NNT : 0000AIXM0000

THÈSE DE DOCTORAT

Soutenue à Aix-Marseille Université
le 15 février 2024 par

Chloé SUTTER

Sous nos pieds le cerveau
Surface biomimétique comme technique pour agir sur les mécanismes corticaux de contrôle du mouvement et de l'équilibre

Discipline
Sciences du Mouvement Humain

École doctorale
ED 463 – Sciences du Mouvement Humain

Laboratoire
Laboratoire de Neurosciences Cognitives

Composition du jury

Rochelle ACKERLEY *Examinatrice*
DR CNRS, Aix- Marseille Université

Benoît DELHAYE *Examinateur*
Chercheur, Université catholique de Louvain

Franck DI RIENZO *Rapporteur*
MCU-HDR, Université Claude Bernard Lyon 1

Laurence MOUCHNINO *Directrice de thèse*
PR, Aix-Marseille Université

Jean Jacques TEMPRADO *Président du jury*
PR, Aix-Marseille Université

Sylvie VERNAZZA-MARTIN *Rapportrice*
PR, Université Paris-Nanterre

Frédéric VISEUX *Examinateur*
Podologue-ostéopathe, chercheur associé Université Polytechnique Hauts-de-France

Affidavit

Je soussignée, Chloé Sutter, déclare par la présente que le travail présenté dans ce manuscrit est mon propre travail, réalisé sous la direction scientifique de Laurence Mouchnino, dans le respect des principes d'honnêteté, d'intégrité et de responsabilité inhérents à la mission de recherche. Les travaux de recherche et la rédaction de ce manuscrit ont été réalisés dans le respect à la fois de la charte nationale de déontologie des métiers de la recherche et de la charte d'Aix-Marseille Université relative à la lutte contre le plagiat.

Ce travail n'a pas été précédemment soumis en France ou à l'étranger dans une version identique ou similaire à un organisme examinateur.

Fait à Marseille, le 5 décembre 2023



Cette œuvre est mise à disposition selon les termes de la Licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International.

Liste de publications et participation aux conférences

Liste des publications réalisées dans le cadre du projet de thèse :

1. Sutter, C., Fabre, M., Massi, F., Blouin, J., et Mouchnino, L. (2023). When mechanical engineering inspired from physiology improves postural-related somatosensory processes. *Scientific Reports*, *13*(1), 19495. https://doi.org/10.1038/s41598-023-45381-z

2. Sutter, C., Moinon, A., Felicetti, L., Massi, F., Blouin, J., et Mouchnino, L. (2023). Cortical facilitation of tactile afferents during the preparation of a body weight transfer when standing on a biomimetic surface. Frontiers in Neurology, 14, 1175667. https://doi.org/10.3389/fneur.2023.1175667

3. Sutter, C., Felicetti, L., Torres, J., Louyot, E., Faucheu, J., Witt, A., Cornuault, PH., Carpentier, L., Chatelet, E., Blouin, J., Massi, F., Mouchnino, L. (2023) Reconnecting mental imagery with our own touch-related feedback alleviates sensory gating *(En preparation)*

Liste de publications réalisées dans le cadre de projets annexes à la thèse :

1. Fabre, M., Beullier, L., Sutter, C., Kebritchi, A., Chavet, P., Simoneau, M., Toupet, M., Blouin, J., et Mouchnino, L. (2023). Cortical facilitation of somatosensory inputs using gravity-related tactile information in humans with vestibular hypofunction. *Journal of Neurophysiology*, *130*(1), 155-167. https://doi.org/10.1152/jn.00406.2022

2. Fabre, M., Sainton, P., Sutter, C., Mouchnino, L., et Chavet, P. (2022). Partial Unweighting in Obese Persons Enhances Tactile Transmission From the Periphery to Cortical Areas : Impact on Postural Adjustments. *Frontiers in Human Neuroscience*, *16*, 782028. https://doi.org/10.3389/fnhum.2022.782028

3. Felicetti, L., Sutter, C., Chatelet, E., Latour, A., Mouchnino, L., et Massi, F. (2023). Tactile discrimination of real and simulated isotropic textures by Friction-Induced Vibrations. *Tribology International*, *184*, 108443. https://doi.org/10.1016/j.triboint.2023.108443

Participation aux conférences au cours de la période de thèse :

Communications orales

1. Chloé Sutter, Marie Fabre, Jean Blouin, Laurence Mouchnino : ‘’When mechanical engineering inspired from physiology improves postural-related somatosensory processes while standing on a moving surface’’
   ACAPS (Association des Chercheurs en Activités Physiques et Sportives)_ 27 au 29 octobre 2021 à Montpellier, France

2. Chloé Sutter, Francesco Massi, Jean Blouin, Laurence Mouchnino : ‘’*Potentialisation du transfert des afférences tactiles au niveau cortical lors d’une perturbation de l’équilibre sur une surface biomimétique*’’
   SOFPEL (Société Francophone Posture Equilibre et Locomotion)_ 1 au 3 décembre 2022 à Marseille, France

3. Chloé Sutter, Alix Moinon, Livia Felicetti, Francesco Massi, Jean Blouin, Laurence Mouchnino : *‘’Quand l'ingénierie mécanique inspirée de la physiologie améliore les processus somatosensoriels liés à la posture’’*
   JED (Journée de l’Ecole Doctorale)_ le 26 mai 2023 à Montpellier, France

Communications orales invitées

1. Chloé Sutter, Francesco Massi, Jean Blouin, Laurence Mouchnino *: ‘’Equilibre et locomotion : Quand l'ingénierie mécanique inspirée de la physiologie améliore les processus somatosensoriels liés à la posture’’*
   Journées de Posturologie Clinique, API (Association de Posturologie Internationale)_ 28 au 29 janvier 2023 à Noisy-le-Grand, France

2. Chloé Sutter, Alix Moinon, Livia Felicetti, Francesco Massi, Jean Blouin, Laurence Mouchnino : ‘’*36 quai des orfèvres : When mechanical engineering inspired from physiology improves postural-related somatosensory processes’’*
   iFAB (International Foot and Ankle Biomechanics Society)_ 19 au 22 avril 2023 à Bordeaux, France

Communications affichées

1. Chloé Sutter, Marie Fabre, Jean Blouin, Laurence Mouchnino : ‘’*Be inspired by the biomimetism to recruit an efficient sensorimotor cortical network for postural contro*l’’
   JED (Journée de l’Ecole Doctorale)_ le 3 juin 2022 à Nice, France

2. Chloé Sutter, Marie Fabre, Jean Blouin, Laurence Mouchnino : *‘’Standing on a biomimetic surface forces the involvement of sensorimotor cortical territories’’*
   ISEK (International Society of Electrophysiology et Kinesiology)_ du 22 au 25 juin 2022 à Québec, Canada

