

Dynamiques comportementale et cérébrale des coordinations sensorimotrices : (in)stabilité et métastabilité

Olivier Oullier^{1,2}, Julien Lagarde^{3,2}, Kelly J. Jantzen² & J.A. Scott Kelso²

¹ Laboratoire de Neurobiologie Humaine (UMR 6149), Université de Provence-CNRS, Marseille, France

² Human Brain and Behavior Laboratory, Center for Complex Systems and Brain Sciences, Florida Atlantic University, Boca Raton, Etats-Unis

³ Laboratoire Efficience et Déficiency Motrice, Université de Montpellier I, Montpellier, France

Dynamiques comportementale et cérébrale des coordinations sensorimotrices : (in)stabilité et métastabilité. Depuis plus de deux décennies, la théorie des systèmes dynamiques a permis de considérer sous un jour nouveau les liens entre les coordinations sensorimotrices chez l'humain et la dynamique cérébrale qui leur est associée. De multiples travaux dans des domaines aussi variés que les coordinations bimanuelles, posturales, interpersonnelles, ou encore les coordinations entre un individu et son environnement ont montré que le comportement, la cognition et le cerveau humains sont fonctionnellement sous-tendus par la théorie des systèmes dynamiques non linéaires. Dans cette revue de littérature, nous présentons un ensemble de travaux conduits autour de la réalisation de deux patrons de coordination rythmique : la synchronisation (coordonner un mouvement sur chaque événement d'une stimulation) et la syncopation (coordonner un mouvement entre deux événements d'une stimulation). A des fréquences de mouvement supérieures à 2 Hz, la syncopation devient impossible et l'on adopte spontanément la synchronisation. Ce changement abrupt entre syncopation et synchronisation révèle une réorganisation comportementale qualifiée de transition de phase (loin de l'équilibre). Il permet l'étude opérationnelle de l'adoption spontanée (et de l'abandon) de patrons de coordination aux niveaux comportemental (cinématique) et cérébral. Les nouvelles techniques d'imagerie cérébrale fonctionnelle (EEG, MEG et fMRI) ont récemment permis de mettre en évidence la signature de cette différence de stabilité comportementale au niveau de l'activité du cerveau, et indiquent que son fonctionnement est lui aussi sous-tendu par le principe d'auto-organisation. Les liens entre dynamiques comportementale et cérébrale peuvent donc être abordés au sein d'un cadre expérimental et théorique unifié afin de mieux comprendre le caractère métastable du cerveau humain, à savoir ses propriétés d'intégration (globale) et de ségrégation (locale).

Coordination dynamics : (in)stability and metastability in the behavioural and neural systems.

For more than 20 years, coordination dynamics has provided research on human movement science with new views on the nonlinear relationships between behavioral and neural dynamics. A number of studies across various experimental settings including bimanual, postural or interpersonal coordination, and also coordination between movements of a limb and an external event in the environment revealed the self-organized nature of human coordination. Here we review an extensive body of literature—in the human movement science and the neuroscience fields—that has investigated the coordination dynamics of brain and behavior when individuals are involved in two rhythmic coordination patterns : synchronization (on-the-beat movements) and syncopation (in-between beats movements). When the frequency of movement approaches 2Hz, the syncopation mode is destabilized and synchronization is spontaneously adopted. The abrupt change between the two patterns illustrates a phenomenon known as non-equilibrium phase transition. Phase transitions offer a novel entry point into the investigation of pattern formation (and dissolution) at both the behavioral and the cortical levels as they illustrate the loss of stability of the system. Brain imaging methods (MEG, EEG and fMRI) were used to reveal the neural signatures of (in)stability underlying the differences between each behavioral coordination patterns, and pointed at the role of self-organization and metastability principles in brain functioning. Relationships between behavioral and brain dynamics can therefore be investigated within a unified empirical and theoretical framework.

Correspondance :

Olivier Oullier

Laboratoire de Neurobiologie Humaine (UMR 6149), Université de Provence-CNRS

Centre Saint-Charles – Pôle 3C – Case B, 3, place Victor Hugo, 13331 Marseille, Cedex 03, France

tel : + 33 4 88 57 68 54

fax : + 33 4 88 57 68 42

e-mail : oullier@up.univ-mrs.fr

site internet : www.oullier.fr

De par leur structure et leur mode de fonctionnement, les êtres vivants sont sans aucun doute parmi les systèmes les plus complexes¹ et les plus organisés que l'on puisse rencontrer dans la nature. Ils ont été et resteront une source intarissable d'inspiration, de motivation et surtout de réflexion pour les études en sciences physiques, (neuro)biologiques, comportementales et épistémologiques.

Au sens littéral du terme, les êtres vivants sont des structures historiques. Ils ont la capacité de préserver la mémoire des formes et des fonctions acquises dans le passé, à l'échelle phylogénétique de l'évolution tout autant qu'à celle ontogénétique de la vie (Nicolis & Prigogine, 1989). Au quotidien, nos actions sont le fruit d'interactions permanentes entre notre corps et l'environnement dans lequel nous évoluons mais aussi entre nos intentions présentes et nos expériences passées (Bernstein, 1976). Confrontée à la multiplicité et à la complexité de ces interactions, l'élaboration d'une formalisation scientifique du comportement humain –tout comme les échanges d'information et d'énergie permanents avec l'environnement qui le sous-tendent– est un véritable défi. Afin de mieux comprendre les mécanismes impliqués dans l'adoption par un individu d'un comportement plutôt qu'un autre dans un contexte donné, le système nerveux central et l'environnement dans lequel il évolue se sont imposés au premier rang des nombreux composants qui définissent l'humain en action. Les différents champs d'investigations du système nerveux central, regroupés sous le terme générique de *neurosciences*, sont désormais incontournables pour mener à bien l'étude, l'analyse, la formalisation et la compréhension du comportement humain dans toute sa complexité (Kelso & Engstrøm, 2006).

1. Unifier l'étude du comportement moteur et celle du cerveau ?

De la complémentarité des données comportementales et cérébrales

Les progrès des techniques d'imagerie cérébrale telles que l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) ou de diffusion (IRMd), la magnéto-encéphalographie (MEG), la tomographie par émission de positrons (TEP) ou l'électro-encéphalographie (EEG) permettent une meilleure visualisation de l'activité du cerveau dans l'espace (IRMf, TEP) et au cours du temps (EEG, MEG). Néanmoins cette meilleure visualisation n'est pas forcément synonyme de meilleure compréhension, malgré les tentations. Un enregistrement du cerveau en train de penser et/ou d'agir n'est pas un enregistrement de la pensée ou de l'action elle-même. Cette précision peut sembler triviale, mais elle s'avère essentielle. Il convient donc de mettre l'accent sur la nature complémentaire des travaux et analyses effectués aux niveaux comportemental et cérébral (Kelso & Engstrøm, 2006). En effet, l'analyse de l'activité du

¹ Un système est considéré comme complexe non parce qu'il compte un grand nombre de composants, ni parce que ses composants sont de nature très diverse. Tant que les composants sont identifiables et dénombrables, que leurs comportements isolés et leurs interactions sont linéaires, le système considéré est tout au plus très compliqué. La diversité du répertoire de ses comportements macroscopiques demeure alors assez limitée, ces derniers pouvant être calculés et déduits (ou prédits) de façon directe à partir des comportements observés à des niveaux élémentaires d'échelle inférieure. Les systèmes linéaires sont directement décomposables et se caractérisent par une proportionnalité entre causes et effets. L'essence même du système complexe réside dans l'incapacité à prédire (de façon triviale) ses comportements éventuels dans un contexte donné à partir des composants qui le constituent. Le tout n'est pas forcément plus grand ou plus fort que la somme des parties, il en est juste différent (Anderson, 1972). Un système complexe se caractérise par un répertoire comportemental très varié. Les comportements vont émerger grâce aux interactions non linéaires entre les éléments qui composent le système lui-même, tout autant qu'entre le système et l'environnement. De plus, ces interactions sont conditionnées par les contraintes auxquelles il va devoir faire face. Cette richesse du répertoire comportemental inclut en particulier la possibilité de changements brusques et soudains. Ces derniers accompagnent des changements élémentaires, en apparence anodins, et la possibilité d'adopter plusieurs comportements pour une même valeur de paramètres et/ou de contraintes. On parle alors de *multi-stabilité*, une propriété essentielle des systèmes complexes sur laquelle nous reviendrons un peu plus tard dans cet article.

cerveau *ex nihilo* n'est d'une utilité que très réduite si elle n'est pas encadrée par une analyse fine du comportement, rigoureusement élaborée et contextualisée, dans le but de prendre en compte la complexité des relations cerveau-comportement-environnement dans un contexte fonctionnel. De ce fait, les mesures comportementales devraient constituer, dans la plupart des études sur les interactions humain-environnement, le socle sur lequel s'appuyer l'interprétation des résultats d'imagerie cérébrale (pour une discussion sur ce sujet voir Wilkinson & Halligan, 2004).

A l'inverse, les mesures comportementales ont le plus souvent un statut de contrôle, dans le sens où leur fonction première est fréquemment réduite à vérifier que les sujets effectuent la tâche prescrite dans une expérience donnée. Cette tendance à la primauté des résultats de neuro-imagerie sur les mesures comportementales, malheureusement par trop fréquente, pourrait être expliquée par le peu d'intérêt que peuvent manifester certains chercheurs en neurosciences pour la chose comportementale voire environnementale. Cette position renvoie à l'histoire primauté du rôle du cerveau comme calculateur, prescripteur et contrôleur de tous nos comportements dans la recherche en neurosciences².

Cette assertion bien que fréquemment vérifiée est quelque peu provocatrice et se doit donc être tempérée. Il convient de reconnaître que cette minimisation, volontaire ou non, des résultats comportementaux est aussi et surtout la conséquence d'une règle essentielle pour qui étudie le cerveau humain. Rien ne permet d'établir de lien direct et univoque entre l'activité d'une partie de notre cerveau et un comportement volontaire spécifique complexe (Bernstein, 1967). En effet, une même aire cérébrale peut être sollicitée dans la production de deux comportements distincts, et, réciproquement, réaliser une même action dans deux contextes différents peut solliciter l'activité de deux réseaux cérébraux distincts comme nous le verrons dans la suite de cet article. De fait, toute relation linéaire et directe entre une activité localisée dans une portion réduite du cerveau et un comportement fin (moteur ou non) devient impossible ou, dans le meilleur des cas, un raccourci réductionniste.

La compréhension globale et la formalisation du comportement humain n'en sont rendues que plus difficiles, et, de fait, requièrent un ensemble de concepts, d'outils et de méthodes, i.e. un paradigme spécifique, tel que l'a défini Thomas Khun (1962). Un tel paradigme, s'il ne permet pas d'établir de relations directes et univoques entre comportement observable et activité cérébrale sous-jacente, permettrait cependant d'intégrer les résultats obtenus à ces deux niveaux d'analyses distincts (le comportement et l'activité du cerveau) au sein d'une même logique scientifique.

Le système acteur-environnement

Dans le programme de recherche développé depuis plus de 20 ans au *Center for Complex Systems and Brain Sciences*, l'étude intégrée du cerveau et du comportement humain est une condition *sine qua non* à la compréhension du fonctionnement de l'être humain au quotidien.

Inscrit dans la durée, ce programme de recherche pluridisciplinaire a transposé la théorie des systèmes dynamiques et de la synergetique développées par le physicien allemand Hermann Haken (Haken, 1977, 1983) à l'étude des relations cerveau-comportement. Dans l'approche synergetique de Haken, les coordinations sensorimotrices ne sont pas considérées comme programmées de manière explicite au sein du système nerveux central mais comme le fruit des propriétés d'émergence d'un système dynamique contraint dans l'espace et dans le temps, obéissant à des lois et des principes propres aux systèmes complexes. Cette application des concepts issus de la physique à l'étude des (neuro)sciences comportementales a permis de considérer sous un jour nouveau les liens entre les coordinations (perceptivo-motrices) humaines et la dynamique cérébrale sous-jacente. Pour autant, les systèmes biologiques, et plus

² Voir Cisek (1999) pour une discussion sur la métaphore de l'ordinateur comme modèle explicatif du fonctionnement du cerveau.

largement ceux rencontrés dans les systèmes culturels et sociaux humains, possèdent des propriétés singulières (au premier rand desquelles nous pouvons citer la mémoire), absentes des systèmes (comme les pendules) étudiés jusqu'ici par la physique (cf. Kelso & Engström (2006) pour une discussion de fond sur le ce sujet et Oullier et collaborateurs (2004b) pour une illustration expérimentale).

Dans ce cadre théorique et expérimental, de multiples travaux dans des domaines aussi variés que les coordinations bimanuelles (e.g. Kelso, 1981, 1984 ; Kelso et al., 1979 ; Schöner & Kelso, 1988), les coordinations posturales (e.g. Balasubramaniam & Wing, 2002 ; Bardy et al., 1999, 2002 ; Oullier et al., 2006), interpersonnelles (e.g. Schmidt et al., 1990 ; Oullier et al., 2003a ; Temprado et al., 2003 ; Richardson et al., 2005), locomotrices humaines (e.g. Diedrich & Warren, 1995, 1998), animales (e.g. Schöner et al., 1990), homme-animal (e.g. Lagarde et al., 2005), ou encore les coordinations sensorimotrices entre un individu et son environnement unimodal (e.g. Balasubramaniam et al., 2004 ; Bardy et al., 2002 ; Engström et al., 1996 ; Kelso et al., 1990) et multimodal (e.g. Lagarde & Kelso, 2006), ont permis de mieux comprendre la motricité et la cognition humaine³.

En analysant la persistance d'un comportement (ou patron comportemental) donné face aux changements environnementaux (i.e. sa *stabilité*) et sa capacité à s'ajuster aux changements (son *adaptabilité*), ces études ont montré que l'émergence des comportements va être le fruit de l'interaction coopérative et/ou compétitive entre tous les éléments constituant le *système acteur-environnement* (Gibson, 1979)⁴. Une telle formation spontanée de patrons résulte d'un principe connu sous le terme d'*auto-organisation* (Haken, 1983 ; Kelso, 1995 ; Nicolis & Prigogine, 1971), le comportement humain possédant toutes les caractéristiques des *systèmes auto-organisés* (Kelso, 1995 ; Turvey, 1990).

Les système auto-organisés

Un système est dit auto-organisé si, laissé libre d'évoluer dans un environnement donné, il a tendance à devenir plus organisé qu'il ne l'était auparavant. Certes cela peut surprendre tant nous sommes spontanément portés à croire que, si un système n'est pas contrôlé volontairement, il va être totalement désorganisé (Atlan, 1979 ; Nicolis & Prigogine, 1989). De même, il peut nous sembler historiquement évident qu'un système hautement organisé ne le soit que grâce à l'intervention d'un tiers prescripteur et contrôleur, fut-il un homme, un ordinateur ou une instance divine⁵. Ce concept d'auto-organisation est plutôt déstabilisant tant il va à l'encontre de notre intuition et de notre culture du « *tout contrôlé, tout expliqué* », dont la métaphore cerveau-ordinateur évoquée précédemment est l'héritage direct (Cisek, 1999 ; Kelso, 1995).

Toutefois, parler d'auto-organisation, de comportement émergent ou encore d'adoption spontanée de patrons comportementaux ne signifie en aucun cas une négligence des causes des phénomènes observés. Bien au contraire. L'émergence comportementale sous-entend un grand nombre de causes qui interagissent avec les divers composants du système et dont la prise en compte et l'analyse sont indispensables (Kelso, 1995). Les propriétés d'auto-organisation sont le fruit des interactions entre les multiples composants du système acteur-environnement à différents niveaux d'observation (ou d'analyse) allant du neurone au mouvement en passant par la cognition.

Une des caractéristiques des systèmes auto-organisé est leur *adaptabilité* dans le sens où ils ne répondent pas de manière passive aux contraintes environnementales comme le ferait

³ Pour une présentation didactique en français se reporter à Temprado & Montagne (2001)

⁴ Le principe sous-tendant cette notion de « système acteur-environnement » implique que pour comprendre le comportement humain, l'on ne peut en aucun cas se permettre de faire fi de l'environnement dans lequel il évolue. Comme l'a écrit William Mace (1982) : « ne demandez pas ce qui se trouve dans votre tête mais ce dans quoi votre tête se trouve » (« Ask not what's inside your head but what your head's inside of », traduction des auteurs).

⁵ Cette dernière option restant une des plus répandues dans nos sociétés.

une balle qui roule le long d'une pente. L'adaptabilité permet aux systèmes auto-organisés de « tourner » n'importe qu'elle situation à leur avantage : ils vont, par exemple, adopter sans que cela ne soit prescrit par un quelconque contrôleur central, le comportement qui sera le moins coûteux et/ou le plus efficient face à un régime de contraintes donné (Waldrop, 1992).

La dynamique des coordinations sensorimotrices

Les premiers travaux utilisant une telle approche dans l'étude des coordinations motrices remontent au tout début des années 80 (Kelso, 1981, 1984 ; Kelso et al., 1979, 1980). Ces études pionnières ont utilisé la théorie des systèmes dynamiques non linéaires comme cadre de référence pour l'étude des coordinations bimanuelles rythmiques. Elles ont contribué à une meilleure compréhension du rôle de la dynamique intrinsèque d'un système dans l'émergence de patrons comportementaux sensorimoteurs spontanés préférentiels. Ces patrons se caractérisent notamment par le recrutement d'un nombre de degrés de liberté réduit ainsi que par des changements de niveau de stabilité (Kelso, 1991). Dans cette perspective, le comportement de chaque système peut être résumé par la valeur d'une variable dite collective appelée le *paramètre d'ordre*.

