhabilitation motrice par exemple. Le travail que je mène vise à approfondir les connaissances sur ce sujet.

Dans cette HDR je présente mes travaux, leur cadre théorique et diverses pistes de recherches sur les thématiques suivantes : 1) l'évaluation de notre répertoire moteur, pris sous l'angle des synergies musculaires, 2) l'identification de la commande motrice, en utilisant le cadre de la théorie du point d'équilibre et 3) la mesure de l'exploitation de la redondance musculosquelettique à travers l'analyse des synergies stabilisatrices de la performance. Un lien entre ces thématiques est fait en conclusion.

**Mots clefs.** Synergies musculaires – coordinations motrices – performances motrices

---