3. Chloé Sutter, Marie Fabre, Jean Blouin, Laurence Mouchnino: *‘’Be inspired by the biomimetism to recruit an efficient sensorimotor cortical network for postural control’’*
   ISPGR (International Society of Posture et Gait Research)_ du 3 au 7 juillet 2022 à Montréal, Canada

4. Chloé Sutter, Alix Moinon, Livia Felicetti, Francesco Massi, Jean Blouin, Laurence Mouchnino : *‘’When mechanical engineering inspired from physiology improves postural-related somatosensory processes’’*
   Touch 2023 : Festival of Touch_ du 4 au 7 juillet 2023 à Marseille, France

Résumé

Notre capacité à percevoir les surfaces sur lesquelles nous nous trouvons ou que nous touchons fait intervenir des mécanismes périphériques et corticaux. Les afférences tactiles d'une partie du corps, comme le pied ou la main, sont générées par des déformations transitoires des tissus mous qui se produisent lorsque la peau interagit avec le monde extérieur. Le cerveau traite les informations tactiles afférentes liées à la surface en contact avec le corps afin de préparer et d'exécuter des actions motrices. La stimulation des récepteurs cutanés (i.e., mécanorécepteurs) provient du déplacement relatif de la peau et de la surface en contact, qui provoque des vibrations de différentes gammes de fréquences (vibrations induites par frottement, FIV). Cependant, une grande partie de la recherche dans le domaine du contrôle sensorimoteur a ignoré l'importance de cette interaction mécanique. Nous avons alors émis l'hypothèse qu'une surface biomimétique, inspirée à la fois des mécanorécepteurs et des empreintes digitales et plantaires (i.e., dermatoglyphes), pourrait améliorer le traitement des informations somatosensorielles et optimiser à la fois le contrôle moteur (i.e., l'équilibre, le transfert du poids du corps) et les représentations que les individus se font de leur corps et de l'environnement dans lequel l'action va se dérouler. Nous avons utilisé des techniques d'électroencéphalographie (EEG) et d'analyse du mouvement (e.g., accélération, forces....) pour évaluer la transmission de la périphérie jusqu'au niveau cortical et les processus sensoriels, ainsi que les réponses comportementales induites par ces informations sensorielles. La surface biomimétique s'est avérée la plus efficace pour générer des informations sensorielles fiables, en particulier pour améliorer l'efficacité de la réponse posturale en réaction à des perturbations passives de l'équilibre, notamment dans des conditions avec une charge cognitive élevée. L'avantage de la surface biomimétique par rapport à d'autres surfaces (e.g., striée, lisse) a également été observé en amont de la commande et de l'exécution motrice du mouvement, pendant la phase de planification motrice d'un mouvement auto-généré. L'augmentation du traitement des afférences tactiles pertinentes observée pendant la préparation motrice peut avoir amélioré la représentation du corps dans l'espace et son utilisation pour la planification du mouvement. Enfin, pour évaluer ces représentations motrices basées sur le toucher, nous avons combiné l'imagerie motrice et les approches mécaniques. Les participants ont été invités à s'imaginer explorer une surface tout en maintenant leur index sur un dispositif tactile simulant leur propre FIV enregistré précédemment lors de mouvements naturels. Cela nous a permis de démontrer qu'en fournissant aux participants leur propre retour sensoriel la suppression tactile liée au mouvement est partiellement atténuée pendant l'imagerie motrice. Ce mécanisme a permis de mettre à jour les représentations motrices dont on sait qu'elles s'estompent avec le temps.

Mots clés : EEG, contrôle de l'équilibre, surface biomimétique, mécanorécepteurs, dermatoglyphes , imagerie motrice

Abstract

Our ability to perceive different surfaces onto which we are standing on or that we are touching involves peripheral and cortical mechanisms. Tactile afferents from a body part (e.g., foot or hand) respond to transient deformations of soft tissue that occur when the skin interacts with the external world. The brain processes tactile afferent information related to the contacted surface with the body part to prepare and execute motor actions when standing on or rubbing surfaces. The stimulation of skin receptors (i.e., mechanoreceptors) comes from the relative displacement of the skin and the surface in contact, which evokes vibrations of different frequency ranges (friction induced vibration, FIV). However, much of the research in the field of sensorimotor control has ignored the importance of this mechanical interaction. We hypothesized that a biomimetic surface, inspired by both mechanoreceptors and finger(foot)prints (i.e., dermatoglyphs) characteristics, could improve the processing of somatosensory information and optimize both motor control (i.e., balance, bodyweight transfer) and motor representations that individuals built up of their body and environment in which the action will take place. We used electroencephalographic (EEG) and movement analyses techniques (e.g., acceleration, forces….) to assess the transmission and sensory processes from the periphery to the cortical level and the behavioral responses to the induced sensory information. The biomimetic surface proved to be most effective to generate reliable sensory information, especially for enhancing the efficiency of the postural response in reaction to passive stance perturbations and notably in conditions characterized by high cognitive load. The advantage of the biomimetic surface relative to other surfaces (e.g., grooved, smooth) was also observed upstream from motor command and movement execution, during the motor planning of self-generated motor action. The increase processing of relevant tactile inputs observed during the motor preparation may have enhanced a representation of the body in space and its use for movement planning. Finally, to assess tactile-based motor representations, we combined motor imagery and mechanical approaches by asking participants to image rubbing a surface while holding their index finger on a tactile device simulating the participants' own FIV recorded previously during natural movements. This enabled us to demonstrate that movement-related tactile suppression is partly alleviated during motor imagery by providing participants' own sensory feedback. This mechanism allowed updating motor representations which are known to fade with time.

Keywords: EEG, balance control, biomimetic surface, mechanoreceptors, dermatoglyphs, motor imagery

Remerciements

Je souhaite tout d'abord exprimer mes remerciements les plus chaleureux aux membres de mon jury de thèse. En particulier, je tiens à adresser mes sincères remerciements au Professeure **Sylvie Vernazza-Martin** et au Dr. **Franck Di Rienzo** pour avoir accepté d'expertiser mes travaux et d'y apporter un regard critique. Je tiens également à exprimer ma reconnaissance toute particulière aux Dr. **Rochelle Ackerley**, Dr. **Benoit Delhaye**, Professeur **Jean-Jacques Temprado**, ainsi qu'au Dr. **Frédéric Viseux** pour avoir accepté de faire partie de ce jury de thèse. Je me sens si honorée par votre engagement et votre précieuse contribution, et pour cela, merci du fond du cœur d'être là pour cette étape si spéciale.