Dans la plupart des études utilisant ce cadre théorique et expérimental, le paramètre d'ordre le plus couramment analysé s'est révélé être la *phase relative* entre les éléments coordonnés (ou à coordonner) du système⁶. La phase relative est une variable qui compresse plusieurs informations ou degrés de liberté (notamment l'information relative à la position et la vitesse de chaque composant) en une seule valeur, capturant, et par là même résumant, instantanément l'état organisationnel du système étudié.

Si l'on prend l'exemple de la locomotion animale, la phase relative permet d'exprimer les relations spatio-temporelles entre les déplacements des membres du cheval et donc de caractériser le patron locomoteur adopté (e.g. le pas, le trot ou le galop, etc ; Lagarde et al., 2005 ; Schöner et al., 1990). Le mouvement de chacun des quatre membres est décrit par une *phase*, définie en fonction de la position et de la vitesse du membre dans le cycle de locomotion.

L'étude de la dynamique d'un système peut alors se focaliser sur l'évolution du paramètre d'ordre au cours du temps, notamment lorsque celui-ci est confronté à un ensemble donné de contraintes, intéressantes aux yeux de l'expérimentateur, car susceptibles de modifier la stabilité du système étudié (Kelso, 1995). On parle de *paramètre de contrôle* pour désigner la variable indépendante aspécifique manipulée par l'expérimentateur et dont le changement quantitatif entraînera un changement qualitatif du paramètre d'ordre. Ces paramètres de contrôle ne sont donc pas spécifiques, dans le sens où ils n'agissent en aucun cas comme prescripteur ou entité contrôlant l'émergence des patrons. Lorsqu'un patron de coordination perd sa stabilité –au profit d'un autre patron sous l'effet d'une variation d'un paramètre de contrôle– le système peut spontanément changer de comportement. Ce phénomène est appelé *transition de phase* (ou *bifurcation*), vers un patron de coordination plus stable. Plus simplement, quand les conditions deviennent trop contraignantes, le système va spontanément adopter un patron de coordination plus stable. C'est le cas notamment lors du passage abrupt de la marche à la course (sans passer par un patron intermédiaire) alors que la vitesse d'un tapis roulant (le paramètre de contrôle) sur lequel le sujet se déplace est augmentée (Diedrich & Warren, 1995)⁷.

⁶ La phase relative est la différence entre les phases (de chacun des composants), définies sur le cercle trigonométrique entre 0 et 360 degrés (ou entre 0 et 2π radians). Après chaque réalisation d'un cycle complet d'oscillation, l'effecteur et/ou la stimulation considérés voient leur phase augmenter de 360 degrés. Tout comme les phases individuelles, la phase relative est elle aussi définie sur l'intervalle de 0 à 360 degrés. On parlera alors de patron de coordination lorsque la phase relative sera stationnaire sur une certaine échelle de temps.

⁷ A propos de l'exemple sur les transitions marche-course, il est intéressant de constater que le passage abrupt de la marche à la course et celui tout aussi abrupt de la course à la marche ne surviennent pas à la même valeur de la vitesse de locomotion (le paramètre de contrôle). Ce phénomène est appelé « hysteresis ». Il illustre la sensibilité du système vis-à-vis de son histoire (notamment des conditions initiales), et précisément sa propension à rester le plus longtemps possible dans le patron comportemental déjà établi, retardant par là même spontanément la transition vers un état plus stable (Nicolis & Prigogine, 1977). L'hysteresis est une propriété essentielle des systèmes auto-organisés. La présence d'hysteresis dans les transitions marche-course et course-marche (Diedrich & Warren, 1995) plaide contre l'hypothèse d'un programme moteur (Keele, 1968) 'marche' qui

C'est à travers ces transitions de phase que s'expriment les propriétés d'auto-organisation d'un système et que peuvent être découverts le ou les paramètres d'ordre qui résument le niveau macroscopique de la dynamique de ce même système.

Ce(s) paramètre(s) d'ordre capture(nt) de manière opérationnelle les patrons comportementaux spatio-temporels et leurs changements. Il est important de préciser que le paramètre d'ordre existe dans l'espace des phases, i.e. l'espace dans lequel sont définis les différents patrons qui peuvent être adoptés par le système, et, qu'en l'état de nos connaissances, pour les systèmes biologiques considérés, il ne peut être déterminé qu'empiriquement⁸.

Le rôle clef de la symétrie

Des recherches développées ces quinze dernières années ont mis en évidence que ces patrons de coordination effectivement observés dans la coordination biologique sont fortement déterminés par la symétrie présente dans le système (de Guzman, 2004). Cette perspective, par ailleurs transversale à de nombreux domaines scientifiques, est notamment abordée à l'aide de la théorie mathématique des groupes de symétries (pour une illustration dans les coordinations biologiques voir Schöner et al., 1990).

Prenons l'exemple de la coordination locomotrice motrice animale, le rôle de la symétrie y est démontré en deux étapes. Tout d'abord, à l'aide de la théorie des *groupes de symétrie*, on classe les patrons de locomotion empiriquement observés. Un groupe de symétrie est un ensemble de transformations (ex. : permutations, réflexions, translations, rotations), formellement représentées par des opérations. Un patron de locomotion est dit symétrique pour un groupe donné s'il demeure inchangé après application des transformations qui constituent ce groupe. Dans le cas exemplaire de la locomotion des quadrupèdes, un groupe de symétrie très important inclut la permutation entre membres antérieurs et postérieurs, et la permutation entre membres de gauche et membres de droite (Schöner et al., 1990). A travers ces transformations, les principaux patrons de locomotion demeurent inchangés : le pas, le trot, et le galop. Ces trois patrons appartiennent donc au même groupe de symétrie.

La seconde étape s'attache à imposer les contraintes de symétrie à la dynamique de la locomotion proprement dite, qui peut se réduire à la dynamique des phases relatives entre les effecteurs (comme par exemple la phase relative entre les membres antérieurs), telles que définies précédemment. Le but, à ce stade, est d'obtenir les équations différentielles les plus simples qui ont comme solutions stables les trois patrons locomoteurs principaux des quadrupèdes : le pas, le trot et le galop. Pour ce faire il s'agit de trouver les équations qui restent invariantes lorsqu'on applique les transformations du groupe de symétrie identifié dans la première étape.

Marquons une courte pause pour préciser, que depuis Newton, les équations différentielles constituent un des outils essentiels pour l'étude de la dynamique des phénomènes naturels, les coordinations sensorimotrices ne font pas exception. Ces équations expriment l'évolution temporelle d'une variable (comme la phase de la trajectoire d'un membre, ou la phase relative entre deux membres) comme une fonction de l'état instantané de cette même variable, ainsi que de plusieurs paramètres, définissant un système dynamique. De

serait « utilisé » jusqu'à une certaine vitesse limite et un programme moteur 'course' que l'on solliciterait une fois cette limite passée puisque pour une même valeur de la vitesse de locomotion le système est bi-stable. Cette bi-stabilité signifie, que l'un ou l'autre des modes locomoteurs est adopté en fonction de la directionnalité du changement : course vers marche ou marche vers course.

⁸ *Contrairement à une idée reçue, et appliquée bien trop souvent en sciences du mouvement humain, le paramètre d'ordre n'est pas choisi par l'expérimentateur. Il doit empiriquement s'imposer à lui car il émerge au voisinage de la transition de phase, i.e. quand la perte de stabilité du système étudié donne lieu à des patrons comportementaux différents et/ou au passage abrupt d'un patron à un autre. Le paramètre d'ordre peut exister loin de la transition mais il est alors plus difficile à identifier. Ceci n'empêche toutefois pas l'expérimentateur de jouer d'intuition pour sa mise au jour, notamment en trouvant les bons paramètres expérimentaux dont les variations permettront d'engendrer des transitions de phases.*

façon cruciale dans le cas de la coordination, l'évolution temporelle d'une variable est aussi fonction des interactions avec les autres variables retenues dans la modélisation. Ainsi, dans le contexte de la locomotion, il est naturel de prendre en compte les couplages (avec les autres membres) dans l'analyse de l'évolution de la phase de la trajectoire de chaque membre. Un patron comportemental stable requiert dès lors nécessairement des valeurs de la variable et des paramètres pour lesquelles son évolution temporelle (sa dérivée temporelle) est nulle, autrement dit une absence de changement de la variable quand le temps s'écoule⁹. En toute généralité cette stabilité peut se comprendre comme la résistance aux perturbations, notamment au bruit inhérent aux systèmes biologiques et, dans un sens statistique, comme la stationnarité d'un patron de coordination. Ajoutons que pour les équations différentielles non linéaires qui nous intéressent, c'est la variation des paramètres de contrôle qui entraîne des changements soudains du paramètre d'ordre (bifurcations ou transitions de phase) quand une valeur critique du (des) paramètre(s) est atteinte. En résumé, la symétrie établie par une analyse des patrons locomoteurs empiriquement observés guide le choix des équations d'évolution.

Dernier point important, les équations ainsi obtenues peuvent donner lieu à des solutions stationnaires supplémentaires, qui n'appartiennent pas au même groupe de symétrie, et sont dites « moins symétriques ». Quand les opérateurs du groupe de symétrie sont appliqués à une de ces solutions, au moins un patron nouveau apparaît, dynamiquement équivalent (i.e. de stabilité équivalente). Ce phénomène est dénommé *dégénérescence* par les physiciens (Edelman & Gally, 2001), et constitue un exemple rudimentaire de *multi-stabilité*. Cette multi-stabilité peut être définie comme la possibilité d'adopter un parmi plusieurs patrons de coordination pour des valeurs de paramètres qui ne varient pas (Lagarde et al., 2006 ; Schöner et al., 1990). Rappelons que la multi-stabilité confère des caractéristiques très importantes, un même système pouvant adopter plusieurs comportements sans qu'il ne soit fait appel à un changement structurel de ce même système. Précisons de plus qu'un autre type de multi-stabilité caractéristique des coordinations biologiques trouve son origine non pas dans des propriétés de symétrie mais dans la non linéarité des systèmes considérés, notamment localisée au niveau des couplages entre éléments constitutifs (Haken et al., 1985).

La symétrie est donc un aspect fondamental qui détermine fortement les comportements des systèmes dynamiques (e.g. Amazeen et al., 2004 ; Stewart & Golubitsky, 1992). A un autre niveau, les propriétés de symétrie ont été employées dans l'étude des réseaux de neurones spinaux responsables de la génération des oscillations des membres, mis à jour par les biologistes, dénommés patrons générateurs centraux (connus par l'acronyme CPG, formé d'après l'anglais : *Central Pattern Generators* ; Grillner, 1985, 2003). On fait l'hypothèse que les CPG sont les centres de contrôle de la locomotion des insectes ou des mammifères, et qu'ils sont composés par des « unités », sous-ensembles de neurones, capables de générer de façon autonome un signal périodique, ce dernier point étant inspiré par de nombreux résultats expérimentaux (Grillner, 1985, 2003). Les mouvements cycliques des membres seraient alors produits par l'activité de telles unités indépendantes contrôlant muscles fléchisseurs et extenseurs autour d'une articulation. C'est au moyen des couplages (interactions synaptiques) entre unités, qu'un CPG contrôlerait la coordination de plusieurs membres, tel qu'on l'observe pour la locomotion. Des mathématiciens utilisant la théorie des groupes de symétrie ont proposé une architecture de CPG, c'est-à-dire un nombre d'unités assorties d'une organisation des couplages ou interactions, qui permet à elle seule de générer l'essentiel des patrons locomoteurs observés, en partant d'hypothèses minimales et ceci de façon très robuste car les spécificités des unités n'ont pas à être prise en compte (Golubitsky et al., 1999 ; Stewart &

⁹ D'autres conditions, dont l'exposé dépasse l'objet de cet article, sont néanmoins requises pour assurer la stabilité de la solution d'une équation différentielle ou d'un patron de coordination (voir Strogatz (2000) pour une présentation).

Golubitsky, 1992)¹⁰. Retenons que la symétrie, qui est encore loin d'avoir livré tous ses secrets, constitue un déterminant prépondérant des relations spatio-temporelles produites par un système dynamique.

Auto-organisation et métastabilité cérébrale

Certes la question de la symétrie est primordiale dans l'étude des coordinations sensorimotrice, et son application au niveau spinal est un premier pas vers les compréhension des liens complexes et non linéaires entre comportement moteur et activité cérébrale. Toutefois, il n'en reste pas moins que la question des relations mouvement- cerveau est toujours en suspens.

De manière empirique, il a été établi que la base biologique du comportement et de la cognition n'est pas seulement distribuée de manière globale dans des régions précises du cerveau (Bressler, 2003 ; Kelso & Engstrøm, 2006). La recherche en neurosciences a montré que le fonctionnement en réseau du cerveau était lui aussi sous-tendu par les principes d'auto-organisation et des groupes de symétrie tant au niveau des neurotransmetteurs que celui des neurones et des populations de neurones (e.g. Bressler & Kelso, 2001 ; Fuchs et al., 1992 ; Kelso et al., 1992 ; Schöner & Kelso, 1988 ; Varela et al., 2001).

De fait, les coordinations sensorimotrices nécessitent des activités intégratives des aires corticales et sous corticales. Ceci est rendu possible par la capacité des différentes aires impliquées à s'influencer mutuellement afin d'atteindre un état fonctionnel commun : une stabilisation des principaux paramètres de leurs activités (Fingelkurts & Fingelkurts, 2001). Toutefois, il est nécessaire de constater que chaque aire corticale considérée comme spécialisée joue un rôle unique en exprimant sa propre forme d'information, et, de manière concomitante, son fonctionnement est largement contraint par les interactions qu'elle entretient avec les aires auxquelles elle est connectée de manière fonctionnelle (Bressler, 2003). Ce principe de fonctionnement est appelé *métastabilité* du cerveau (Bressler & Kelso, 2001 ; Edelman, 2003, 2004 ; Fingelkurts & Fingelkurts, 2004 ; Friston, 1997 ; Kelso, 1991, 1995 ; Lagarde & Kelso, 2006 ; Oullier & Kelso, 2006 ; Varela et al., 2001)¹¹.

La métastabilité est une nouvelle conception du fonctionnement du cerveau, où les parties individuelles montrent des tendances au fonctionnement autonome (*ségrégation*) en même temps que sont observées des tendances au fonctionnement coordonné (*intégration*) ; Bressler, 2003 ; Bressler & Kelso, 2001 ; Kelso, 1991, 1995 ; Oullier & Kelso, 2006). Cette métastabilité (quand les degrés de liberté du système sont restreints) est circonstancielle dans le but de pouvoir générer un comportement adaptatif dans des environnements qui sont changeants donc difficile à prédire. En synchronisant les micro-états stables de ces variables microscopiques durant une période donnée, les systèmes neuronaux ont la possibilité d'échanger de l'information de manière interactive à propos des variables collectives –comme les paramètres d'ordre– qui sont essentielles. La synchronisation des activités cérébrales, qui se déroule dans différentes aires est un mécanisme d'intégration de circuits locaux dans une structure anatomique à plus grande échelle qui est cruciale pour le *calcul* neuronal (Fingelkurts & Fingelkurts, 2004). C'est pourquoi, le codage temporel est proposé sur la base d'une synchronisation sélective des réponse neuronales (Abeles, 1982 ; Engel et al., 1992 ; von der

¹⁰ On pourrait objecter que la symétrie des systèmes biologiques n'est qu'approximative ; cependant il s'avère que des systèmes presque symétriques ressemblent beaucoup plus aux systèmes symétriques qu'aux systèmes génériquement non symétriques (Stewart & Golubitsky, 1992).

¹¹ Comme le font très judicieusement remarquer Fingelkurts et Fingelkurts (2004), il n'aura pas échappé au lecteur avisé que ce principe de métastabilité n'est pas sans rappeler les principes de la synergetique introduits par Hermann Haken (Haken, 1977, 1983). La synergetique a pour but de compresser un nombre de degrés de libertés effectifs d'un système complexe en quelques paramètres d'ordre ou variables collectives qui permettent de décrire la dynamique du système à grande échelle (Haken, 1983). La métastabilité étend cette notion de synergetique aux situations pour lesquelles il n'y a pas d'états stables ou d'états instables mais uniquement des tendances qui coexistent (Kelso, 2002). La métastabilité se réfère de manière explicite à des processus transitoires, non stationnaires et diffère donc de la synergetique à ce niveau (Fingelkurts & Fingelkurts, 2004).

Malsburg, 1995). Un nombre désormais significatif d'études, ayant utilisé une méthode possédant une résolution permettant d'enregistrer l'activité d'un seul neurone cortical, ont montré le rôle de la synchronisation dans le groupement visuel et la ségrégation, tout comme dans le liage des réponses sensorielles et motrices. Toutefois, le fonctionnement du cerveau ne peut être expliqué dans sa globalité seulement à partir de données issues de l'enregistrement de neurones pris individuellement et forcément isolément ou comme sous partie/composante d'un réseau local (Fingelkurts & Fingelkurts, 2004). Même dans le cas des modèles de réseaux de neurones qui prennent en compte le principe d'auto-organisation, l'accent est trop souvent mis sur les propriétés des sous parties du système, que les connexions s'étendent entre des unités du réseau, des neurones individuels, ou au niveau du génome (Skarda & Freeman, 1990). Le mécanisme physiologique le plus plausible sous-tendant la synchronisation devrait coordonner l'activité de multiples ensembles neuronaux plutôt que des neurones isolés (John, 2001). Ces ensembles doivent être contrôlés à la fois au niveau local (i.e. au niveau de l'aire corticale) et à une plus grande échelle à travers les aires (Tononi et al., 1994, 1998). Finalement, ce mécanisme de synchronisation doit pouvoir permettre des variations spontanées du degré de coordination au fur et à mesure que le système évolue dans le temps (Fingelkurts & Fingelkurts, 2004).