Mes remerciements ne seraient rien, sans remercier ma directrice de thèse, le Professeure **Laurence Mouchnino**. C'est donc avec la plus profonde reconnaissance que j'écris ces quelques lignes pour exprimer mes sincères remerciements. Ces années de recherche ont été marquées par ta présence et ton expertise, et il est difficile de mettre en mots toute ma reconnaissance. Merci d'avoir été là à chaque étape de ce parcours. Ta disponibilité, ton soutien constant et tes conseils éclairés ont été des piliers essentiels. Chaque discussion a été une source d'apprentissage, et je me sens privilégiée d'avoir eu la chance de travailler à tes côtés. Avoir été prise sous ton aile scientifique me permets aujourd'hui de prendre mon envol, forte de tous ces enseignements. Merci infiniment pour tout Laurence.

Merci au directeur du laboratoire, le Dr **Thierry Hasbroucq**, pour m'avoir accueilli, ainsi qu'à tous les chercheurs du laboratoire qui ont contribué à rendre cet endroit de travail agréable et chaleureux. Un merci spécial à **Nadia** pour avoir résolu un bon nombre de galères de la team last minute, ainsi qu'à **Didier et Dany**, pour avoir toujours trouvé une bricole pour nous dépanner.

Un merci tout particulier à tous les membres de mon équipe. **Jean**, un grand merci pour ton soutien inestimable tout au long de ma thèse. Ta disponibilité, tes conseils et ta bonne humeur ont été des atouts précieux. Tu as toujours été là quand j'en avais besoin et pour cela je ne t'en serais jamais assez reconnaissante. Ta gentillesse et ta joie quotidienne ont rendu cette aventure de recherche d'autant plus enrichissante. **Marie** je tiens à te remercier du fond du cœur pour ta gentillesse, ta disponibilité et surtout ta capacité à me rassurer au début de cette aventure. Sans ta présence, rien n'aurait été pareil, alors mille merci de m'avoir montré le chemin. **Benjamin**, de simple inconnu à l'arrivée impromptue dans notre équipe, tu es rapidement devenu bien plus que cela. Merci pour ces éclats de rire dans toutes les situations. Derrière ton côté farceur avec tes blagues archi nulles, tu as été d'un soutien infaillible sur lequel j'ai toujours pu compter. Je suis si reconnaissante que tu sois arrivé dans ce laboratoire, car c'est de là que je sors avec un véritable ami. **Antonin**, les quelques mots que je pourrais écrire ici ne suffiraient pas à te remercier pour toutes ces années que nous avons partagées. Tu as été l'ami sur lequel j'ai pu m'appuyer depuis le tout début, alors encore merci, merci et merci (sauf pour les peaux de clémentines qui ont traumatisé Marie Hélène et moi). **Alix**, croiser ton chemin a été un véritable bonheur. Tu as toujours été là, que ce soit dans les moments joyeux ou les périodes plus difficiles, et ta présence a été bien plus précieuse que tu pourrais le penser. Alors merci d'avoir été là et d'être toujours là. **Marieva**, no one can be indifferent to meeting you. Every discussion with you is a precious moment, and your luminous personality is a source of inspiration. Good luck for your new adventure, I'm sure you will excel and reach new heights. **Tom**, bien que toute récente, notre rencontre a été un réel plaisir, je suis honorée de pouvoir te céder mon bureau haha. Je tiens également à remercier tous ceux qui ont fait partie de l'équipe et ont contribué à créer une ambiance chaleureuse

dans notre rez-de-chaussée : Théo, Benjamin, Laura, Enzo, Léa, Juliette, Cécile et tous les autres. Votre présence a rendu cette expérience encore plus spéciale. Un grand merci à **Francesco** et **Livia** pour m'avoir ouvert les portes de leur laboratoire et ainsi m'avoir permis de découvrir leur univers, donnant ainsi lieu à de magnifiques collaborations.

Je tiens à souligner que l'aventure de la thèse ne serait pas la même sans tous les autres doctorants ! **Nathalie**, je crois qu'on habite juste à côté, non ? Merci d'être la personne que tu es, si gentille, attentionnée, et toujours présente. **Sonia**, Dr Soso, merci pour ton sourire et ta joie de vivre qui ont illuminé jusqu'à mon rez-de-chaussée (Pisous de Natacha). **Gaëlle**, merci d'être si drôle et solaire, merci pour tous ces moments partagés. **Lisa**, le calme et la bienveillance, chaque moment avec toi était un réel plaisir. **Julien**, même si tu n'es pas doctorant, je tenais à te remercier tout particulièrement pour ta gentillesse, ton écoute, ta disponibilité et toutes nos pauses repas aux allures de la chaîne *l'Equipe*. Une énorme merci aussi à tous les autres doctorants (et retraités doctorants) ainsi que les post-doctorants du LNC : Lauriane, Célia, Aurélie, Elie, Alia, Estelle, Régis, Sarah, Fabrizio, Mariama, Rebecca, Guillem, Giorgio..

Un immense merci à mon **Seb** et ma team **Playmobils** pour les moments exceptionnels que vous m'avez offerts. Bien au-delà de l'aspect sportif, votre folie bienveillante, votre gentillesse, et votre énergie contagieuse ont été une véritable bouffée d'air frais.

Un sincère merci aussi à mes Amis, quels que soient la distance physique et le temps qui nous séparent. Votre amitié transcende les kilomètres et les années, et votre soutien constant fait toute la différence. Merci d'être présents, que ce soit de près (**Wendy, Titou, Clo, Emilie, Cha, Soso**) ou de loin (**Manon, Adeline, Edwige, Laura, Sarah**).

Pour conclure, je tiens à adresser des remerciements tout particuliers à ma famille. **Maman**, d'avoir toujours été là, de m'avoir soutenu dans tous mes choix sans jamais m'en imposer, ta présence a été mon moteur. **Papa**, merci de m'avoir soutenu, encouragé, et de m'avoir apporté ton soutien sans faille. Merci à vous deux pour votre amour infini, vous êtes les piliers de cette réussite alors cette thèse c'est aussi un peu la vôtre. Je ne peux pas parler de piliers sans mentionner mon frère, Xavier, et ma sœur, Jadou. **Xavier**, "loin des yeux, près du cœur", cela n'a jamais pris autant de sens que depuis que je suis partie, merci de rendre cette distance moins pénible. Tu as été le premier à croire en moi et à me donner la force nécessaire pour affronter toutes les aventures de la vie. **Jadou**, les mots me semblent bien trop petits, tu es une source infinie de joie, de soutien et de bonheur. Merci, d'être cette petite sœur extraordinaire que tu es. Ta présence est un cadeau précieux. Merci de me soutenir inconditionnellement dans tous mes projets. Tu es la première à me relever quand la vie me fait trébucher merci de toujours être là, de partager avec moi les rires, les larmes, les moments de bonheur et les épreuves. **Arthur, Lélé** et **Ade**, merci d'apporter votre soleil dans ma vie, je suis reconnaissante d'avoir une famille aussi exceptionnelle. Sans oublier ma ''famille de cœur'' **Dagi, Guy, Tom, Emeline, Emile, Anne et Jimmy** qui m'a toujours fait me sentir soutenu et car chaque moment partagé avec vous a été un rappel que la vie est faite de moments précieux.