Dans le cadre conceptuel, théorique et méthodologique dit des *systèmes dynamiques*, à l'heure actuelle, les deux techniques qui permettent le mieux d'étudier ces phénomènes de synchronisation à grande échelle sont l'EEG et la MEG, offrant une possibilité d'échelle temporelle commune dans les méthodes d'analyse cérébrales et cinématiques. La mise au jour des signatures de l'auto-organisation à deux niveaux d'analyses différents (cinématique et cortical) motive la compréhension des interactions entre composants et comportement. La dimensionnalité très faible se manifestant au voisinage de la transition de phase offre un locus privilégié d'exploration de la dynamique (changement et stabilité) du système nerveux central. Ainsi, les liens entre dynamiques comportementale et cérébrale peuvent être appréhendés au sein d'un cadre expérimental et théorique unifié.

Afin d'illustrer cette perspective, nous présenterons dans la suite de cet article une revue de travaux dont le but est la compréhension des signatures comportementales et cérébrales qui sous-tendent la réalisation de deux modes de coordination sensorimotrice rythmique : la synchronisation et la syncopation.

2. Avec le temps ... contre le temps

La *synchronisation* consiste à effectuer une série de mouvements « en rythme » (ou en coïncidence) sur chaque événement d'une stimulation externe. Si, par exemple, cette stimulation est un métronome, il s'agira de battre la mesure sur chaque pulsation. Ainsi, la phase relative entre les mouvements du doigt et les pulsations du métronome est proche de 0°. La synchronisation est un mode de coordination relativement aisé à réaliser dans la mesure où elle ne demande en général que très peu d'efforts et ne nécessite que très peu de cycles pour s'établir (Frasse, 1966). Un indicateur simple de ce faible coût est notre propension à spontanément nous synchroniser avec le tempo d'une musique, d'une conversation, avec les mouvements d'un objet mobile dans notre environnement ou avec ceux d'une autre personne (Barsalou et al., 2003 ; McGarva & Warner, 2003 ; Néda et al., 2000 ; Oullier et al., 2004b ; Stoffregen, 1985)¹².

¹² Il est d'ailleurs intéressant de constater que ce phénomène de synchronisation spontanée existe aussi bien dans des systèmes biologiques que non biologiques, qu'il s'agisse de deux pendules qui oscillent spontanément en phase (Bennett et al., 2002 ; Hugenii, 1667), de luxioles qui clignotent ensemble (Winfrey, 1967), d'une audience qui applaudit à l'unisson (Néda et al., 2000) ou de nourissons qui synchronisent spontanément leurs mouvements avec le rythme de parole de leur mère (Condon & Sandler, 1974). Pour une revue exhaustive se reporter à l'ouvrage

Il va de soi que les personnes se réclamant comme « n'ayant pas le sens du rythme » seront en désaccord avec notre assertion relative à l'aisance avec laquelle les être humains se synchronisent. Toutefois, si nous prenons le parti de parler de relative simplicité de la synchronisation, c'est à la lumière de la difficulté plus évidente, même chez les musiciens confirmés, qui se pose aux personnes voulant réaliser le mode de coordination syncopé. La *syncopation* nécessite, en effet, la réalisation d'un mouvement entre deux événements. La phase relative entre les mouvements et le stimulus externe sera, pour ce patron syncopé, proche de 180°.

Ce qui, en apparence n'est qu'une synchronisation décalée d'un demi cycle dans le temps s'avère bien plus complexe, tant au niveau de sa réalisation qu'au niveau de l'activité du cerveau qui y est associée. En effet, pour exécuter correctement un mode de coordination syncopé, il convient, en théorie, de réagir à une stimulation mais il faut aussi anticiper la suivante. Ces actions se font parallèlement à la sollicitation de la mémoire de travail pour se souvenir de la durée de l'intervalle entre deux stimulation consécutives et arriver, au final, à exécuter un mouvement à la moitié de cet intervalle. C'est pourquoi l'hypothèse est faite que la syncopation est sous-tendue par une organisation cycle par cycle (Engstrøm et al., 1996 ; Mayville et al., 2002). Ces deux patrons de relation/coordination entre un mouvement et un stimulus externe sont les deux patrons stables exécutés à basse fréquence, i.e. à une fréquence inférieure à 2 Hz (Kelso et al., 1990).

Ce sont ces différences entre mécanismes comportementaux et cérébraux associés à la synchronisation et la syncopation qui font l'objet du présent article. Mais, notre contribution ayant pour objet de proposer une revue de littérature sur les coordinations rythmiques, nous ne pouvons –et ne voudrions– en aucun cas faire l'économie d'un retour en arrière d'un demi-siècle qui nous aurait fait passer sous silence l'origine de ces études. En effet, les travaux sur les coordinations rythmiques n'ont pas attendu l'avènement des techniques de neuro-imagerie pour proposer une modélisation comportementale de l'humain réalisant une tâche de coordination sensorimotrice rythmique avec un événement externe. En 1982, le chercheur français Paul Fraisse qui, depuis les années 50, avait développé une ligne de recherche pionnière notamment sur le rythme et le tempo écrivait : « *Tous les rythmes que nous percevons sont des rythmes qui résultent de l'activité humaine* ».

Un des aspects les plus intéressants mis au jour par les travaux de Fraisse est le fait que les deux modes de coordination, synchronisation et syncopation, ne peuvent être exécutés de manière satisfaisante que pour un certain intervalle de fréquences. A trop basse fréquence (i.e. inférieures à 0.75 Hz), se synchroniser avec un métronome relève plus d'une tâche discrète de réaction à un stimulus externe que d'une coordination rythmique *per se* (Engstrøm et al., 1996). Il en va de même pour la syncopation. Plus intéressante encore est l'observation qui a été faite de la possibilité de maintenir un mode synchronisé jusqu'à 4 Hz, en moyenne. A l'inverse, au-delà de 2 Hz, il est très rare de pouvoir maintenir la syncopation. Une analyse attentive des patrons de coordinations révèle de manière consistante que, même à basse fréquence, la variabilité de la phase relative entre le mouvement et la stimulation est supérieure pour le patron syncopé en comparaison du patron synchronisé.

Au niveau comportemental, cette différence de variabilité de la phase relative entre les mouvements et les pulsations du métronome traduit la différence de stabilité qui existe entre les deux patrons de coordination. En résulte une transition de phase spontanée de la syncopation vers la synchronisation lorsque les mouvements sont effectués à une fréquence supérieure à un seuil de 2 Hz (Engstrøm et al., 1996 ; Fraisse, 1982 ; Fraisse & Ehrlich, 1955 ;

de Strogatz (2003) et à ceux de Kuramoto (1984) et de Pikovsky et collaborateurs (2001) pour une formalisation mathématique de ce phénomène de synchronisation spontanée.

Kelso et al., 1990)¹³. Ce phénomène est illustré par les Figure 1.A, B et C, où l'on distingue clairement sur les enregistrements de la trajectoire du doigt et des pulsations du métronome, un passage du mode syncopé au mode synchronisé (respectivement zone verte et zone rouge).

Se pose alors la question de l'origine de cette différence de stabilité. Une première hypothèse propose qu'elle serait en partie due au coût attentionnel supplémentaire nécessaire pour syncoper (Temprado, 2004). Comme nous l'avons précédemment évoqué, Engström et collaborateurs (1996) ont défendu la thèse que la syncopation était organisée cycle par cycle. De fait cette coordination sensorimotrice nécessiterait plus d'attention pour être réalisée que la synchronisation. Cette demande additionnelle peut être illustrée de manière expérimentale par la difficulté à réaliser une tâche secondaire tout en syncopant (Temprado et al., 1999).

Si Fraise (Fraise, 1982 ; Fraise & Ehrlich 1955) a été le premier à rapporter ce phénomène, ce sont Kelso et collaborateurs (1990) qui ont proposé au sein d'une théorie générale des coordinations biologiques, la première formalisation mathématique des transitions de phase de la syncopation vers synchronisation. Ils ont notamment montré que le système explore fonctionnellement les différents patrons qu'il peut adopter lorsqu'il se rapproche de la zone de transition. Dans cette zone de transition, le système peut potentiellement adopter soit la synchronisation soit la syncopation. Il est multi-stable. Cette *multi-stabilité* du système est assortie (lors de l'échange de stabilité entre les patrons de coordination) d'un phénomène désigné sous le terme de *fluctuations critiques* du paramètre d'ordre (la phase relative métronome-mouvement du doigt ; cf. Figure 1.A). Ces fluctuations critiques s'expriment sous la forme d'une amplification de la variabilité du paramètre d'ordre (Kelso et al., 1986)¹⁴ face à la contrainte que constitue l'augmentation du paramètre de contrôle (la fréquence de mouvement). Ces fluctuations critiques, qui constituent une notion fondamentale dans la théorie des transitions de phases loin de l'équilibre (Haken, 1977, 1983), sont partie prenante dans les variations comportementales observées, elles augurent en particulier de l'imminence de la transition de phase.

Si depuis Fraise et Ehrlich (1995) et la formalisation de Kelso et collaborateurs (1990), il existe une littérature comportementale pléthorique sur la synchronisation et la syncopation, la description fine qui en a été faite, est toujours accompagnée d'hypothèses relatives au fonctionnement du système nerveux central sous-jacent. Il a fallu attendre 1992 pour voir apparaître la première étude montrant l'existence de transitions de phases dans le cerveau (Fuchs et al., 1992).

¹³ Il est intéressant de noter que si l'on observe une transition spontanée de la syncopation à la synchronisation lorsque la fréquence de mouvement augmente et dépasse 2 Hz, dans le cas inverse où la fréquence diminuerait on n'observe pas de transition de la synchronisation vers la syncopation. En cela la dynamique des coordinations entre un membre et une stimulation environnementale diffère des coordinations locomotrices et notamment des transitions marche-course et course-marche illustrée par Diedrich et Warren (1995). Cette observation illustre, une nouvelle fois, les limites du concept de programme moteur –généralisé ou non (Keele, 1968 ; Schmidt, 1982).

¹⁴ Les fluctuations permettent de connaître le degré de stabilité du système, voire d'adopter de nouveaux patrons comportementaux. Elles sont en quelque sorte une source « positive » de bruit présente dans le système puisqu'elles aident à l'exploration des différents états disponibles. Il ne s'agit donc pas uniquement de bruit inutile et néfaste mais de bruit qui participe à une fonction adaptative, : le changement de patron, ainsi que d'une source potentielle d'information. En effet, si le niveau de bruit est trop faible pour faire apparaître de nouveaux états, il ne sert à rien. Au voisinage de la transition de phase, la stabilité du patron diminue de façon drastique (exponentielle) et les fluctuations deviennent critiques puisqu'elles participent à cette même transition.

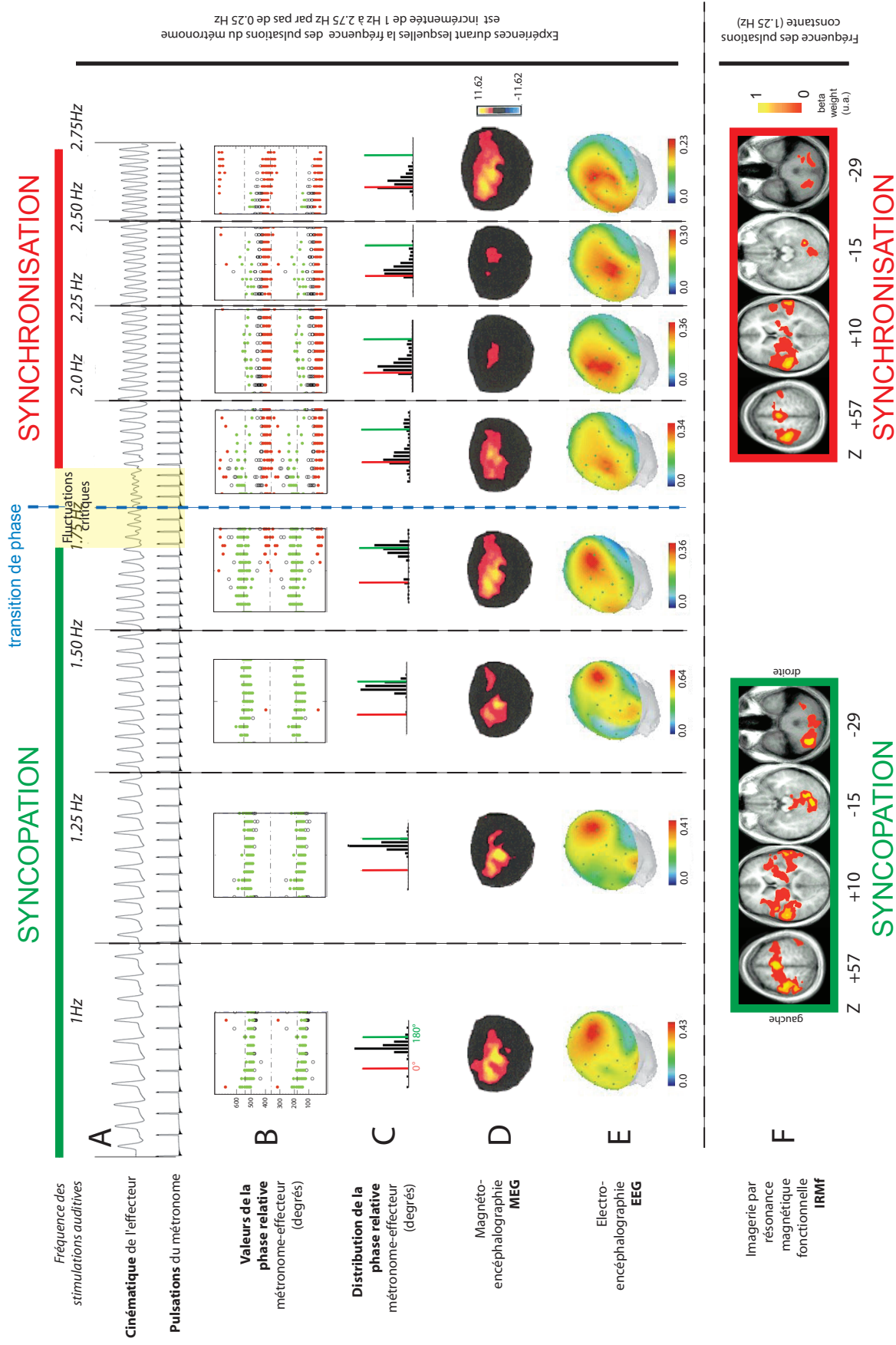


Figure 1. Transition de phase de la syncopation à la synchronisation : dynamiques spatio-temporelles comportementale et cérébrale.
 Dans les exemples choisis, la fréquence de mouvement imposée par le métronome est soit constante à 1.25 Hz (F) soit incrémentée tous les 10 cycles de 0.25 Hz, depuis 1 jusqu'à 2.75 Hz (A-E). Cette figure propose donc, à travers les résultats de quatre études menées au sein de notre groupe, d'illustrer la transition de phase entre le patron de coordination synchronisé et le patron syncopé grâce à différents types de variables comportementales et cérébrales. Il convient toutefois de noter que, d'une étude à l'autre, les méthodes d'investigation et la population de sujets diffèrent. (A) Trajectoire individuelle du mouvement du doigt (haut) et pulsations du métronome au cours du temps (bas). (B) Représentation des valeurs de phase relative, exprimées en degrés) métronome-effecteur par palier de fréquence pour l'ensemble des sujets. Les valeurs en vert sont celles sinuées autour de 180° (patron) syncopé, celles en rouge sont proches de 0° (patron synchronisé). (C) Distribution des valeurs de phase relative métronome-effecteur pour l'ensemble des sujets. Les lignes rouge et verte représentent respectivement la synchronisation et la syncopation (d'après Fuchs et al., 2000b). (D) Cartes topographiques obtenues par MEG (magnéto-encéphalographie) dans la bande de fréquences hautes bêta (20-30 Hz) représentant la moyenne par sujet et par palier de fréquence (d'après Maille et al., 2001). (E) Patrons topographiques EEG (électro-encéphalographie) obtenus d'après la moyenne des patrons de tous les sujets pour chaque palier de fréquence (d'après Maille et al., 1999). (F) Coupes horizontales représentant les moyennes paramétriques d'activation significatives obtenues à l'aide de l'IRMf pour l'activité cérébrale sous-tendant chacun des deux patrons de coordination lorsque cette activité est comparée avec celle au repos. Les valeurs de Z correspondent aux coordonnées de chaque coupe dans le plan vertical de l'espace de Talairach (Talairach & Tournoux, 1988) (d'après Oulter et al., 2005).

3. (in)Stabilité et transitions de phase dans l'activité électro-magnétique du cerveau

Comme nous l'avons précédemment évoqué, le cerveau humain répond à tous les critères qui définissent un système complexe. Il est composé au total de 100 milliards de neurones, le cortex en contenant à lui seul quelques 30 milliards, et 1 millions de milliards de synapses, ces synapses chimiques engageant 50 types de neurotransmetteurs. La dynamique corticale peut manifester une activité localisée synchronisée de plusieurs dizaines de milliers de neurones pyramidaux excitateurs et d'inter-neurones inhibiteurs, fortement interconnectés sur une échelle spatiale de 1 à 3 cm centimètres. En même temps, elle se caractérise par des interactions de plus longue distance (10-15 cm) mettant en relation des populations de neurones locales et ainsi les unifiant en un vaste réseau au moyen de voies axonales dans la substance blanche (Bressler & Kelso, 2001 ; Varela et al., 2001).