Eddy, Que serait ces mots de reconnaissance sans toi ? Merci de tout partager avec moi, surtout nos moments simples qui rendent notre quotidien si spécial et ça même à 700km. Ton amour est mon refuge, ma force, et la source de tant de joie. Les mots ne suffiront pas ici, mais si je te dis simplement merci d'être toi, merci d'être là tu comprendras tout, à toutes les belles aventures qui nous attendent.

Liste des abréviations

CM : Centre de masse

CP : Centre de pression

CG : Centre de gravité

A/P : Antéro/Postérieur

M/L : Médio/Latéral

SNC : Système Nerveux Central

SMA : Aire motrice supplémentaire

FA : Fast Adapting (Adaptation Rapide)

SA : Slow Adapting (Adaptation Lente)

FIV : Vibrations induites par frottement

FFT : Transformée de Fourier rapide

DSP : Densité spectrale de puissance

S1 : Cortex somatosensoriel primaire

S2 : Cortex somatosensoriel secondaire

PPC : Cortex pariétal postérieur

SPL : Lobule pariétal supérieur

IPL : Lobule pariétal inférieur

TPJ : Jonction temporo-pariétale

SEP : Potentiel évoqué somatosensoriel

VPL : Noyau ventral postérolatéral

M1 : Cortex moteur primaire

EBA : Aire extrastriée

BA : Aire de Brodmann

PV : Aire pariétale ventrale

TMS : Stimulation magnétique transcrânienne

ACC : Cortex cingulaire antérieur

ERD : Désynchronisation liée à un évènement

ERS : Synchronisation liée à un évènement

AVC : Accident vasculaire cérébral

Liste des figures

Figure 1. Stabilogramme classique illustrant les mouvements du centre de pression (CP) d'un individu jeune et en bonne santé pendant une période de 30 secondes en position debout calme. Les déplacements latéraux sont représentés sur l'axe horizontal (x) et les déplacements avant-arrière sont représentés sur l'axe vertical (y). D'après Collins & De Luca, 1993

Figure 2. A) Mécanisme d'inversion/éversion au niveau des chevilles pour le contrôle postural (ML). B) Mécanisme de charge/ décharge au niveau des hanches pour le contrôle postural ML. D'après Bonnet & Rougier 2016

Figure 3. Enregistrement typique de 40 secondes d'un sujet se tenant tranquillement debout. Centre de pression (COP) et centre de masse (COM) dans la direction antéro/postérieure (A/P). D'après Winter et al., 2001

Figure 4. Stabilogramme classique illustrant les mouvements du centre de pression (CP). Représentation des petites oscillations en bleu et des grandes en rouge. D'après Collins & De Luca, 1993

Figure 5. A) Organisation spatiale des mécanorécepteurs cutanés sur la plante du pied. B) Visualisation des champs récepteurs, où chaque ellipse symbolise un champ récepteur d'un mécanorécepteur. D'après Strzalkowski et al., 2018

Figure 6. Illustration de l'organisation des différents mécanorécepteurs cutanés. D'après Zimmerman et al., 2014

Figure 7. Aperçu schématique de la distribution des points de contact sur une surface non texturée (gauche) et biomimétique (droite). Inspiré de Van Kuilenburg et al., 2015

Figure 8. Structure osseuse du pied

Figure 9. Diagramme de pression maximale typique pour une posture normale. Le rouge indique des valeurs de pression plantaire maximale plus élevées et le bleu des valeurs de pression plantaire maximale moins élevées. D'après Buldt et al., 2018

Figure 10. Exemple de dermatoglyphes

Figure 11. A) Photographies de bouts de doigts présentant les trois motifs de base, de gauche à droite : arc, boucle et verticille. B) la représentation des triradii selon le motif. Les verticilles ont deux triradii, les boucles en ont un et les arcs n'en ont aucun. D'après Miller & Giroux, 1966 et Fogle, 1990

Figure 12. Représentation schématique du contact entre la peau, marquée de dermatoglyphes, et une surface texturée. Inspiré de Van Kuilenburg et al., 2015

Figure 13. Signaux de forces mesurés avec le capteur biomimétique pour une peau lisse (bleu) et une peau avec empreintes (rouges) en fonction de la distance u parcourue par le substrat. D'après Scheibert et al., 2009

Figure 14. Spectres de puissance normalisés obtenus par transformée de Fourier pour le capteur biomimétique en rouge et lisse en bleu. D'après Scheibert et al., 2009

Figure 15. Effet de l'orientation des crêtes. D'après Supplementary Materials Scheibert et al., 2009

Figure 16. Mesures de l'espacement des crêtes épidermiques plantaires(n=20). Chaque point représente une donnée individuelle, offrant un aperçu de la variabilité au sein de l'échantillon

Figure 17. A) Trois vues de la surface biomimétique (crédit photo : Livia Felicetti). B) Motifs des dermatoglyphes présents au niveau de la main et du pied et celui constituant la surface biomimétique. Toutes les images obtenues avec le microscope Kayence.

Figure 18. Le cheminement de l'information cutanées plantaires. D'après Bear et al., 2002

Figure 19. Les potentiels évoqués somatosensoriels (SEP) enregistrés à partir de S1 chez le macaque ont une amplitude réduite lorsque le stimulus est appliqué pendant le mouvement (flexion du coude en réponse à un signal visuel de départ). La réponse au repos (sans mouvement) est également illustrée. D'après Jiang et al., 1990

Figure 20. *A-B :* évolution temporelle de la modulation de l'amplitude des SEP déclenchés par une stimulation périphérique enregistrée au niveau du lemniscus médian (ML), du noyau ventral postérolatéral (VPL) et de S1 en relation avec des mouvements actifs (A) et passifs (B) du coude. C-D : évolution temporelle de la modulation des SEP de S1 provoquée par la stimulation du ML et du VPL (sites d'enregistrement de A-B) en relation avec des mouvements actifs (C) et passifs (D). Les données sont toutes alignées sur le début du mouvement ; le début approximatif de l'activité EMG est indiquée pour les mouvements actifs (à gauche). D'après Chapman, 1994

Figure 21. Schéma des composantes associées à l'exécution d'un mouvement volontaire

Figure 22. Schéma des composantes associées lors de l'imagerie motrice

Figure 23. Représentation des régions constituant le PPC. Vue externe et interne de l'hémisphère gauche

Avant-propos

Le maintien de l'équilibre est un processus essentiel qui repose d'une part, sur la stimulation des mécanorécepteurs de la peau et d'autre part, au niveau cérébral, sur les processus de traitement de la réponse évoquée par cette stimulation. Pourtant, il est frappant de constater que la recherche dans le domaine du contrôle sensorimoteur a souvent négligé l'aspect mécanique de l'interaction entre le corps et la surface. De manière similaire, les études en ingénierie et en mécanique des surfaces ont généralement ignoré les mécanismes cérébraux sous-jacents au traitement des stimuli tactiles périphériques.