La connectivité du cerveau est spatialement hétérogène, un ensemble de neurones, ou autrement dit une aire donnée, est fortement connecté localement et de façon homogène. Cette « connectivité locale » décroît avec la distance de façon exponentielle. Fréquemment ce même ensemble est connecté au moyen de projections hétérogènes à une autre aire située à une distance relativement grande, ce qui en fait un système radicalement différent de la très grande majorité des autres systèmes rencontrés dans la nature et dont la connectivité est invariante spatialement (Jirsa & Kelso, 2000). On observe en son sein des relations réciproques telles que les projections cortico-corticales, mais aussi cerebello-thalamiques ou encore cortico-thalamiques, excitatrices et inhibitrices, auxquelles un rôle fondamental est attribué dans la génération des rythmes corticaux qui font actuellement l'objet d'intenses recherches (e.g. Brovelli et al., 2004 ; Lopes da Silva, 1991 ; Nunez et al., 2001 ; Schnitzler & Gross, 2005 ; Tallon Baudry et al., 2001).

La dynamique de l'activité corticale et sa métastabilité se caractérisent ainsi par des phénomènes d'intégration et de ségrégation, qui, respectivement, trouvent leur origine dans les interactions globales et les différences entre les dynamiques intrinsèques propres à chaque activité locale, et s'établissent à des échelles spatiales et temporelles multiples. La présence complémentaire des tendances de ségrégation (ou divergences) et d'intégration (ou convergence) qui définit la métastabilité, est une condition suffisante pour la création d'un riche répertoire de patrons spatiotemporels (Kelso & Engstrøm, 2006).

Dans cette partie nous allons présenter un ensemble de travaux permettant d'envisager la question suivante sous un éclairage nouveau : *dans quelle mesure peut-on faire correspondre les dynamiques cérébrale et comportementale dans des tâches sensorimotrices de synchronisation et de syncopation ?*

Tout d'abord il convient de décrire l'activité corticale à une échelle temporelle concomitante avec la transition de phase observée au niveau comportemental, cette première étape permettant d'entrevoir une mise en relation des dynamiques comportementale et corticale (Fuchs et al., 1992 ; Kelso et al., 1992). L'approche expérimentale adoptée consiste à reproduire la transition de phase qui conduit de la syncopation à la synchronisation en variant la fréquence des stimuli auditifs de 1 à 3 Hz par paliers de 0.25 Hz, i.e. une méthodologie expérimentale quasi-identique à celle employée par Kelso et collaborateurs (1990)¹⁵. Afin

¹⁵ Les conditions initiales sont spécifiées par des instructions communiquées aux sujets. On leur demande d'exécuter un des deux modes de coordination étudiés (la syncopation ou synchronisation), et de ne pas interrompre leur mouvement, même s'ils faisaient l'expérience d'un changement dans leur comportement. Il leur est demandé de ne pas résister s'ils sentent une tendance à adopter un nouveau mode de coordination, mais plutôt d'adopter alors le comportement qui leur paraît le plus confortable, tout en continuant de se coordonner avec les stimuli de telle sorte que la relation un cycle de mouvement pour un cycle de stimulation soit maintenue.

d'enregistrer l'activité du cerveau, les expérimentateurs ont utilisé la technique non invasive de la magnéto-encéphalographie (MEG)¹⁶.

Les résultats obtenus ont clairement mis en évidence une activité cohérente entre les deux niveaux d'analyses lors de l'exécution de la syncopation. Cette activité reflète l'établissement d'une organisation spatiotemporelle stable de l'activité électromagnétique corticale à basse fréquence de mouvement. Ensuite, alors que la fréquence des pulsations du métronome augmente, une déstabilisation de ce patron électromagnétique concomitante avec la déstabilisation comportementale observée aux alentours de 2 Hz apparaît. Cette déstabilisation est suivie d'une réorganisation de l'activité corticale donnant naissance à un nouveau patron spatiotemporel au moment où, au niveau cinématique la transition de phase de la syncopation à la synchronisation se produit. Depuis les travaux princeps de Fuchs et collaborateurs (1992), ce résultat a été répliqué de nombreuses fois notamment par Mayville et collaborateurs (2001 ; cf. Figure 1.D).

Une analyse en composantes principales¹⁷ a été utilisée pour identifier l'organisation spatiale dominante de l'activité mesurée par les 37 voies de MEG ainsi que son évolution temporelle. Il s'avère que le premier composant spatial capture 60% de la variance et que trois composants seulement permettent de rendre compte de 90% de l'activité corticale mesurée. Ce résultat démontre une nouvelle fois la forte cohérence globale de l'activité corticale¹⁸.

D'aucuns ont par la suite interprété ce premier composant très dominant dans l'organisation spatiotemporelle de l'activité électromagnétique du cerveau comme un *paramètre d'ordre*. Ce paramètre d'ordre est conçu comme le produit de la coopération des éléments microscopiques (e.g. les neurones), mais, en même temps, il gouvernerait le comportement du cortex dans son ensemble (Fuchs et al., 2000a ; Jirsa & Haken, 1996). Notons que la notion de patrons d'organisation globaux de l'activité corticale pouvant contraindre les activités plus locales se déroulant à des échelles plus réduites est aussi fermement défendue par d'autres auteurs (e.g. Nunez & Srinivasan, 2005).

À l'approche de la transition, plusieurs pics supplémentaires apparaissent dans le spectre du premier composant. Ils traduisent l'apparition d'une instabilité au niveau cortical (Figure 1.D ; entre 1.75 et 2Hz) qui est liée à celle observée dans la variabilité de la phase relative comportementale (fluctuations critiques ; Figure 1.A). Quand, à la suite de la transition de phase, la synchronisation est observée au niveau cinématique du comportement, le spectre des fréquences laisse à nouveau apparaître, au niveau cortical, un pic dominant correspondant, cette fois-ci, au double de la fréquence de la coordination.

La phase relative entre la phase de l'évolution temporelle du premier composant de l'activité corticale, extraite en prenant la phase du premier mode de Fourier, correspond à la fréquence des stimuli, et la phase des stimuli sont calculées. Cette phase relative est perturbée de façon temporaire à chaque augmentation de la fréquence au début d'un plateau puis relaxe vers une valeur stationnaire. À l'approche de la transition de phase, le *temps de relaxation*, i.e. le temps que met le système pour revenir à son état initial après avoir été perturbé augmente fortement. Ce phénomène confirme l'apparition d'une instabilité corticale qui n'est pas sans

¹⁶ Cette technique permet de mesurer les champs magnétiques accompagnant les courants électriques tangentiels à la surface du crâne produit par l'activation simultanée d'au moins 10 000 neurones dans un volume donnée de tissu cortical (Hamalainen et al., 1993). La direction du courant et celle du champ magnétique peuvent être obtenues au moyen de la règle dite « de la main droite », le pouce indiquant orientation et direction du courant et les autres doigts l'orientation et direction du champ magnétique. Les données étaient collectées à travers 37 voies positionnées au niveau des aires sensorimotrices controlatérales au mouvement et auditive gauche (cortex pariéto-temporal gauche, i.e. centré 2 cm postérieur à l'électrode C3 dans le système EEG standard 10-20).

¹⁷ Cette technique d'analyse des données est une décomposition en valeurs singulières aussi appelée décomposition de Karhunen-Loève. Elle consiste à trouver une base d'axes orthogonaux qui maximise la variance contenue dans les signaux neuromagnétiques, i.e. trouver les vecteurs qui pointent dans la direction de variance maximale (et les valeurs propres associées).

¹⁸ Il convient ici d'ajouter que l'orientation du premier composant n'est pas contrainte par l'orthogonalité propre à la décomposition utilisée, ce qui lui confère une certaine plausibilité neurophysiologique.

rappeler le *ralentissement critique* mis en évidence au niveau comportemental au voisinage de la transition, et qui constitue l'une des signatures des transitions dans les systèmes auto-organisés (Haken, 1977 ; Scholz et al., 1987). En indiquant que le système ralentit, on exprime le fait que la vitesse avec laquelle il retrouve son état initial (i.e. précédent la perturbation) diminue.

Cette première étude a tout d'abord mis en évidence une réorganisation de l'activité du cortex accompagnant la transition de phase observée au niveau comportemental (Fuchs et al., 1992). De plus, elle a permis d'identifier l'apparition d'une instabilité, qui de manière analogue aux phénomènes observés au niveau comportemental, conduit à un changement de patron spatiotemporel de l'activité électrique corticale.

Une couverture bien plus étendue de la surface crânienne a confirmé et approfondi les résultats de Fuchs et collaborateurs (1992) qui restent les premiers à avoir mis au jour une concomitance entre une transition de phase observée au niveau cinématique et une réorganisation de l'activité électromagnétique du cerveau. Cette fois, toujours grâce à la MEG, ce ne sont pas moins de 143 voies réparties de façon homogène sur l'ensemble du crâne qui ont été utilisées (Fuchs et al., 2000b)¹⁹. Le but est, une nouvelle fois de provoquer la transition syncopation-synchronisation au niveau comportemental. Les conditions contrôles comprennent l'exécution de mouvements seuls (i.e. sans métronome), et l'exposition à une stimulation auditive seule (i.e. sans mouvement).

Comme pour Fuchs et collaborateurs (1992), une décomposition en valeurs singulières est appliquée aux signaux enregistrés afin de capturer les patrons spatiaux essentiels de l'activité corticale et l'évolution temporelle de leur amplitude. Le premier composant, dans la condition motrice seule, indique la présence d'une activité concentrée dans l'hémisphère controlatéral à l'exécution motrice avec un maximum atteint 20 ms avant le pic d'amplitude du mouvement. Le décalage temporel de l'amplitude du premier composant spatial présente une lente croissance correspondant au champ de préparation motrice précédant le mouvement (*Bereitschaftspotential*; Deecke et al., 1982), ainsi que les autres caractéristiques classiques des champs magnétiques moteurs (Cheyne & Weinberg, 1989). La condition contrôle révèle qu'une stimulation auditive seule émule deux dipôles situés respectivement sur les lobes temporaux gauche et droit.

L'analyse des patrons globaux d'activation corticale lors de la coordination en syncopation de la flexion de l'index avec les événements auditifs a mis en évidence, avant la transition, l'existence d'un composant dominant très similaire à celui obtenu en condition auditive seule, monophasique, et présentant un pic d'amplitude 100 ms après le stimulus. De plus un composant de plus faible amplitude similaire à l'activité générée en condition motrice seule est observé. Après la transition, l'amplitude du composant auditif diminue, et par contre le composant biphasique très similaire dans sa signature corticale à celui sous-tendant la condition motrice seule conserve son amplitude et devient dominant.

Cette étude a montré clairement que l'oscillation présente après la transition égale au double de la fréquence des stimuli trouve son origine dans la domination du composant biphasique moteur, mais aussi que les changements observés provenaient des relations entre activité auditive et activité motrice.

De plus, on constate qu'à des fréquences faibles, les composants auditif et moteur prennent la forme de champs évoqués, alors qu'à des plateaux de fréquence plus élevée les activations s'apparentent à des ondes sinusoïdales. Ce dernier résultat soulève l'hypothèse que

¹⁹ La fréquence initiale des pulsations du métronome auditif est toujours de 1 Hz, puis est augmentée par paliers de 0.25 Hz tous les 10 stimuli jusqu'à atteindre 2.75 Hz. Comme à l'accoutumée, serions-nous tentés de dire, les sujets doivent réaliser la tâche de coordination sensorimotrice en ayant pour patron initial la syncopation. Les consignes mises au point pour les expériences de transitions rapportées plus tôt sont elles aussi à nouveau utilisées.

des effets distincts de la fréquence dans les aires auditives et motrices sont responsables de l'apparition d'une instabilité dans l'intégration sensorimotrice qui permet un entraînement du mouvement par le métronome auditif. En résumé, la réorganisation de l'activité corticale lors de la transition de phase s'accompagne donc de changements dans la dynamique spatiotemporelle de l'activité dans les aires corticales auditives et motrices (cf. Figure 1.D).

La découverte de changements concomitants au niveau comportemental ainsi qu'au niveau de larges populations de neurones a motivé la recherche d'invariants généraux reliant le déroulement temporel du mouvement et l'activité corticale. Au moyen d'un protocole MEG, quatre conditions sont comparées pour une tâche de coordination avec un métronome visuel, impliquant deux mouvements (la flexion ou l'extension), et deux modes de coordination (synchronisation ou syncopation) (Kelso et al., 1998). Les quatre conditions sont donc flexion sur le stimulus, extension sur le stimulus, flexion entre les stimuli, et extension entre les stimuli. La fréquence des stimuli est augmentée de 1.25 Hz à 2.5 Hz par plateaux de 0.25 Hz tous les 10 cycles²⁰.

Les résultats indiquent une relation directe et robuste entre activité corticale et vitesse du mouvement, quel que soit le mouvement exécuté (flexion ou extension). Ils suggèrent aussi que la vitesse des mouvements, en plus de la direction (Georgopoulos et al., 1992) est représentée au niveau de l'activité neuronale. Enfin, ce résultat fait écho à la notion d'*équivalence motrice* qui exprime la possibilité de réaliser un même but, ici la synchronisation ou la syncopation, en utilisant différents effecteurs ou mouvements, comme ici la flexion ou l'extension (Kelso et al., 1998). Ce concept d'équivalence motrice illustre de manière exemplaire la très grande flexibilité fonctionnelle du système nerveux central.

Deux études complémentaires ont exploré les effets de la fréquence des stimuli sur l'activité électromagnétique des aires corticales auditives (Carver et al., 2002), et l'incidence de la vitesse des mouvements sur l'activité électromagnétique des aires motrices (Mayville et al., 2005). La première de ces deux études visant à compléter les résultats obtenus sur l'intégration sensorimotrice a utilisé une mesure en MEG par 141 voies de l'activité produite par une stimulation auditive dont la fréquence est variée de 0.6 à 8.1 Hz. L'analyse par une décomposition en composante principale indique que 65 à 80 % de la variance des 141 signaux, selon les sujets, est capturée par le premier mode spatial. En outre, les résultats indiquent que l'augmentation de la fréquence entraîne une réorganisation spatiotemporelle de la réponse. En particulier une transition entre une réponse de type évoquée à une réponse de type oscillatoire et continue apparaissant à 2 Hz. Cette réponse auditive de type rythmique s'accompagne d'une réorganisation et se caractérise par une superposition des réponses aux stimuli successifs. De plus, l'amplitude de la réponse auditive principale d'une latence de 100 ms (N1m) décroît linéairement avec l'augmentation de la fréquence. Il est intéressant de constater que ce changement dans l'organisation spatiotemporelle de la réponse auditive survient pour une fréquence correspondant précisément, dans le domaine de l'intégration sensorimotrice, à celle pour laquelle la syncopation est déstabilisée et un changement de patron entraîne l'adoption de la synchronisation.

La connexion entre ces deux types de transitions nécessitera de plus amples développements mais apparaît comme une piste à suivre des plus intéressantes. L'étude de l'évolution de l'activité électromagnétique quand la vitesse de mouvements de flexion de

²⁰ Comme précédemment, les signaux MEG sont moyennés et une décomposition de Karhunen-Loeve permet d'isoler la dynamique globale de l'activité corticale. Il s'avère que la vitesse du mouvement et l'évolution de l'amplitude du premier composant principal de l'activité corticale sont fortement corrélés, quel que soit la condition exécutée. La valeur du coefficient de corrélation entre profils de vitesse du mouvement et activité corticale moyennés à travers toutes les conditions de coordination, atteint jusqu'à 0.8 pour certains sujets. Cette forte corrélation persiste quand les essais sont ordonnés et classés selon la valeur maximale de la vitesse du mouvement. De plus, il apparaît que l'évolution de la vitesse précède sensiblement celle de l'activité corticale (20 ms), reflétant ainsi la composante anticipatrice des coordinations rythmiques.

l'index est augmentée a été implémentée au moyen d'un paradigme de continuation (Jantzen et al., 2004b, 2005 ; Mayville et al., 2005 ; Wing & Kristofferson, 1973). Afin de contrôler la vitesse du mouvement les sujets devaient se synchroniser avec un métronome puis continuer leurs mouvements à la fréquence prescrite après arrêt de ce même métronome. Un enregistrement de 141 voies en MEG était réalisé pour une manipulation de la fréquence de mouvement de 0.5 Hz à 2.5 Hz au moyen de paliers de 0.1 Hz. Le premier composant dégagé par une analyse en composante principale correspond très clairement aux champs moteurs évoqués, l'activité étant localisée de façon dipolaire contralatéralement à l'effecteur au niveau des aires sensorimotrices. Ce composant comporte trois ou deux pics, selon les sujets, correspondant aux champs dits moteurs (Cheyne & Weinberg, 1989 ; Kristeva et al., 1991). L'amplitude de ce composant principal s'avérait indépendante de la fréquence du mouvement. Un second composant moins dominant se caractérise aussi par une organisation en dipôle unique. Par contre, ce composant est localisé plus centralement et son amplitude diminue fortement avec la fréquence du mouvement. La forme et l'orientation de ce composant l'apparente au potentiel de préparation motrice, de plus la position du dipôle et son orientation évoque l'implication de l'aire motrice supplémentaire (Cheyne & Weinberg, 1989 ; Erdler et al., 2000).