C'est dans ce contexte que cette thèse a vu le jour, avec pour objectif principal de relier la mécanique de l'interaction pied/surface à l'activité cérébrale. Mon projet de thèse s'est inscrit au sein du Laboratoire de Neurosciences Cognitives, bénéficiant des ressources scientifiques du GDR Tact (https://www.gdr.tact.uha.fr/).

Ce travail de recherche va être présenté en plusieurs sections. Une introduction générale explorera le système de contrôle postural puis mettra en évidence l'importance des afférences tactiles plantaires et la présence des empreintes plantaires (i.e., dermatoglyphes) dans l'interaction mécanique pied-surface. Cette démarche nous permettra de mettre progressivement en lumière **les caractéristiques principales** qui ont guidé le développement de la surface biomimétique. Nous porterons ensuite notre intérêt sur le traitement cortical des afférences tactiles. Les **hypothèses de travail** seront également présentées au fil de cette introduction puis examinées à travers la présentation des quatre expérimentations de cette thèse qui ont donné lieu à 3 articles scientifique. Enfin dans une dernière partie, nous discuterons plus longuement de l'ensemble de ces études.

L'ensemble de cette thèse vise à enrichir notre compréhension de la relation entre l'activité cérébrale et l'interaction mécanique, ouvrant ainsi de nouvelles perspectives dans les domaines des neurosciences, de l'ingénierie et du contrôle postural.

Table des matières

Liste de publications et participation aux conférences 3
Résumé 6
Abstract 7
Remerciements 8
Liste des abréviations 10
Liste des figures 11
Avant-propos 13

INTRODUCTION GENERALE 16

1. Le système de contrôle postural 17
1.1 Les oscillations posturales en position debout 18
1.2 La combinaison d'une approche mécanique et neuromusculaire 20
1.3 Les oscillations posturales préservent la sensibilité tactile des pieds 22

2. L'importance des afférences tactiles plantaires dans le contrôle postural 24
2.1 Les mécanorécepteurs plantaires 25
2.1.1 Leurs propriétés d'adaptation 25
2.1.2 Leurs champs récepteurs 27
2.1.3 Leurs localisations dans la peau semblent être le reflet de leur fonction 28
2.2 Réduction des afférences tactiles 32
2.3 Stimulation des afférences tactiles 35
2.4 La modification des caractéristiques du support 37

3. L'interaction pied-surface : processus clé pour la transmission des afférences tactiles 39
3.1 La fonction et la structure du pied 39
3.2 Exploration approfondie de la structure cutanée : les dermatoglyphes 41
3.3 Les vibrations induites par frottement 43
3.3.1 La mesure des vibrations induites par frottement 44
3.3.2 L'analyse des vibrations induites par frottement 44
3.3.3 Surfaces isotropes et périodiques 45
3.4 Le rôle des dermatoglyphes dans la modulation du contact 46

4. Une approche biomimétique de l'ingénierie appliquée à la conception de surfaces 52

5. Traitement cortical des afférences tactiles 54
5.1 De la périphérie au niveau cortical 54
5.2 Réseaux corticaux du traitement des afférences tactiles 55
5.2.1 La voie tactile centrale vers le cortex somatosensoriel 55
5.2.2 Les voies tactiles thalamocorticales 57
5.3 Modulation des afférences tactiles 58
5.3.1 Modulation par le contexte attentionnel 59
5.3.2 Modulation par le mouvement 61
5.3.3 Modulation par l'imagerie motrice 67

Contributions experimentales 72
Etude 1 73
Etude 2 89
Etude 3 102

DISCUSSION & PERSPECTIVES 127
Optimisation du contact au service de la transmission sensorielle 129
Un réseau cortical distinct pour le contrôle de l'équilibre 132
Des informations pertinentes pour la réalisation de la tâche 135
Pertinence dans un contexte de mouvement Passif 135
Pertinence dans un contexte de mouvement Actif 138
Pertinence dans un contexte d'imagerie motrice 141

CONCLUSION GENERALE 148

Bibliographie 149
Annexes 170

INTRODUCTION GENERALE

1. Le système de contrôle postural 17
2. L'importance des afférences tactiles plantaires dans le contrôle postural 24
3. L'interaction pied-surface : processus clé pour la transmission des afférences tactiles 39
4. Une approche biomimétique de l'ingénierie appliquée à la conception de surfaces 52
5. Traitement cortical des afférences tactiles 54

1. Le système de contrôle postural

La posture remplit deux fonctions principales. Tout d'abord, elle assure une fonction mécanique d'antigravité en établissant une posture de base qui contribue à maintenir l'équilibre statique. Elle sert ensuite de point de référence pour percevoir et interagir avec le monde extérieur (Massion, 1994).

Lorsqu'une personne se tient debout, de manière apparemment statique, des fluctuations spontanées de la position du centre de masse (CM) de son corps se manifestent, phénomène couramment désigné sous le nom **d'oscillations posturales.** Les premières observations de ce phénomène remontent à 1860, lorsque Vierordt a effectué des enregistrements en utilisant un dispositif des plus originaux : un casque équipé d'une plume attachée à son sommet, qui grattait une feuille enduite de noir de fumée fixée au plafond. Ces enregistrements ont révélé que même lorsque le sujet semblait statique (pieds joints et immobile en apparence), le sujet présentait des oscillations posturales continues. Cependant pour être plus exacte, il a en fait ici mesuré la variation du centre de pression (CP). Depuis les années 1970, les plateformes de force sont utilisées pour mesurer directement la position du CP, tandis que le calcul de la position du CM nécessite l'application de méthodes indirectes (comme décrit dans la revue de Zatsiorsky & King (1997). Dans la littérature actuelle, le terme "oscillations posturales" est couramment utilisé pour décrire les variations de la position du CP, c'est ainsi que nous l'emploierons *(Figure 1)*.

Centre de Pression, Centre de Masse, Centre de Gravité ?

Quand nous sommes debout le corps est soumis à l'action de la gravité et aux forces de réaction des appuis au sol. La résultante des forces de réaction appliquées sur la surface d'appui défini le **centre de pression (CP)**. Le **centre de masse (CM)** correspond à un point équivalent à la masse corporelle totale dans le système de référence global et de la moyenne pondérée du CM de chaque segment du corps dans l'espace. Si le champ de pesanteur est uniforme, la projection verticale du CM sur le sol est souvent appelée **centre de gravité (CG)** (Winter, 1995).

Il apparaît ainsi que le contrôle de l'équilibre, malgré une apparente immobilité, est un processus qui est dynamique (Hellebrandt, 1938). Au fil des années, plusieurs modèles ont été développés pour essayer de comprendre ce processus dynamique en termes de biomécanique et de contrôle sensorimoteur.

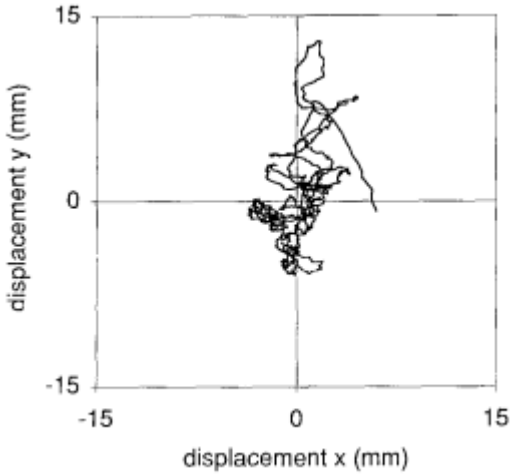


Figure 1. Stabilogramme classique illustrant les mouvements du centre de pression (CP) d'un individu jeune et en bonne santé pendant une période de 30 secondes en position debout calme. Les déplacements latéraux sont représentés sur l'axe horizontal (x) et les déplacements avant-arrière sont représentés sur l'axe vertical (y). D'après Collins & De Luca, 1993

1.1 Les oscillations posturales en position debout

L'un des premiers cadres théoriques qui offre une explication des oscillations du corps en position debout est le modèle biomécanique du pendule inversé (Gurfinkel, 1973 ; Massion,1994 ; Winter, 1995 ; Winter et al., 2003). Dans ce modèle, le corps est envisagé comme un pendule constitué d'un segment rigide capable d'osciller autour de l'articulation de la cheville. Ces oscillations donnent lieu à la modélisation du corps humain sous la forme d'un pendule inversé. Dans le plan sagittale (antéro/postérieur ; A/P) le couple de flexion dorsale et plantaire de la cheville sera principalement sollicité tandis quand dans le plan frontale (médio/latéral ; M/L) cela sera le couple inverseurs/ éverseurs de cheville (Winter, 1995). Dans un tel modèle, les déplacements du CM et du CP peuvent être considérés comme un jeu de poursuite où les mouvements de l'un sont poursuivis ou traqués par les mouvements de l'autre pour éviter le déséquilibre. La différence entre le CM et le CP sera proportionnelle à l'accélération horizontale du CM. Cette différence est considérée comme le signal d'erreur dans le système de contrôle de l'équilibre qui est à l'origine de l'accélération horizontale du CM qui permet de contrôler les mouvements du corps dans l'espace (Winter, 1995).

En se fondant sur le modèle du pendule inversé, on a longtemps supposé que le contrôle postural s'exerce principalement au niveau des chevilles (McCollum & Leen, 1989). Mais ceci n'est en réalité que partiellement exact puisqu'il a été mis en évidence que le contrôle dominant dans la direction (M/L) se fait grâce au couple abducteurs/adducteurs de la

hanche (Winter et al., 1993, 1998). Cette stratégie de contrôle postural s'assimile à un mécanisme de **charge/décharge** du poids du corps *(Figure 2)* sur les appuis sans finalement nécessiter de mouvement rotatoire autour des chevilles. Cette composante semble avoir une contribution nettement plus importante que le mécanisme d'inversion/éversion de la cheville (Bonnet et al., 2014).

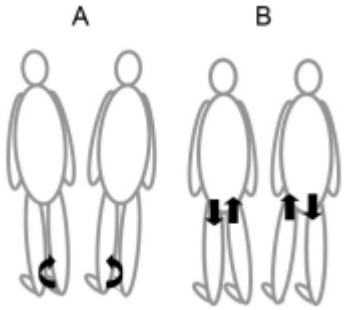


Figure 2. A) Mécanisme d'inversion/éversion au niveau des chevilles pour le contrôle postural (ML). B) Mécanisme de charge/ décharge au niveau des hanches pour le contrôle postural (ML). D'après Bonnet & Rougier, 2016

Ce modèle de pendule inverse présente donc ses limites, puisqu'il représente une simplification assez prononcée de la réalité. De plus, certaines incohérences surgissent lorsque l'approche physiologique du contrôle moteur se confronte aux modèles biomécaniques. Dans une étude menée par Barin en 1989, une comparaison entre les modèles de simple, double, triple et quadruple pendule inversé a été effectuée. Les conclusions de cette étude ont révélé que le **modèle de double pendule** présente un équilibre satisfaisant entre la complexité et la capacité à représenter fidèlement les mouvements en position debout.

L'organisation centrale du contrôle de l'équilibre repose sur des interactions complexes entre les forces externes comme la gravité, les propriétés mécaniques du corps et les forces neuromusculaires (Massion, 1994). Le contrôle de l'équilibre trouve ainsi sa synergie dans une approche conjointe, à la fois mécanique et neuromusculaire.

1.2 La combinaison d'une approche mécanique et neuromusculaire

Les mécanismes à l'origine du contrôle des oscillations posturales ont suscité de nombreuses investigations. Il y a eu une proposition de régulation mécanique qui accorde une importance primordiale à l'élasticité des structures impliquées dans l'articulation de la cheville (Winter et al., 1998, 2001). Cette interprétation implique que la rigidité mécanique des muscles activés en combinaison avec le tendon et le pied est suffisamment importante pour contribuer à la stabilisation du pendule et, est presque suffisante pour annuler les effets de rétroaction de la gravité (Loram & Lakie, 2002a). Il y a deux arguments majeurs qui vont dans le sens de cette hypothèse. Le premier repose sur le fait que les oscillations du centre de pression (CP) et du centre de masse (CM) soient synchrones *(Figure 3)*. Par conséquent, elles ne correspondent pas à un contrôle neurologique actif, car les délais de réaction sont généralement de l'ordre de 50 à 70 millisecondes (Winter et al., 2003). Ces oscillations demeurent également en deçà du niveau nécessaire pour activer les récepteurs visuels, vestibulaires et articulaires (Fitzpatrick & McCloskey, 1994 ; Simoneau et al., 1996 ; Winter et al., 1993). Par conséquent elles ne sont pas en mesure d'informer les centres nerveux supérieurs sur les phénomènes oscillatoires.