D'un point de vue comportemental, un changement à une fréquence de 1 Hz entre un comportement de réaction aux stimuli, observé à basse fréquence de mouvement, et une anticipation du mouvement a été rapporté pour la synchronisation avec des stimuli visuels (Engström et al., 1996). Ce changement et les modifications du champ de préparation motrice mises au jour dans cette dernière étude tendent à indiquer que les mécanismes de planification du mouvement sont sensibles à la fréquence. Par extension, on peut faire l'hypothèse que de tels changements dans les activités de planification motrice jouent un rôle dans la transition entre syncopation et synchronisation.

4. Rythmes spontanés dans le cerveau & auto-organisation corticale

Une étude utilisant cette fois l'électro-encéphalographie (EEG) (e.g. Freeman, 2000 ; Lopes da Silva, 1991 ; Nunez & Srinivasan, 2005), qui est à ce jour la seule mesure directe de l'activité électrique sommée d'une population de neurones²¹, prolonge l'étude de la dynamique corticale lors d'une tâche de flexion-extension de l'index avec des stimuli auditifs induisant une transition entre syncopation et synchronisation (Mayville et al., 1999). La résolution temporelle de l'EEG est équivalente à celle de la MEG. Toutefois, d'un point de vue spatial, des divergences existent. En effet cette technique présente l'avantage de capturer à la fois les courants tangentiels et radiaux, donc l'activité localisée aussi bien dans les sulci que les gyri, mais à la différence des champs magnétiques de la MEG, les potentiels électriques de l'EEG sont déformés (on parle de potentiels « floutés ») lors de la traversée des différentes surfaces (os notamment, mais aussi liquide céphalique et peau).

Les phénomènes comportementaux de transition de phase sont cette fois accompagnés d'une diminution très prononcée de l'activité spontanée oscillatoire du cortex, exprimée par le maximum de la puissance du spectre de la moyenne inter-essais des signaux électriques et ceci au niveau des aires centrales et préfrontales contralatérales et antéro-pariétales (le cortex primaire sensorimoteur, soit le cortex primaire somatosensoriel (post-central) et le primaire moteur (précentral)).

Une nouvelle fois, la transition comportementale est accompagnée d'une réorganisation spatiale de l'activité corticale (Figure 1.E). Fait important cette réorganisation

²¹ *Essentiellement l'intégration, sur plusieurs centimètres, des potentiels provenant des courants extracellulaires situés au niveau des dendrites apicales des neurones pyramidaux (Bressler, 2002), ici enregistrés à l'extérieur du crâne avec une large couverture du scalp au moyen de 61 électrodes.*

n'est pas observée quand la fréquence des stimuli est variée de façon identique en condition de synchronisation. De plus, la concentration de la puissance du spectre à la fréquence de coordination s'avère inférieure dans les conditions contrôles motrices et auditives seules. Les rythmes spontanés mesurés au moyen de l'EEG apparaissent ainsi comme l'expression de la dynamique de l'intégration sensorimotrice, exprimée par le timing de la relation entre mouvements et stimuli et non pas exclusivement un effet du changement de la fréquence. Une étude réalisée cette fois en MEG employant le paradigme de la transition entre syncopation et synchronisation dans un premier temps confirmait les résultats démontrant une évolution distincte des activités motrices et auditives avec l'augmentation de la fréquence (Mayville et al., 2001).

Une analyse dans le domaine fréquentiel de l'activité accompagnant la syncopation (patron exécuté avant la transition) et la synchronisation (patron exécuté après la transition) met à jour de nouveaux aspects de l'intégration sensorimotrice. Une diminution des oscillations spontanées apparaît dans la bande de fréquence β (15-30 Hz) en syncopation après la transition dans l'aire sensorimotrice de l'hémisphère controlatérale au mouvement. Cette diminution n'est pas observée quand le patron synchronisé est exécuté. De plus, une diminution des oscillations dans la bande β est obtenue en synchronisation précédée par la syncopation en comparaison d'une condition dans laquelle les sujets synchronisaient leur mouvement avec les pulsations du métronome pour l'ensemble des fréquences des stimuli. Ces résultats diffèrent de ceux obtenus en EEG par Mayville et collaborateurs (1999)²².

Cette diminution des oscillations dans la bande β rappelle la diminution des rythmes moteurs μ (8-13 Hz) observée lors de l'exécution de mouvements (Pfurtscheller et al., 2000). Cependant, la différence observée entre syncopation et synchronisation porte sur une gamme de fréquences plus large et plus élevée que celle caractérisant le rythme μ . De plus, le composant du rythme μ situé autour de 10 Hz serait généré dans le cortex somatosensoriel (Hari & Salmelin, 1997) alors que les rythmes β , seraient eux générés non seulement au niveau du cortex moteur, mais aussi dans les aires pré-motrices (Salmelin & Hari, 1994).

D'autre part, l'observation de différences durant l'exécution de la synchronisation en fonction de la condition initiale, avec une diminution dans la gamme β si les sujets commencent par syncoper, renforce l'interprétation de l'origine de la dépression β dans des aires qui ne seraient pas seulement motrices ou somatosensorielles primaires. Une interprétation plausible de la diminution des oscillations β serait un plus grand engagement de ressources attentionnelles en syncopation, par ailleurs démontré au niveau comportemental (cf. Temprado, 2004), mais qui est à ce jour peu relié aux oscillations spontanées dans la gamme β mesurées à la surface du crâne.

Une troisième expérience visant à approfondir le rôle des rythmes spontanés des populations de neurones dans la coordination de mouvements avec des stimuli rythmiques a comparé flexion et extension de l'index droit avec des stimuli rythmiques visuels dans les deux configurations, syncopation et synchronisation, et ceci à une fréquence de stimuli constante de 1Hz. Les sujets sont donc placés dans un régime pour lequel les deux patrons de coordinations sont stables (Chen et al., 2001). Un enregistrement MEG de 66 voies réparties sur l'ensemble de la surface du crâne a été réalisée. L'analyse a porté sur la puissance du spectre des signaux collectés dans les bandes α (8-14 Hz), β (15-30 Hz) et γ (30-50 Hz), ainsi que sur la cohérence pour chaque paire de voies. Cette analyse a mis en évidence que ces bandes de fréquences

²² Ceci n'a, a priori, rien d'étonnant du fait que dans la première étude le spectre des fréquences était calculé sur la moyenne des réponses dans le domaine temporel, alors que dans cette étude plus récente le calcul est effectué sur les essais individuels dans le domaine fréquentiel (après soustraction de la réponse moyenne afin de réduire la non stationnarité des signaux). Le premier calcul du spectre ne conserve donc que les oscillations en phase avec les stimuli (évoquées) alors que le second capture les oscillations qui ne sont pas nécessairement en phase avec les stimuli (induites).

jouent des rôles distincts dans l'intégration sensorimotrice. Un calcul de cohérence²³ a été utilisée pour mesurer le niveau d'intégration à une échelle plus large que la seule population neuronale locale, soit le couplage entre deux populations locales.

Les oscillations dans la bande α diminuent au sein des voies correspondantes aux aires sensorimotrices dans les deux hémisphères en comparaison de la condition stimulation visuelle seule. Cette diminution α se manifeste dans des zones antérieures aux aires occipitales, et semblent ainsi liée aux aires motrices. Cette suppression des ondes α indique une mise en réseau de large échelle pour l'intégration sensorimotrice, présente dans toutes les conditions. La désynchronisation α constatée peut donc s'interpréter comme le passage d'un état inactif, dans lequel ces oscillations sont présentes et jouent le rôle de « blocage » de toute activité d'interaction entre les aires (« *idling* », Steriade et al., 1990), à un état actif et intégré.

De façon complémentaire, une augmentation de la cohérence entre voies dans cette même bande α , en comparaison de la condition contrôle visuelle, semble indiquer une mise en relation des aspects sensoriels et moteurs. Dès lors, la suppression des oscillations spontanées α s'affirme comme un indicateur d'intégration générale, indépendante de la direction du mouvement ou du patron de coordination réalisé. Dans l'étude de l'intégration multisensorielle, également présentée comme un liage dynamique entre aires de différentes modalités, il a d'ailleurs été récemment montré que la cohérence à large échelle dans la bande de fréquence α entre aires visuelles et sensorimotrices est corrélée à la performance dans une tâche d'intégration tactilo-visuelle (Hummel & Gerloff, 2005). Ces résultats sont en accord. Ainsi vont-ils dans le sens d'un blocage par les ondes α des interactions entre populations neuronales et entre certaines aires corticales, mais aussi au niveau du thalamus et d'autres structures sous corticales (Steriade et al., 1990).

Confirmant des résultats obtenus dans des études précédents, une diminution dans la gamme β en syncopation et une augmentation en synchronisation ont été constatées. Une nouvelle fois, la puissance des oscillations β distingue les deux patrons de coordination, et ceci sans que le mouvement particulier effectué, flexion ou extension, n'affecte le résultat. Le principal enseignement de cette étude est que les trois importantes bandes de fréquence d'oscillations spontanées remplissent des rôles fonctionnels distincts pour la tâche de coordination sensorimotrice (dans le cas de coordinations visuo-motrices).

Cette étude MEG (Chen et al., 2001), suggérant l'implication de populations neuronales distribuées et couplées agissant sur de multiples échelles temporelles, a mis le doigt sur une source putative de la variabilité comportementale mesurée au niveau des erreurs temporelles de synchronisation, caractérisée récemment par une distribution $1/f$ (Chen et al., 1997). Il est notable que la différence apparue dans la bande β entre les deux patrons de coordination (syncopation et synchronisation) soit modifiée par l'apprentissage. En effet, il a été démontré que la suppression des oscillations β en syncopation diminue après une phase de pratique de la syncopation, ceci accompagnant le retardement de la transition comportementale (Jantzen et al., 2001). L'étude de Jantzen et collaborateurs (2001) montre donc clairement que la pratique répétée de la syncopation permet de stabiliser ce patron. Ce processus d'apprentissage par stabilisation d'un patron de coordination est accompagné d'une disparition progressive de la suppression des oscillations β observée en syncopation. *Les oscillations β constitueraient-elles une signature des l'instabilité au niveau cortical ?* Il est difficile de l'affirmer aujourd'hui, mais cette direction de recherche et les réflexions qu'elle génère restent ouvertes et engageantes.

²³ La cohérence est une fonction de la fréquence et peut s'interpréter comme une mesure statistique de la corrélation entre deux signaux dans le domaine fréquentiel. Il s'agit d'une mesure linéaire d'interdépendance symétrique, i.e. ne donnant pas d'indication sur la direction des interactions. Cette mesure peut se définir comme le cross-spectrum des deux signaux (produit de la transformée de Fourier d'un signal par le complexe conjugué de la transformée de Fourier du second signal) normalisé par le produit des spectres de chaque signal.

L'ensemble de ces résultats s'accorde avec la conception de l'activité du système nerveux central comme distribuée au sein de réseaux de large échelle et connectant de façon réciproque des aires localisées (cortex sensorimoteur, gyri pre- et postcentral, cortex pré-moteur, aire motrice supplémentaire) (Bressler & Kelso, 2001). La connaissance de l'anatomie de ces connexions, que l'on pourrait qualifier de matrice de connectivité corticale, progresse à grand pas, notamment du fait de l'introduction de l'imagerie fonctionnelle dite « de *diffusion* » qui permet de quantifier les voies de connexions intracérébrales en déterminant l'orientation des faisceaux de substance blanche (Le Bihan, 2003 ; Le Bihan et al., 2006). De plus, la force du couplage entre aires localisées est de mieux en mieux appréhendée par l'application de mesures directionnelles de l'interdépendance fonctionnelle entre populations cérébrales actives (Brovelli et al., 2004).

5. Des réseaux d'activité cérébrale propres à chaque patron de coordination observés grâce à l'IRM fonctionnelle

Les méthodes d'investigation de l'activité cérébrale employées dans les expériences décrites depuis le début de cet article (i.e. MEG et l'EEG) offrent une résolution temporelle de l'ordre de la milliseconde qui a permis d'étudier sur une échelle de temps partagée les phénomènes observés au niveau comportemental et au niveau cérébral. Le but, sous-tendant la présentation de ces expériences, n'était en aucun cas de vouloir proposer des relations univoques –entraînant des raccourcis forcément réductionnistes– entre les phénomènes se déroulant à ces deux niveaux d'analyses. Nous cherchions plus à mettre en évidence, entre autres phénomènes, la concomitance de transitions de phase au niveau cortical et au niveau cinématique. Toutefois, une limite connue de ces méthodes (EEG et MEG) est leur faible résolution spatiale qui n'offre l'accès qu'à un nombre limité de régions cérébrales. Les techniques EEG et MEG sont donc capables de capturer d'une part l'activité corticale cohérente localement, c'est-à-dire mobilisant une population de neurones localisée dans un volume, avec une précision spatiale variable, ainsi que les connexions cortico-corticales qui s'établissent dans un contexte donné. Elles sont toutefois très peu sensibles à l'engagement des structures sous corticales, telles que le putamen, le thalamus ventrolateral, le cervelet, et aux interactions entre ces structures, en particulier les projections thalamo-corticales qui jouent un rôle majeur dans l'intégration sensorimotrice.

C'est pourquoi, parallèlement aux études portant sur la synchronisation et la syncopation qui ont été réalisées à l'aide la MEG et de l'EEG, un autre programme expérimental, utilisant cette fois l'IRMf a été développé. A ce jour, si l'IRM fonctionnelle est dotée d'une résolution spatiale de l'ordre du millimètre, sa résolution temporelle reste encore limitée. C'est pourquoi, nous avons préféré nous intéresser aux réseaux d'activation cérébrale qui sous-tendent les deux modes de coordination rythmiques que sont la synchronisation lorsqu'ils sont réalisés à fréquence constante au cours d'un essai. Dans la plupart des travaux qui seront maintenant présentés (Jantzen et al., 2002, 2004b, 2005, 2006; Mayville et al., 2002 ; Oullier et al., 2003b, 2004b, 2005), les auteurs ont choisi 1.25 Hz comme fréquence de mouvement imposée au sujets, car, à cette fréquence les deux patrons de coordination peuvent être réalisés sans qu'aucune transition de phase n'intervienne. Il est cependant intéressant de constater que, même à cette fréquence de mouvement relativement basse, on observe une différence de stabilité au niveau cinématique entre les deux patrons (e.g. Engström et al., 1996 ; Fraisse, 1982 ; Kelso et al., 1990 ; Oullier et al., 2005). La variabilité de la phase relative métronome-mouvement, qui a été mesurée simultanément à l'activité cérébrale à l'intérieur du scanner IRMf, est en effet plus élevée lorsque le patron syncopé est réalisé, même à basse fréquence de mouvement (i.e. 1.25 Hz).

Les premières expériences portant sur l'exploration de l'activation cérébrale sous-tendant l'exécution de la synchronisation et de la syncopation ont permis de mettre au jour l'existence d'un réseau cortical et sous-cortical commun pour les deux patrons de coordination. Lorsqu'elle est comparée à l'activité du cerveau au repos, l'exécution des deux patrons de coordination nécessite l'activation d'un réseau commun comprenant le cortex sensori-moteur (M1/S1) contralatéral ainsi que le gyrus temporal supérieur bilatéral (le métronome étant délivré en stéréophonie), le thalamus et le putamen contralatéral et le cervelet médial et ipsilatéral (Jantzen et al., 2002 ; Mayville et al., 2002). Au-delà de ces similitudes entre les activations sous-tendant synchronisation et syncopation, il est à noter que dans ces mêmes aires, l'intensité de l'activité cérébrale est systématiquement plus élevée lorsque le patron syncopé est réalisé (Mayville et al., 2002). Ensuite, les résultats ont révélé de manière consistante un ensemble d'activations supplémentaires requises afin de réaliser le patron le moins stable : la syncopation. Ce réseau additionnel comprend notamment le cortex dorsolatéral pré-moteur, l'aire motrice supplémentaire, le cortex antérieur préfrontal et associatif temporal (cf. Figure 1.F). Cette différence dans les réseaux nécessaires à l'exécution de chacun des modes de coordination soutient l'hypothèse que des mécanismes cérébraux différents sont mis en jeu pour les exécuter. Leur localisation renforce l'hypothèse d'une demande accrue de la préparation et du contrôle des mouvements pour exécuter la syncopation qui serait exécutée cycle par cycle (Jantzen et al., 2002 ; Mayville et al., 2002). Deux patrons de coordination rythmique de stabilité comportementale différente sont donc sous-tendus par un réseau d'activité cérébrale commun mais surtout pas un réseau spécifique pour le mode le moins stable. Cette observation a été répliquée et vérifiée au cours de tous les travaux que nous avons menés par la suite (Jantzen et al., 2004a, b, 2005, 2006 ; Oullier et al., 2003b, 2004b, 2005).

Au cours d'une expérience suivante, afin d'explorer les effets de la fréquence de mouvement sur la dynamique cérébrale associée à chacun des deux modes de coordination, il a été demandé aux sujets de réaliser la tâche de synchronisation ou de syncopation à différentes fréquences du métronome (0.75, 1, 1.25, 1.50 ou 1.75 Hz). Toutefois, notons que ces fréquences restent constantes au cours d'un même essai et ne changent que d'un essai à l'autre (Jantzen et al., 2004a). L'idée est de manipuler le paramètre (de contrôle) qui déstabilise la coordination, i.e. la fréquence de mouvement, tout en restant sous la valeur à laquelle, en général, survient la transition syncopation-synchronisation : 2 Hz (Frasse, 1982 ; Kelso et al., 1990)²⁴. L'hypothèse testée au cours de cette expérience est la suivante : s'il existe effectivement un réseau d'activation spécifique à l'instabilité comportementale, alors en augmentant un paramètre responsable de cette instabilité (le paramètre de contrôle, i.e. la fréquence de mouvement imposée par le métronome) on devrait assister à une augmentation de l'activité dans ce réseau. Les résultats confirment cette hypothèse et révèlent très clairement une augmentation significative de l'activité cérébrale avec la fréquence de mouvements dans la plupart des aires qui composent le réseau additionnel nécessaire à l'exécution de la syncopation comparée à la synchronisation (Jantzen et al., 2004a).