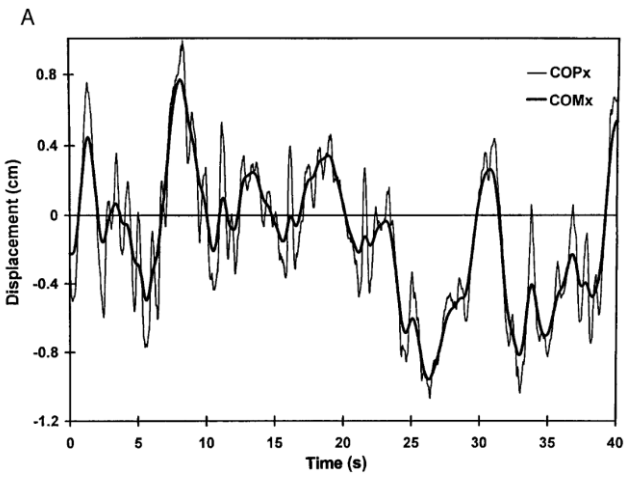


Figure 3. Enregistrement typique de 40 secondes d'un sujet se tenant tranquillement debout. Centre de pression (COP) et centre de masse (COM) dans la direction antéro/postérieure (A/P). D'après Winter et al., 1998

Cependant, cette hypothèse de régulation mécanique a été remise en question. En premier lieu, elle semble écarter les composantes du mécanisme de charge/décharge induite par la **hanche** qui agit dans l'axe M/L, et ce, avec une contribution nettement plus importante que le mécanisme d'inversion/éversion de la cheville (Bonnet et al., 2014). Ensuite, Selon Morasso & Schieppati (1999), les relations synchrones entre les signaux du CM et le CP *(Figure 3)* résultent des lois physiques et ne peuvent pas être utilisées comme preuve en faveur d'une théorie de contrôle. De plus, cette corrélation exclut totalement la possibilité d'un contrôle actif ou réactif de l'équilibre en raison des retards dans la rétroaction sensorielle, ce qui n'est

que partiellement exact. L'effet principal des retards dans la boucle de rétroaction n'est pas le décalage entre le contrôle et la variable contrôlée, mais plutôt la déstabilisation globale du système contrôlé, qui est intrinsèquement instable. Par conséquent, en accordant une importance fonctionnelle aux mécanismes actifs, il doit y avoir quelque chose dans le système de contrôle qui compense les retards initiaux en ne rejetant pas pour autant entièrement le modèle de contrôle de l'approche mécanique. La synchronisation entre CM et CP découlerait ainsi nécessairement des lois physiques une fois que le système a été stabilisé.

Dans ce sens, certaines études ont ainsi mis en évidence que la rigidité intrinsèque de la cheville, fondement de l'hypothèse mécanique était insuffisante pour stabiliser la posture (Morasso & Sanguineti, 2002 ; Loram & Lakie, 2002a,b). Ces auteurs ont présenté des preuves de l'importance accrue de mécanismes actifs et ont avancé une hypothèse de nature neuromusculaire (Collins & De Luca, 1993 ; Morasso & Schieppati, 1999 ; Peterka et al., 2002, 2004). Selon cette perspective des mécanismes neuromusculaires seraient impliqués dans la régulation des oscillations posturales pouvant ainsi permettre de passer d'un contrôle en **boucle ouverte** à un **contrôle en boucle fermée** (Collins & De Luca, 1993). Dans le modèle en boucle ouverte, le CP est autorisé à se déplacer librement selon une trajectoire déterministe sans rétroaction sensorielle en temps réel. Cela signifie que les oscillations posturales ne sont pas ajustées en fonction des informations sensorielles. A mesure que l'amplitude des oscillations augmente, il y a un risque que le système entre en résonance avec sa fréquence naturelle, ce qui pourrait entraîner une amplification des oscillations et conduire à une instabilité du système. Pour résoudre ce problème, une solution consiste à passer à un modèle en boucle fermée où le SNC va utiliser les retours sensoriels pour ajuster les réponses posturales de manière adaptée.

Il semble donc que cette approche de contrôle en boucle ouverte/fermée, formulée par Collins & De Luca en 1993, permette une certaine marge de tolérance dans le contrôle de l'équilibre. Cette approche a ainsi évolué pour tenir compte des délais inhérents aux boucles de rétroaction et simplifier la tâche d'intégration de grandes quantités d'informations sensorielles lorsque le système n'est pas menacé d'instabilité. Nous allons maintenant nous pencher sur un phénomène particulièrement captivant où il a été observé que les faibles oscillations, de temps à autre interrompues par des oscillations de grande amplitude (Collins & De Luca, 1993), semblent refléter un mécanisme actif fonctionnel (Fabre et al., 2021).

1.3 Les oscillations posturales préservent la sensibilité tactile des pieds

Les oscillations posturales revêtent une importance cruciale en ce qui concerne le contrôle de l'équilibre et notamment pour recueillir des informations sensorielles (Latash et al., 2003 ; Mochizuki et al., 2006). Ces variations de pression sous les pieds, provoquent une déformation de la peau résultant de l'interaction mécanique entre les surfaces en contact (i.e., la peau des pieds et la surface d'appui), sous l'influence de la force gravitaire exercée sur la masse corporelle. Bien que les forces de cisaillement engendrées par ces déformations soient relativement faibles par rapport à la force du poids lors d'une station debout naturelle et immobile, elles sont détectées par les récepteurs tactiles, appelés **mécanorécepteurs** (Morasso & Schieppati, 1999). En effet, ces forces de cisaillement et les déformations transitoires de la peau activent ces mécanorécepteurs présents dans la peau, ce qui permet au cerveau de percevoir la direction et l'amplitude des oscillations posturales avant qu'elles ne soient détectées par d'autres systèmes sensoriels tels que la vision, le vestibule ou encore la proprioception (Mouchnino & Blouin, 2013).