6. Extra-modalité de la dynamique cérébrale associée à l'instabilité des patrons de coordination

Les aires sollicitées pour l'exécution du patron le plus stable (la synchronisation) le sont donc aussi pour le mode le moins stable (la syncopation). De plus, l'exécution de la

²⁴ Cette expérience est, à ce jour, la seule réalisée au sein de notre groupe de recherche et utilisant la technologie de l'IRMf pour laquelle la synchronisation et la syncopation ont été exécutées à une fréquence autre que 1.25 Hz. Nous renvoyons toutefois le lecteur intéressé par les effets de la manipulation de la fréquence de mouvement sur la dynamique cérébrale des coordinations bimanuelles à une étude utilisant l'IRMf publiée par Debaere et collaborateurs (2004).

syncopation est associée à un réseau d'activité cérébral additionnel beaucoup plus étendu. Il est dès lors intéressant de constater que ce type de résultats est aussi observé dans le cadre de coordinations non plus avec un événement externe mais entre les deux mains de la même personne. Stephan et collaborateurs (1999) ont ainsi enregistré l'activité du cerveau dans une tâche de coordination bimanuelle (e.g. Kelso, 1984). L'exécution du mode le moins stable (antiphase) active non seulement toutes les aires impliquées dans l'exécution du mode le plus stable (en phase) mais aussi un réseau additionnel similaire à celui identifié dans les expériences réalisées au sein de notre groupe (Jantzen et al., 2002, 2004a ; Mayville et al., 2002). Il semblerait donc que l'exécution du mode le moins stable engendre une dynamique cérébrale spécifique dans plusieurs types de coordinations (e.g. avec un stimulus externe et inter-segmentaires). Cette hypothèse s'appuie non seulement sur les résultats précédemment présentés mais aussi sur le fait que la transition de phase observée lors de coordinations unimanuelles avec un métronome entre syncopation et synchronisation (Kelso et al., 1990) soit aussi observée, entre autres protocoles expérimentaux, dans le cadre des coordinations bimanuelles (Kelso, 1984) ou interpersonnelles (Schmidt et al., 1990). Par conséquent, nous avons demandé à des sujets de réaliser trois types de coordinations rythmiques en enregistrant l'activité de leur cerveau à l'aide de l'IRMf : (i) coordination unimanuelle (à droite et à gauche), (ii) bimanuelle avec un événement externe (métronome auditif) et (iii) coordination inter-segmentaire (Oullier et al., 2003b). Dans ces trois types de coordinations, nous avons contrasté l'activité du cerveau pendant l'exécution du mode le moins stable avec celle du mode le plus stable²⁵. Dans toutes les conditions, les sujets devaient coordonner leurs mouvements à un métronome auditif délivré à une fréquence constante de 1.25 Hz. Nous avons ensuite contrasté ces comparaisons dans le but savoir s'il existait des réseaux d'activités cérébrale similaires entre elles. La question principale que nous nous sommes posée est : *existe-t-il un réseau d'aire cérébrale dont l'activité serait principalement modulée en fonction de l'instabilité de la tâche réalisée et ce, quelle que soit la modalité d'exécution de cette tâche ?*

Il s'agirait donc d'un réseau actif quand le mode de coordination le moins stable est exécuté indépendamment de la nature de la coordination (i.e., que la coordination soit réalisée à l'aide d'une ou deux mains avec un stimulus externe, mais aussi dans le cas d'une coordination inter-segmentaire bimanuelle).

Que soit exécutée la syncopation uni- ou bimanuelle, ou encore l'antiphase bimanuelle, nos résultats montrent que comparés respectivement au patrons de stabilité supérieure leur correspondant, il existe une activité additionnelle dans le gyrus frontal médial et le gyrus frontal inférieur ainsi que dans l'insula, le gyrus précentral inférieur et le gyrus temporal supérieur. On observe aussi une activité additionnelle dans le putamen. Ce résultat est commun aux quatre comparaisons testées.

Un résultat intéressant est le fait que le gyrus frontal médial (AMS) soit sollicité pour des tâches uni- et bimanuelles. En effet, on rapporte généralement dans la littérature un rôle important de l'AMS dans l'exécution de tâches bimanuelles (pour une revue, voir Swinnen & Wenderoth, 2004). Nos résultats sont en adéquation avec ceux de Meyer-Lindenberg et collaborateurs (2002) qui, en appliquant des impulsions sur l'AMS à l'aide la stimulation magnétique transcrânienne, ont réussi à provoquer des transitions de phase au niveau

²⁵ (i) coordination uni-manuelle avec un événement externe : l'activité cérébrale associée à l'exécution de la syncopation (main gauche) est contrastée avec la synchronisation (main gauche) et celle associée à la syncopation de la main droite est comparée à la synchronisation de la main droite. (ii) coordination bimanuelle avec un événement externe : l'activité cérébrale associée à l'exécution de la syncopation bimanuelle (les mains droite et gauche syncopent ensemble, i.e. effectuent ensemble un mouvement entre les pulsations du métronome) contrastée avec celle sous-tendant la synchronisation bimanuelle (les mains droite et gauche synchronisent ensemble, i.e. effectuent ensemble un mouvement sur les pulsations du métronome) ; (iii) coordination inter-segmentaire : l'activité cérébrale associée à l'exécution de la la coordination bimanuelle en antiphase est contrastée avec celle sous-tendant la coordination bimanuelle en phase.

comportemental. Ainsi, l'augmentation de l'activité de l'AMS semble plus liée à la demande accrue en préparation de mouvement (spécifique à l'exécution du patron le moins stable= qu'à la modalité d'exécution (deux mains) (Oullier et al., 2003b).

La réalisation du patron le moins stable est accompagné d'une sollicitation accrue des aires liées à la préparation et à la gestion temporelle du mouvement. Ces résultats tendraient à indiquer qu'il existe un réseau qui serait en quelque sorte une signature dynamique cérébrale *extra-modale* propre à l'exécution d'une coordination rythmique instable (Mayville et al., 2002 ; Stephan et al., 1999). De fait, nos résultats complètent ceux de précédentes études au delà du seul contexte (la modalité de coordination) dans lequel elles ont été réalisées (Oullier et al., 2003b).

7. De l'origine de l'instabilité comportementale ...

Les travaux que nous venons de présenter au cours des parties précédentes ont permis d'explorer et de décrire au niveau comportemental et au niveau cortical le phénomène de *stabilité différentielle* qui existe entre les deux patrons de coordination, le patron de coordination le moins stable étant sous-tendu par une réseau d'activations corticales et sous corticales qui semble lui être propre (e.g. Jantzen, 2002, 2004b ; Mayville et al., 2002). Nous avons aussi pu nous rendre compte que, sans qu'il ne soit possible de proposer de relation causale univoque entre les deux phénomènes, la transition de phase de la syncopation vers la synchronisation observée au niveau comportemental est concomitante avec une transition au niveau cortical (Fuchs et al., 1992). Toutefois, si ces phénomènes ont été décrits de manière précise, les travaux que nous venons de résumer ne présentent que peu d'éléments relatifs à l'origine de cette instabilité. Certes, il est plus difficile de réaliser le patron syncopé. Nos travaux le confirment. *Mais à quoi cette difficulté est-elle due ? A la seule charge attentionnelle ? Aux contraintes perceptivo-motrices qui interviennent ?*

Ces questions relatives à l'origine de l'instabilité comportementale (et cérébrale) ne sont pas nouvelles puisque Paul Fraise et ses collaborateurs se les posaient déjà il y a un demi siècle (Fraise et al., 1958). Depuis ont été publiées pléthore d'études ayant pour seul objet l'identification du rôle joué par ces contraintes (de nature différente) dans la (dé)stabilisation des coordinations motrices (voir un ensemble de contributions sur le sujet publiées dans l'ouvrage édité par Jirsa et Kelso en 2004). Dans ce cadre, deux positions exclusives ressortent de la littérature. Un point de vue défendu notamment par Carson et collaborateurs (e.g. Carson, 2004) est que la stabilité des coordinations motrices est exclusivement déterminée par les effets de contraintes dites « neuro-musculo-squelettiques ». Il s'agit en d'autres termes de contraintes posturales et motrices telles que l'utilisation de certains types de muscles (ex. muscles fléchisseurs versus extenseurs) ou encore la posture adoptée pendant le mouvement (ex. pronation versus supination). A l'inverse, pour Mechsner (2004), les contraintes motrices pourraient être négligées et seules les contraintes dites « purement perceptives » (pour reprendre les termes de l'auteur)²⁶ joueraient un rôle primordial dans la modulation de la stabilité. Ces deux positions, opposées sur le fond, sont très proches dans leur caractère exclusif et, par là même restrictif, notamment au regard du rôle perceptif et moteur de la proprioception tactilo-kinesthésique (Roll, 2003).

En effet, d'un simple point de vue pragmatique, il semble difficile de concevoir que la stabilité (ou l'instabilité) d'un patron de coordination ne soit le fait d'un unique type de contraintes, fussent-elles perceptives ou motrices. Toutefois, il existe un point commun à ces deux positions. Elles ont toutes deux inféré (sans jamais le mesurer) le fonctionnement du système nerveux central à partir de mesures comportementales. Les études que nous vous

²⁶ *Il n'échappera pas au lecteur averti que la définition même de processus perceptifs telle qu'elle est proposée et défendue par cet auteur reste extrêmement ambiguë et, de fait, peut être considérée comme incomplète, dans le meilleur des cas.*

présentons maintenant ont eu pour but d'apporter des éléments de réponses à ces questions en enregistrant l'activité cérébrale.

Afin d'identifier le rôle des processus moteurs dans la dynamique cérébrale associée à la réalisation de ces deux modes de coordinations ayant des stabilités intrinsèques différentes nous avons réalisé une nouvelle expérience utilisant la technique de l'IRM fonctionnelle (Oullier et al., 2005). L'imagination et l'exécution des deux modes de coordination ont été comparées dans le but de séparer les étapes cognitives et motrices de l'organisation du geste (Annett, 1995 ; Crammond, 1997 ; Jeannerod, 1995). L'imagination motrice permet ainsi de découpler les aspects sensoriels et moteurs de la tâche de coordination. Par conséquent, le traitement et/ou les demandes sont maintenus à deux niveaux conceptuels (intégration sensorielle et processus cognitifs) tandis que la demande à un troisième niveau, celui de l'exécution motrice, est supprimée. Si l'hypothèse que les différences fondamentales dans l'activité neurale entre synchronisation et syncopation sont dues uniquement à des facteurs moteurs (Carson, 2004 ; Yue et al., 2000) est juste, ces différences devraient disparaître (ou au moins être considérablement diminuées) pendant les conditions où le mouvement est seulement imaginé.

Mayville et collaborateurs (2002) ont toutefois montré que certaines des différences observées entre l'activité cérébrale de la synchronisation et de la syncopation ne sont pas exclusivement liées aux aires motrices. Ces résultats plaident en faveur du rôle d'une coalition de contraintes dans la détermination de la stabilité ou de l'instabilité comportementale (Kelso et al., 2001 ; Lagarde & Kelso, 2006 ; Oullier et al., 2003a, 2004a ; Salesse et al., 2005 ; Swinnen, 2002 ; Temprado et al., 2003). On peut donc logiquement penser que les différences d'activité cérébrale entre l'exécution de la syncopation et celle de la synchronisation qui ne sont pas liées à l'activité motrice devraient persister lorsque les conditions imaginées sont comparées, i.e. en l'absence de mouvement. Si tel est le cas, alors les contraintes motrices ne joueraient pas un rôle exclusif dans les différences de stabilité qui existent entre la synchronisation et la syncopation. Un éclairage nouveau pourrait alors être apporté au débat présent dans la littérature comportementale (Carson, 2004 ; Mechsner, 2004) surtout dans la mesure où une troisième approche, plus écologique, prônant la dépendance de la stabilité par rapport au contexte déterminé par une coalition de contraintes a émergé dans la littérature face à ces deux positions exclusives (e.g. Kelso et al., 2001 ; Oullier et al., 2004a ; Temprado et al., 2003).

Pour tester cette hypothèse, nous avons tout d'abord demandé aux sujets de réaliser deux conditions durant lesquelles les patrons de coordination sont exécutés à une fréquence constante de 1.25 Hz. En cela, il s'agit en fait de la réplication de l'expérience menée par Mayville et collaborateurs (2002) qui a été utilisée comme contrôle. Ensuite, deux autres conditions expérimentales sont réalisées. Au lieu d'exécuter les modes de coordination avec le métronome, les sujets doivent imaginer la flexion sur chaque pulsation du métronome (synchronisation imaginée) ou entre chaque pulsation (syncopation imaginée). Le métronome est donc présent de façon identique dans les quatre conditions.

Dans cette expérience, l'activité cérébrale pendant les coordinations imaginées a été contrastée à celle associée aux coordinations exécutées (e.g. Stephan et al., 1995). Nous avons ensuite comparé l'activité cérébrale entre deux tâches imaginées. Ce contraste revêt une importance particulière puisque la comparaison entre la syncopation imaginée et la synchronisation imaginée peut être confrontée aux différences d'activité cérébrale entre ces deux mêmes modes de coordinations lorsqu'ils sont exécutés²⁷. Les résultats montrent clairement que les réseaux d'activité cérébrale qui sous-tendent l'exécution et l'imagination de

²⁷ A notre connaissance, l'expérience de Oullier et collaborateurs (2005) reste à ce jour la seule ayant non seulement contrasté les activités cérébrales sous-tendant deux coordinations exécutées à leurs pendant imaginé mais aussi deux tâches entre elles.

chacun des modes de coordination rythmique sont significativement similaires. La syncopation, exécutée ou imaginée, (comparée à la synchronisation) requiert toujours un réseau additionnel d'activité corticale et sub-corticale spécifique (Figure 1.F). Ce réseau comprend principalement la partie antérieure de l'AMS, le gyrus cingulaire, le cortex dorsal pré-moteur, le gyrus temporal supérieur, le thalamus ainsi que les régions latérales du cervelet (Oullier et al., 2005). Cette augmentation significative de l'activité cérébrale associée au mode syncopé, même en l'absence de mouvement, suggère que les aires que nous venons d'énumérer jouent un rôle dans l'intégration de l'information, la planification du mouvement et la mémoire de travail. La différence de stratégie requise entre les modes de coordination est donc maintenue en l'absence de mouvement, l'imagination du mode syncopé imposant des contraintes, de préparation et de planification notamment, similaires à celles de son exécution physique.

Cette expérience permet donc de montrer que les processus moteurs, contrairement à ce qui est affirmé dans la littérature comportementale notamment par Carson (2004) ne sont pas exclusivement responsables de la stabilité motrice. En effet, le réseau associé au patron de coordination le moins stable (que l'on pourrait qualifier de « signature cérébrale de l'instabilité » dans des tâches de coordination sensori-motrices rythmiques) persiste en l'absence d'exécution motrice.

Un résultat inattendu remet aussi en cause l'hypothèse d'un rôle exclusif des processus perceptifs dans la stabilisation du mouvement (Mechsner, 2004). L'activité dans le cortex auditif primaire (A1), une aire dite « sensorielle primaire », est plus élevée quand le mouvement est exécuté en comparaison des modes imaginés. Cette modulation de l'activité de A1 par la présence de mouvement intervient en dépit du fait que la stimulation sonore soit identique dans les quatre conditions expérimentales. Ainsi, le cortex auditif-primaire sert aussi de locus d'intégration de l'information motrice, et ce très tôt dans le processus de traitement de l'information (Oullier et al., 2005). Ces résultats plaident en faveur d'une dépendance au contexte déterminée par l'interaction de contraintes de différente nature. Cette hypothèse a notre faveur face à l'idée d'un rôle exclusif d'un type de contrainte dominant dans la (dé)stabilisation des coordinations rythmiques et ce indépendamment du contexte.

Cette dépendance au contexte a d'ailleurs été mise en évidence au niveau cérébral dans une série d'expérience utilisant le paradigme expérimental de la continuation que nous avons présenté dans une section précédente (cf. Jantzen et al., 2004b ; Mayville et al., 2005 ; Wing & Kirstofferson, 1973). Les sujets avaient pour instruction de se coordonner (de manière synchronisée ou syncopée) avec un métronome auditif (Jantzen et al., 2004b) ou visuel (Jantzen et al., 2005). Après une période de coordination avec le métronome, ce dernier disparaissait et les sujets devaient alors continuer à exécuter des mouvements rythmiques à la fréquence initiale. Ainsi Jantzen et collaborateurs (2004b, 2005) ont-ils supprimé dans cette phase de continuation l'intégration acoustico-motrice nécessaire à la coordination rythmique avec un métronome externe. De fait, au cours la phase de continuation durant laquelle le métronome est absent, la difficulté d'exécuter un mouvement sur (synchronisation) ou entre les temps (syncopation) devrait logiquement disparaître si elle résulte de la difficulté d'exécution motrice. Dès lors, la différence observée au niveau cérébral entre la synchronisation et la syncopation devrait donc elle aussi disparaître, en théorie. Ce n'est pas le cas. Les résultats montrent clairement que durant cette phase de continuation sans métronome, l'activité du cerveau est influencée par le contexte *a priori*, i.e. la façon dont la coordination s'est établie lorsque le métronome auditif était présent (Jantzen et al., 2004b) mais aussi lorsqu'il s'agissait d'un métronome visuel (Jantzen et al., 2005). On retrouve donc les différences classiques entre activité cérébrale sous-tendant la syncopation et la synchronisation, modulo l'activité du cortex auditif primaire qui disparaît quasiment avec la réduction au silence du métronome.

Enfin, d'aucun pourraient croire que c'est le fait d'avoir déclenché l'exécution motrice du mouvement dans un patron de coordination donné qui est à l'origine de cette différence de dynamique cérébrale retrouvée entre la continuation suivant la syncopation et celle suivant la synchronisation. En effet, les sujets dans les expériences présentées (Jantzen et al., 2004b,

2005) ne s'arrêtent pas de bouger entre la période de coordination avec le métronome et la période de continuation. L'on peut alors supposer que l'instabilité est « portée » par le mouvement, qu'il existe une « mémoire perceptivo-motrice » des conditions initiales de coordination qui permettrait la persistance des réseaux d'activité cérébrale propre à chaque coordination tant que le mouvement n'est pas interrompu. Pour tester cette dernière hypothèse, les sujets ont dû effectuer une tâche de continuation à la suite d'une période de coordination en mode syncopé ou synchronisé mais cette fois ci, un délai a été introduit entre ces deux période. Ainsi, après avoir réalisé la coordination, les sujets devaient attendre 0, 3, 6 ou 9 secondes pour effectuer la tâche de continuation sans stimulation auditive (Jantzen et al., 2006). Là encore, malgré une relative diminution de l'activité au fur et à mesure que le délai s'allongeait, un réseau d'activité stabilité-dépendant (i.e. marquant la différence entre continuation post-synchronisation ou post-syncopation) a été identifié.

En 1974, Paul Fraisse a écrit « *La régularité rythmique a pour effet d'engendrer une induction motrice. Tous les auteurs qui ont étudié le rythme ont insisté sur sa composante kinesthésique. La régularité engendre des mouvements ou des ébauches de mouvements qui s'harmonisent avec le donné perçu, de telle sorte que l'accompagnement moteur se réalise d'une manière pendulaire à une cadence voisine de celle du tempo spontané* ». Toutefois, les résultats de ces études sur la continuation post-coordination avec un métronome (Jantzen et al., 2004b, 2005, 2006) ainsi que ceux de l'étude ayant utilisé le paradigme de l'imagerie motrice (Oullier et al., 2005) ont montré que le processus de coordination et les difficultés inhérentes à se coordonner avec un événement externe ne sont pas seulement le fruit de l'exécution motrice. Le processus de coordination motrice ne serait alors qu'un sous-ensemble, qu'une illustration d'un processus plus vaste et que l'on pourrait placer à un niveau supérieur dans la hiérarchie comportementale : la *Coordination*.

8. Conclusion

La disposition des êtres vivants à préserver la mémoire des formes et des fonctions acquises dans le passé, ainsi que la capacité d'adapter leur comportement, intentionnellement ou non, en font des objets parmi les plus complexes à analyser (Nicolis & Prigogine, 1977). La persistance temporelle de leur comportement face à des changements environnementaux et aux fluctuations internes inhérentes aux systèmes biologiques, i.e. la *stabilité*, ainsi que l'ajustement de leurs comportements, i.e. l'*adaptabilité* associée à la *flexibilité*, constituent les aspects essentiels dans l'étude des coordinations. Il s'ensuit la formation spontanée de *patrons de coordination* spécifiques, selon le principe d'*auto-organisation*, sous-tendu par la théorie des systèmes dynamiques non linéaires (Haken, 1977, 1983 ; Kelso, 1995), qui permet la mise en relation des phénomènes qui établissent à différentes échelles, en particulier la dynamique à l'oeuvre à l'échelle macroscopique comportementale et celle plus microscopique de l'activité du système nerveux central (Jantzen & Kelso, 2006).

L'ensemble des travaux présenté dans notre revue scientifique porte sur l'étude de l'émergence de tels patrons comportementaux de coordination comme résultant de l'interaction *coopérative* et/ou *compétitive* entre tous les éléments constituant le système acteur-environnement. Au niveau comportemental, les effets de l'interaction des contraintes perceptives, motrices et cognitives sur la (dé)stabilisation des patrons de coordination ont fait l'objet d'une attention équivalente à celle portée aux processus cérébraux, puisque nos travaux ont été le fruit de l'utilisation complémentaire de techniques d'analyse cinématique et de neuro-imagerie. Ces expériences ont permis notamment de mieux appréhender et d'envisager les capacités d'adaptation du cerveau face au changement des contraintes environnementales dans des tâches de coordination sensorimotrice avec un événement externe rythmique, au sein d'un cadre théorique et expérimental unifié : la *théorie des systèmes dynamiques* (e.g. Kelso & Engström, 2006).

Remerciements

Les travaux présentés dans cet article ont été réalisés depuis plus de 20 ans au sein du *Human Brain and Behavior Laboratory* du *Center for Complex Systems and Brain Sciences* (Florida Atlantic University, Boca Raton, Etats-Unis), de la *University Clinic of Neurology* (Vienne, Autriche) et de *University MRI, Imaging & Diagnostic Centers* (Boca Raton, Etats-Unis). Ils ont pu être réalisés, notamment grâce aux financements du *National Institute for Mental Health* (NIMH Grants MH42900 & MH01386 attribuées à J.A.S.K.). La rédaction du présent article a bénéficié du soutien de la *Fondation de l'Académie des Sciences* (Programme *Initiative Postdoc* attribué à O.O.) et du *Programme Européen d'Excellence Enactive Interfaces* (Financement post-doctoral attribué à J.L.).

Les auteurs tiennent à exprimer leurs vifs remerciements à la **Société de Biologie** ainsi qu'à **Benoît Bardy** (*Université de Montpellier I & Institut Universitaire de France*) pour leur invitation. La rédaction de cet article n'aurait pas été possible sans l'inspiration procurée par les œuvres de **Carl Douglas** (*KFF Academy*) et **Johann Sebastian Bach** (*Saint Thomas School*) ainsi que par les interactions scientifiques aussi fructueuses que nombreuses intervenues au *Center for Complex Systems and Brain Sciences* (*Florida Atlantic University*) avec notamment **Armin Fuchs**, **Rhona Frankel**, **Denise Dorman**, **David Engström**, **H.K. Bill McLean**, **Craig Richter**, **Arpan Banerjee**, **Heather Chapin**, **Jeanna Winchester**, **Theodore Zanto**, **Ajay Pillai**, **Felix Almonte**, **Lina Shehadeh**, **Betty Tuller**, **Phil Fink**, **Cyrille Magne** et **Emmanuelle Tognoli** ainsi que **Viktor Jirsa** (*Centre National de la Recherche Scientifique*), **Fred Steinberg** (*University MRI & Diagnostic Imaging Centers*), **Anders Ledberg** (*Universitat Pompeu Fabra*), **Mukesh Dhamala** (*University of Florida*), **Collins Assisi** (*Salk Institute*), **Dinesh Nair** (*Harvard University*) et **Andrea Brovelli** (*Institut des Neurosciences Cognitives de la Méditerranée*).

Nous remercions particulièrement **Sarah Calvin** (*Université de la Méditerranée*), **Cécile Galléa** (*National Institute for Mental Health*) et **Erwann Michel-Kerjan** (*Wharton School of the University of Pennsylvania & Ecole Polytechnique*) pour leurs commentaires et corrections du manuscrit.

Enfin, les auteurs expriment leur profonde gratitude à **Gonzalo de Guzman** pour avoir mis son talent au service de la science notamment à travers son désormais célèbre : « *it is a matter of symmetry* » qui peut à lui seul constituer le point de départ théorique de tous les travaux présentés dans cet article.

Références

- Abeles M., *Local cortical circuits: An electrophysiological study*. 1982, Springer-Verlag : Berlin.
- Amazeen P.G., Amazeen E.L., & Turvey M.T., Symmetry and the devil. *Journal of Motor Behavior*, 2004, 36, 371-372.
- Anderson P.W., More is different. *Science*, 1972, 177, 393-396.
- Annett J., Motor imagery: perception or action? *Neuropsychologia*, 1995, 33, 1395-417.
- Atlan H., *Entre le cristal et la fumée : Essai sur l'organisation du vivant*. 1979, Seuil : Paris.
- Balasubramaniam R. & Wing A.M., The dynamics of standing balance. *Trends in Cognitive Sciences*, 2002, 6, 531-536.
- Balasubramaniam R., Wing A.M., & Daffertshofer A., Keeping with the beat: movement trajectories contribute to movement timing. *Experimental Brain Research*, 2004, 159, 129-134.
- Bardy B.G., Marin L., Stoffregen T.A., & Bootsma R.J., Postural coordination modes considered as emergent phenomena. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 1999, 25, 1284-1301.
- Bardy B.G., Oullier O., Bootsma R.J., & Stoffregen T.A., Dynamics of human postural transitions. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 2002, 28, 499-514.
- Barsalou L.W., Niedenthal P.M., Barbey A.K., & Ruppert J.A., Social embodiment. *Psychology of Learning and Motivation: Advances in Research and Theory, Vol 43*, 2003, 43, 43-92.
- Bennett M., Schatz M.F., Rockwood H., & Wiesenfeld K., Huygens's clocks. *Proceedings of the Royal Society of London Series A - Mathematical Physical and Engineering Sciences*, 2002, 458, 563-579.
- Bernstein L., *The unanswered question: Six talks at Harvard*. 1976, Harvard University Press : Cambridge.
- Bernstein N., *The coordination and regulation of movements*. 1967, Pergamon Press : Oxford.
- Bressler S.L., Event-related potential. In M.A. Arbib (Ed.) *The handbook of brain theory and neural networks*. (pp. 412-415). 2002, MIT Press : Cambridge.
- Bressler S.L., Cortical coordination dynamics and the disorganization syndrome in schizophrenia. *Neuropsychopharmacology*, 2003, 28, S35-S39.
- Bressler S.L. & Kelso J.A.S., Cortical coordination dynamics and cognition. *Trends in Cognitive Sciences*, 2001, 5, 26-36.
- Brovelli A., Ding M.Z., Ledberg A., Chen Y.H., Nakamura R., & Bressler S.L., Beta oscillations in a large-scale sensorimotor cortical network: Directional influences revealed by Granger causality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101, 9849-9854.
- Carson R.G., Governing coordination. Why do muscles matter? In V.K. Jirsa & J.A.S. Kelso (Eds.) *Understanding complex systems: Coordination Dynamics*. (pp. 141-154). 2004, Springer-Verlag : Berlin.
- Carver F.W., Fuchs A., Jantzen K.J., & Kelso J.A.S., Spatiotemporal analysis of the neuromagnetic response to rhythmic auditory stimulation: rate dependence and transient to steady-state transition. *Clinical Neurophysiology*, 2002, 113, 1921-1931.
- Chen Y.Q., Ding M.Z., & Kelso J.A.S., Long memory processes (1/f(alpha) type) in human coordination. *Physical Review Letters*, 1997, 79, 4501-4504.
- Chen Y.Q., Ding M.Z., & Kelso J.A.S., Origins of timing errors in human sensorimotor coordination. *Journal of Motor Behavior*, 2001, 33, 3-8.
- Cheyne D. & Weinberg H., Neuromagnetic fields accompanying unilateral finger movements - Pre-movement and movement-evoked fields. *Experimental Brain Research*, 1989, 78, 604-612.
- Cisek P., Beyond the computer metaphor: Behaviour as interaction. *Journal of Consciousness Studies*, 2006, 6, 125-142.
- Condon W.S. & Sander L.W., Neonate movement is synchronized with adult speech - Interactional participation and language acquisition. *Science*, 1974, 183, 99-101.

- Crammond D.J., Motor imagery: Never in your wildest dream. *Trends in Neuroscience*, 1997, 20, 54-57.
- Debaere F., Wenderoth N., Sunaert S., Van Hecke P., & Swinnen S.P., Cerebellar and premotor function in bimanual coordination: Parametric neural responses to spatiotemporal complexity and cycling frequency. *Neuroimage*, 2004, 21, 1416-1427.
- Deecke L., Weinberg H., & Brickett P. *Experimental Brain Research*, 2005, 48, 144-148.
- de Guzman G.C., *It is a matter of symmetry*, 2004, Boca Raton, communication personnelle avec les auteurs.
- Diedrich F.J. & Warren W.H., Why change gaits - Dynamics of the walk run transition. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 1995, 21, 183-202.
- Diedrich F.J. & Warren W.H., The dynamics of gait transitions: Effects of grade and load. *Journal of Motor Behavior*, 1998, 30, 60-78.
- Edelman G.M., Naturalizing consciousness: A theoretical framework. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, 100, 5520-5524.
- Edelman G.M., *Wider than the sky: The phenomenal gift of consciousness*. 2004, Yale University Press : New Haven.
- Edelman G.M. & Gally J.A., Degeneracy and complexity in biological systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2001, 98, 13763-13768.
- Engel A.K., Konig P., Kreiter A.K., Schillen T.B., & Singer W., Temporal coding in the visual-cortex - New vistas on integration in the nervous system. *Trends in Neurosciences*, 1992, 15, 218-226.
- Engström D.A., Kelso J.A.S., & Holroyd T., Reaction-anticipation transitions in human perception-action patterns. *Human Movement Science*, 1996, 15, 809-832.
- Erdler M., Mayer D., Kaindl T., Edward V., Windischberger C., Lindinger C., & Deecke L., Supplementary motor area activation preceding voluntary movement is detectable with a whole-scalp magnetoencephalography system. *Neuroimage*, 2000, 11, 697-707.
- Fingelkurts A.A. & Fingelkurts A.A., operational architectonics of the human brain biopotential field: Towards solving the mind-brain problem. *Brain and Mind*, 2001, 2, 261-296.
- Fingelkurts A.A. & Fingelkurts A.A., Making complexity simpler: Multivariability and metastability in the brain. *International Journal of Neuroscience*, 2004, 114, 843-862.
- Fraisse P., L'anticipation de stimulus rythmiques: Vitesse d'établissement et précision de la synchronisation. *L'Année Psychologique*, 1966, 66, 15-36.
- Fraisse P., *Psychologie du rythme*. 1974, Presses Universitaires de France : Paris.
- Fraisse P., Rhythm and tempo. In D. Deutsch (Ed.) *Psychology of music*. (pp. 149-180). 1982, Academic Press : New York.
- Fraisse P. & Ehrlich S., Note sur la possibilité de syncoper en fonction du tempo d'une cadence. *L'Année Psychologique*, 1955, 55, 61-65.
- Fraisse P., Oleron G., & Paillard J., Sur les repères sensoriels qui permettent de contrôler les mouvements d'accompagnement de stimuli périodiques. *L'Année Psychologique*, 1958, 58, 322-338.
- Freeman W.J., Mesoscopic neurodynamics: From neuron to brain. *Journal of Physiology Paris*, 2000, 94, 303-322.
- Friston K.J., Transients, metastability, and neuronal dynamics. *Neuroimage*, 1997, 5, 164-171.
- Fuchs A., Jirsa V.K., & Kelso J.A.S., Theory of the relation between human brain activity (MEG) and hand movements. *Neuroimage*, 2000a, 11, 359-369.
- Fuchs A., Kelso J.A.S., & Haken H., Phase transitions in the human brain: Spatial mode dynamics. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 1992, 2, 917-939.
- Fuchs A., Mayville J.M., Cheyne D., Weinberg H., Deecke L., & Kelso J.A.S., Spatiotemporal analysis of neuromagnetic events underlying the emergence of coordinative instabilities. *Neuroimage*, 2000b, 12, 71-84.
- Georgopoulos A.P., Kalaska J.F., Caminiti R., & Massey J.T., On the relations between the direction of two-dimensional arm movements and cell discharge in primate motor cortex. *Journal of Neuroscience*, 1982, 2, 1527-1537.

- Gibson J.J., *The ecological approach to visual perception*. 1979, Lawrence Erlbaum Associates : Hillsdale.
- Golubitsky M., Stewart I., Buono P.-L., & Collins J.J., Symmetry in locomotor central pattern generators and animal gaits. *Nature*, 1999, 401, 693-695.
- Grillner S., Neurobiological bases of rhythmic motor acts in vertebrates. *Science*, 1985, 228, 143-149.
- Grillner S., The motor infrastructure: From ion channels to neuronal networks. *Nature Reviews Neuroscience*, 2003, 4, 573-585.
- Haken H., *Synergetics: An Introduction*. 1977, Springer-Verlag : Berlin.
- Haken H., *Advanced synergetics*. 1983 Springer-Verlag : Heidelberg.
- Haken H., Kelso J.A.S., & Bunz H., A theoretical-model of phase-transitions in human hand movements. *Biological Cybernetics*, 1985, 51, 347-356.
- Hamalainen M., Hari R., Ilmoniemi R.J., Knuutila J., & Lounasmaa O.V., Magnetoencephalography - Theory, instrumentation, and applications to noninvasive studies of the working human brain. *Reviews in Modern Physics*, 1993, 65, 413-497-
- Hari R. & Salmelin R., Human cortical oscillations: A neuromagnetic view through the skull. *Trends in Neuroscience*, 1997, 20, 44-49.
- Heuninckx S., Wenderoth N., Debaere F., Peeters R., & Swinnen S.P., Neural basis of aging: The penetration of cognition into action control. *Journal of Neuroscience*, 2005, 25, 6787-6796.
- Hummel F. & Gerloff C., Larger interregional synchrony is associated with greater behavioral success in a complex sensory integration task in humans. *Cerebral Cortex*, 2005, 15, 670-678.
- Hugenii C., *Horoloquim oscilatorium*. 1673, Apud F. Muguet : Paris.
- Jantzen K.J., Fuchs A., Mayville J.M., Deecke L., & Kelso J.A.S., Neuromagnetic activity in alpha and beta bands reflect learning-induced increases in coordinative stability. *Clinical Neurophysiology*, 2001, 112, 1685-1697.
- Jantzen K.J. & Kelso J.A.S., Neural coordination dynamics of human sensorimotor behavior: A Review. In V.K. Jirsa & A.R. McIntosh (Eds.) *Handbook on Brain Connectivity*. 2006, Springer-Verlag : Berlin.
- Jantzen K.J., Oullier O., Marshall M.L., Steinberg F.L., & Kelso J.A.S., A parametric fMRI investigation of context effects in sensorimotor timing and coordination. *soumis*, 2006,
- Jantzen K.J., Oullier O., Steinberg F.L., & Kelso J.A.S., Brain areas related to instabilities in sensorimotor coordination as revealed by functional magnetic resonance imaging. *Journal of Sport and Exercise Psychology*, 2004a, 26, S12-S12.
- Jantzen K.J., Steinberg F.L., & Kelso J.A.S., Practice-dependent modulation of neural activity during human sensorimotor coordination: A functional Magnetic Resonance Imaging study. *Neuroscience Letters*, 2002, 332, 205-209.
- Jantzen K.J., Steinberg F.L., & Kelso J.A.S., Brain networks underlying human timing behavior are influenced by prior context. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004b, 101, 6815-6820.
- Jantzen K.J., Steinberg F.L., & Kelso J.A.S., Functional MRI reveals the existence of modality and coordination-dependent timing networks. *Neuroimage*, 2005, 25, 1031-1042.
- Jeannerod M., Mental imagery in the motor context. *Neuropsychologia*, 1995, 33, 1419-1432.
- Jirsa V.K. & Haken H., Field theory of electromagnetic brain activity. *Physical Review Letters*, 1996, 77, 960-963.
- Jirsa V.K. & Kelso J.A.S., Spatiotemporal pattern formation in neural systems with heterogeneous connection topologies. *Physical Review E*, 2000, 62, 8462- 8465.
- Jirsa V.K. & Kelso J.A.S., *Coordinations dynamics: Issues and Trends*. 2004, Springer-Verlag : Berlin.
- John E.R., A field theory of consciousness. *Consciousness and Cognition*, 2001, 10, 184-213.
- Keele S.W., Movement control in skilled motor performance. *Psychological Bulletin*, 1968, 70, 387-403.

- Kelso J.A.S., On the oscillatory basis of movement. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 1981, 18, 63-63.
- Kelso J.A.S., Phase-transitions and critical behavior in human bimanual coordination. *American Journal of Physiology*, 1984, 246, 1000-1004.
- Kelso J.A.S., Behavioral and neural pattern generation: The concept of NBDS. In H.P. Koepchen & T. Huopaniemi (Eds.) *Cardiorespiratory and motor coordination*. (pp. 224-238). 1991, Springer-Verlag : Munich.
- Kelso J.A.S., *Dynamic patterns: The self-organization of brain and behavior*. 1995, MIT Press : Cambridge.
- Kelso J.A.S., The complementary nature of coordination dynamics: Self-organization and agency. *Nonlinear Phenomena in Complex Systems*, 2002, 5, 364-371.
- Kelso J.A.S., Bressler S.L., Buchanan J.J., de Guzman G.C., Ding M., Fuchs A., & Holroyd T., A phase-transition in human brain and behavior. *Physics Letters A*, 1992, 169, 134-144.
- Kelso J.A.S., DelColle J., & Schöner G., Action-perception as a pattern formation process. In M. Jeannerod (Eds.) *Attention and Performance XIII*. (pp. 139-169). 1990, Erlbaum : Hillsdale, NJ.
- Kelso J.A.S. & Engström D.A., *The complementary nature*. 2006, MIT Press : Cambridge, MA.
- Kelso J.A.S., Fink P.W., DeLaplain C.R., & Carson R.G., Haptic information stabilizes and destabilizes coordination dynamics. *Proceedings of the Royal Society of London - B Biological*, 2001, 268, 1207-1213.
- Kelso J.A.S., Fuchs A., Lancaster R., Holroyd T., Cheyne D., & Weinberg H., Dynamic cortical activity in the human brain reveals motor equivalence. *Nature*, 1998, 392, 814-818.
- Kelso J.A.S., Holt K.G., Kugler P.N., & Turvey M.T., On the concept of coordinative structures as dissipative structures: II. Empirical lines of convergence. In G.E. Stelmach & J. Requin (Eds.) *Tutorials in motor behavior*. (pp. 49-70). 1980, North Holland : Amsterdam.
- Kelso J.A.S., Scholz J.P., & Schöner G., Nonequilibrium phase-transitions in coordinated biological motion - Critical fluctuations. *Physics Letters A*, 1986, 118, 279-284.
- Kelso J.A.S., Southard D.L., & Goodman D., On the nature of interlimb coordination. *Science*, 1979, 203, 1029-1031.
- Kristeva R., Cheyne D., & Deecke L., Neuromagnetic fields accompanying unilateral and bilateral voluntary movements - Topography and analysis of cortical sources. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 1991, 81, 284-298.
- Kuhn T., *The structure of scientific revolutions*. 1962, University of Chicago Press : Chicago.
- Kuramoto Y., *Chemical oscillations, waves, and turbulence*. 1984, Springer-Verlag : Berlin.
- Lagarde J., de Guzman G.C., Oullier O., & Kelso J.A.S., Interpersonal interactions during boxing: Data and model. *Journal of Sport & Exercise Psychology*, 2006, 28, S108-S108.
- Lagarde J. & Kelso J.A.S., Binding of movement, sound and touch: Multimodal coordination dynamics. *Experimental Brain Research*, 2006, sous presse.
- Lagarde J., Kelso J.A.S., Peham C., & Licka T., Coordination dynamics of the horse-rider system. *Journal of Motor Behavior*, 2005, 37, 418-424.
- Le Bihan D., Looking into the functional architecture of the brain with diffusion MRI. *Nature Reviews Neuroscience*, 2003, 4, 469-480.
- Le Bihan D., Urayama S., Aso T., Hanakawa T., & Fukuyama H., Direct and fast detection of neuronal activation in the human brain with diffusion MRI. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103, 8263-8268.
- Lopes da Silva F., Neural mechanisms underlying brain waves: From neural membranes to networks. *Electroenceph Clin Neurophysiol*, 1991, 79, 81-93.
- Mace W.M., James J. Gibson's strategy for perceiving: Ask not what's inside your head, but what your head's inside of. In R. Shaw & J. Bransford (Eds.) *Perceiving, acting and knowing*. 1977, Lawrence Erlbaum Associates : Hillsdale .
- Mayville J.M., Bressler S.L., Fuchs A., & Kelso J.A.S., Spatiotemporal reorganization of electrical activity in the human brain associated with a timing transition in rhythmic auditory-motor coordination. *Experimental Brain Research*, 1999, 127, 371-381.

- Mayville J.M., Fuchs A., Ding M.Z., Cheyne D., Deecke L., & Kelso J.A.S., Event-related changes in neuromagnetic activity associated with syncopation and synchronization timing tasks. *Human Brain Mapping*, 2001, 14, 65-80.
- Mayville J.M., Fuchs A., & Kelso J.A., Neuromagnetic motor fields accompanying self-paced rhythmic finger movement at different rates. *Experimental Brain Research*, 2005, 166, 190-199.
- Mayville J.M., Jantzen K.J., Fuchs A., Steinberg F.L., & Kelso J.A.S., Cortical and subcortical networks underlying syncopated and synchronized coordination revealed using fMRI. *Human Brain Mapping*, 2002, 17, 214-229.
- McGarva A.R. & Warner R.M., Attraction and social coordination: Mutual entrainment of vocal activity rhythms. *Journal of Psycholinguistic Research*, 2003, 32, 335-354.
- Mechsner F., A perceptual-cognitive approach to bimanual coordination. In V.K. Jirsa & J.A.S. Kelso (Eds.) *Understanding complex systems: Coordination dynamics*. (pp. 177-195). 2004, Springer-Verlag : Berlin.
- Meyer-Lindenberg A., Ziemann U., Hajak G., Cohen L., & Berman K.F., Transitions between dynamical states of differing stability in the human brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99, 10948-10953.
- Néda Z., Ravasz E., Brechet Y., Vicsek T., & Barabasi A.L., The sound of many hands clapping - Tumultuous applause can transform itself into waves of synchronized clapping. *Nature*, 2000, 403, 849-850.
- Nicolis G. & Prigogine I., *Self-organization in non-equilibrium systems*. 1977, J. Wiley and Sons : New-York.
- Nicolis G. & Prigogine I., *Exploring complexity: An introduction*. 1989, Freeman : New York.
- Nunez P.L. & Srinivasan R., *Electric fields of the brain: The Neurophysics of EEG*. 2005, Oxford University Press : New York.
- Nunez P.L., Wingeier B.M., & Silberstein R.B., Spatial-temporal structures of human alpha rhythms: Theory, microcurrent sources, multiscale measurements, and global binding of local networks. *Human Brain Mapping*, 2001, 13, 125-164.
- Oullier O., Bardy B.G., Stoffregen T.A., & Bootsma R.J., Task-specific stabilization of postural coordination during stance on a beam. *Motor Control*, 2004a, 8, 174-187.
- Oullier O., de Guzman G.C., Jantzen K.J., Lagarde J.F., & Kelso J.A.S., Spontaneous interpersonal synchronization is modulated by the degree of visual coupling. *Journal of Sport & Exercise Psychology*, 2004b, 26, S11-S11.
- Oullier O., de Guzman G.C., Jantzen K.J., & Kelso J.A.S., On context dependence of behavioral variability in inter-personal coordination. *International Journal of Computer Science in Sport*, 2003a, 2, 126-128.
- Oullier O., Jantzen K.J., Steinberg F.L., & Kelso J.A.S., fMRI reveals neural mechanisms common to sensorimotor and bi-manual coordination. *Society for Neuroscience Viewer/itinerary CD-ROM*, 2003b, 714.2.
- Oullier O., Jantzen K.J., Steinberg F.L., & Kelso J.A.S., Neural substrates of real and imagined sensorimotor coordination. *Cerebral Cortex*, 2005, 15, 975-985.
- Oullier O. & Kelso J.A., Neuroeconomics and the metastable brain. *Trends in Cognitive Science*, 2006, sous presse.
- Oullier O., Marin L., Stoffregen T.A., Bootsma R.J., & Bardy B.G., Variability in postural coordination dynamics. In K. Davids, S. Bennett, & K.M. Newell (Eds.) *Movement system variability*. (pp. 25-27). 2006, Human Kinetics : Champaign.
- Pfurtscheller G., Neuper C., & Krausz G., Functional dissociation of lower and-upper frequency mu rhythms in relation to voluntary limb movement. *Clinical Neurophysiology*, 2000, 111, 1873-1879.
- Pikovsky A., Rosenblum M., & Kurths J., *Synchronization: A universal concept in nonlinear science*. 2001, Cambridge University Press : Cambridge.
- Richardson M.J., Marsh K.L., & Schmidt R.C., Effects of visual and verbal interaction on unintentional interpersonal coordination. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 2005, 31, 62-79.

- Roll J.P., Physiologie de la kinesthèse. La proprioception musculaire : sixième sens, ou sens premier ? *Intellectica*, 2003, 36-37, 49-66.
- Salesse R., Oullier O., & Temprado J.J., Planes of motion mediate the coalition of constraints in rhythmic bimanual coordination. *Journal of Motor Behavior*, 2005, 37, 454-464.
- Salmelin R. & Hari R., Spatiotemporal characteristics of sensorimotorneuromagnetic rhythms related to thumb movement. 1994, *Neuroscience* 60, 537-550.
- Schmidt R.A., *Motor control and learning: A behavioral emphasis*. 1982, Human Kinetics Publishers : Champaign.
- Schmidt R.C., Carello C., & Turvey M.T., Phase-transitions and critical fluctuations in the visual coordination of rhythmic movements between people. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 1990, 16, 227-247.
- Schnitzler A. & Gross J., Normal and pathological oscillatory communication in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 2005, 6, 285-296.
- Scholz J.P., Kelso J.A.S., & Schöner G., Nonequilibrium phase-transitions in coordinated biological motion - Critical slowing down and switching time. *Physics Letters A*, 1987, 123, 390-394.
- Schöner G., Jiang W.Y., & Kelso J.A.S., A synergetic theory of quadrupedal gaits and gait transitions. *Journal of Theoretical Biology*, 1990, 142, 359-391.
- Schöner G. & Kelso J.A.S., Dynamic pattern generation in behavioral and neural systems. *Science*, 1988, 239, 1513-1520.
- Skarda C.A. & Freeman W.J., Chaos and the new science of the brain. *Concepts in Neuroscience*, 1990, 1, 275-285.
- Stephan K.M., Binkofski F., Halsband U., Dohle C., Wunderlich G., Schnitzler A., Tass P., Posse S., Herzog H., Sturm V., Zilles K., Seitz R.J., & Freund H.J., The role of ventral medial wall motor areas in bimanual co-ordination - A combined lesion and activation study. *Brain*, 1999, 122, 351-368.
- Stephan K.M., Fink G.R., Passingham R.E., Silbersweig D., Ceballos-Baumann A.O., Frith C.D., & Frackowiak R.S., Functional anatomy of the mental representation of upper extremity movements in healthy subjects. *Journal of Neurophysiology*, 1995, 73, 373-386.
- Steriade M., Pare D., Datta S., Oakson G., & Dossi R.C., Different cellular types in mesopontine cholinergic nuclei related to pontogeniculooccipital waves. *Journal of Neuroscience*, 1990, 10, 2560-2579.
- Stewart I. & Golubitsky M., *Fearful symmetry*. 1992, Penguin Books : London.
- Stoffregen T.A., Flow structure versus retinal location in the optical control of stance. *Journal of Experimental Psychology-Human Perception and Performance*, 1985, 11, 554-565.
- Strogatz S.H., *Nonlinear Dynamics and Chaos*. 2000, Westview Press: Colorado.
- Strogatz S.H., *Sync: The emerging science of spontaneous order*. 2003, Hyperion Press : New York.
- Swinnen S.P., Intermanual coordination: from behavioural principles to neural-network interactions. *Nature Reviews Neuroscience*, 2002, 3, 348-359.
- Swinnen S.P. & Wenderoth N., Two hands, one brain: cognitive neuroscience of bimanual skill. *Trends in Cognitive Sciences*, 2004, 8, 18-25.
- Talairach J. & Tournoux P., *Co-planar stereotaxic atlas of the brain*. 1988, Thieme : New York.
- Tallon Baudry C., Bertrand O., & Fischer C., Oscillatory synchrony between human extrastriate areas during visual short-term memory maintenance. *Journal of Neuroscience*, 2001, 21, 1-5.
- Temprado J.J., A dynamical approach to the interplay of attention and bimanual coordination. In V.K. Jirsa & J.A.S. Kelso (Eds.) *Understanding complex systems: Coordination dynamics*. (pp. 21-39). 2004, Springer-Verlag : Berlin.
- Temprado J.J., & Montagne G., *Les coordinations perceptivo-motrices*. 2001, Armand Colin : Paris.
- Temprado J.J., Swinnen S.P., Carson R.G., Tourment A., & Laurent M., Interaction of directional, neuromuscular and egocentric constraints on the stability of preferred bimanual coordination patterns. *Human Movement Science*, 2003, 22, 339-363.

- Temprado J.J., Zanone P.G., Monno A., & Laurent M., Attentional load associated with performing and stabilizing preferred bimanual patterns. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 1999, 25, 1579-1594.
- Tononi G., Edelman G.M., & Sporns O., Complexity and coherency: integrating information in the brain. *Trends in Cognitive Sciences*, 1998, 2, 474-484.
- Tononi G., Sporns O., & Edelman G.M., A measure for brain complexity - Relating functional segregation and integration in the nervous-system. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1994, 91, 5033-5037.
- Turvey M.T., Coordination. *American Psychologist*, 1990, 45, 938-953.
- Varela F., Lachaux J.P., Rodriguez E., & Martinerie J., The brainweb: Phase synchronization and large-scale integration. *Nature Reviews Neuroscience*, 2001, 2, 229-239.
- von der Malsburg C., Binding in models of perception and brain function. *Current Opinion in Neurobiology*, 1995, 5, 520-526.
- Waldrop M.M., *Complexity: The emerging science at the edge of order and chaos*. 1992, Simon & Schuster : New-York.
- Wilkinson D. & Halligan P., The relevance of behavioural measures for functional-imaging studies of cognition. *Nature Reviews Neuroscience*, 2004, 5, 67-73.
- Winfrey A.T., Biological rhythms and behavior of populations of coupled oscillators. *Journal of Theoretical Biology*, 1967, 16, 15-42.
- Wing A.M. & Kristofferson A.B., Response delays and the timing of discrete responses. *Perception and Psychophysics*, 1973, 14, 5-12.
- Yue G.H., Liu J.Z., Siemionow V., Ranganathan V.K., Ng T.C., & Sahgal V., Brain activation during human finger extension and flexion movements. *Brain Research*, 2000, 856, 291-300.