Un aspect intéressant réside dans la dynamique d'oscillation du CP. Les déplacements du CP, généralement de petites amplitudes, sont parfois interrompus par des oscillations de grande amplitude (*Figure 4*) (Collins & De Luca, 1993 ; Duarte & Zatsiorsky, 1999 ; Riley et al., 1997). Cette observation a généralement été interprétée comme la réponse du système de contrôle postural à une perturbation soudaine de l'équilibre (Lord et al., 1999), avec une tentative de minimisation de ces oscillations. Cependant, une autre perspective a été envisagée, suggérant que les grandes oscillations représentent en réalité une réponse fonctionnelle du système postural visant à réactiver les entrées sensorielles tactiles informant sur l'état d'équilibre du corps. Cette hypothèse est étayée par des études démontrant que l'augmentation de l'amplitude du déplacement du CP peut améliorer la transmission sensorielle, notamment lorsque le mouvement du CM est restreint (Carpenter et al., 2010 ; Murnaghan et al., 2011). Dans l'étude de Carpenter et collaborateurs en 2010, les

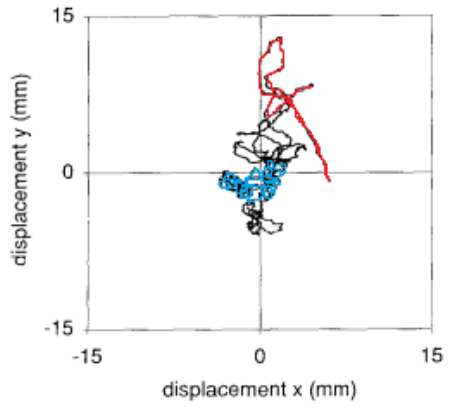


Figure 4. Stabilogramme classique illustrant les mouvements du centre de pression (CP). Représentation des petites oscillations en bleu et des grandes en rouge. D'après Collins & De Luca, 1993

déplacements du CP semblaient principalement destinés à stimuler les récepteurs cutanés plantaires du fait de l'absence d'autres afférences sensorielles provenant d'autres systèmes (tels que les systèmes vestibulaire, visuel et proprioceptif). Une étude récente menée dans mon équipe par Fabre et collaborateur en 2021 a confirmé cette idée en montrant que les grandes oscillations observées lors d'une station debout calme reflètent des réponses fonctionnelles du système postural visant à contrer l'adaptation des récepteurs cutanés de la plante des pieds. Dans cette étude, il a été observé qu'environ 200 ms avant l'apparition de ces grandes oscillations, les oscillations posturales présentaient des amplitudes plus faibles que celles précédant les petites oscillations, générant ainsi une compression soutenue dans la sole plantaire. Les analyses des sources corticales associées ont révélé qu'au cours de cet intervalle, l'activité des zones somatosensorielles diminuait, tandis que l'activité des zones corticales impliquées dans la planification motrice, telles que l'aire motrice supplémentaire (SMA) et le cortex préfrontal dorsolatéral, augmentait. Ces observations suggèrent que les grandes oscillations observées lors de la station debout calme représentent un comportement fonctionnel auto-généré visant à relâcher la compression de la peau pour réactiver les mécanorécepteurs. Ceci est corroboré avec l'augmentation en amplitude du potentiel cortical $P_{50}N_{90}$, qui reflète la quantité de transmission sensorielle au niveau cortical pendant les grandes oscillations par rapport aux petites, suggérant une meilleure transmission sensorielle.

En résumé, ces observations soulignent ainsi l'importance des oscillations posturales dans le maintien de la stabilité corporelle (Carpenter et al., 2010 ; Latash et al., 2003 ; Murnaghan et al., 2011 ; Riley et al., 1997). Elles mettent aussi en évidence comment la dynamique du CP va jouer un rôle clé dans l'amélioration de la transmission des informations tactiles plantaires, cruciales pour le contrôle de l'équilibre (Fabre et al., 2021).

2. L'importance des afférences tactiles plantaires dans le contrôle postural

La régulation de l'équilibre dépend de l'interaction complexe de diverses entrées sensorielles provenant de systèmes variés tels que le système visuel, vestibulaire, proprioceptif et cutané. La suppression d'une de ces entrées sensorielles conduit à une augmentation de l'amplitude des oscillations posturales (Duarte & Zatsiorsky, 2002 ; Magnusson et al., 1990), mettant ainsi en relief leur rôle essentiel dans la modulation de l'activité des différents muscles responsables de la régulation des oscillations posturales (Dietz et al., 1993 ; Peterka, 2002). Cependant, il est important de noter que chaque type d'afférence sensorielle contribue de manière relative avec un niveau de sollicitation fluctuant selon le contexte. Dans le cadre du contrôle de l'équilibre, la sole plantaire est la première interface pour transmettre les variations de pression induites par les oscillations posturales (Morasso & Schieppati, 1999). De ce fait les mécanorécepteurs sont les premiers à être stimulés par les mouvements relatifs entre le pied et la surface d'appui, fournissant ainsi des informations cruciales pour le contrôle de l'équilibre. Les mécanorécepteurs émergent ainsi en tant que structures sensorielles essentielles, révélant l'intrigante manière dont les êtres vivants perçoivent et répondent aux diverses sollicitations mécaniques qui les entourent. Ces récepteurs spécialisés agissent comme des sentinelles sensorielles qui traduisent les informations provenant du monde extérieur en informations électriques transmises au niveau cortical.

Leur importance est notamment démontrée par l'altération du contrôle de l'équilibre chez les animaux (par exemple, les chats) et les humains après une perte du feedback cutané plantaire (Bouyer & Rossignol, 2003 ; Menz et al., 2004 ; Stapley et al., 2002). Une autre preuve de l'importance du retour sensoriel plantaire provient d'une étude révélant que les individus sont capables d'ajuster leur réaction posturale en réponse à une stimulation tactile proche du seuil, provoquée par une légère accélération latérale de la surface d'appui, avant même que les informations vestibulaires ou proprioceptives n'interviennent (Mouchnino & Blouin, 2013). Grâce à une méthode d'anesthésie hypothermique de la sole plantaire Perry et collaborateurs (2000) ont mis en évidence que même lors de plus grandes perturbations telles qu'une translation inattendue entraînant un pas de rattrapage, les récepteurs tactiles plantaires jouent un rôle qui ne peut être compensé par d'autres systèmes sensoriels.

2.1 Les mécanorécepteurs plantaires

Les mécanorécepteurs sont répartis sur l'ensemble de la sole plantaire *(Figure 5)*, on en distinguera 4 types : **corpuscules de Meissner, corpuscules de Pacini, disques de Merkel et corpuscules de Ruffini**, qui seront tous capables de répondre à différents types de stimuli. Ils peuvent être classés selon leur seuil d'activation, leur vitesse de conduction, … Nous nous intéresserons ici principalement à leur classification selon les caractéristiques de leur **propriété d'adaptation** en réponse à un stimulus (i.e., lent ou rapide), de leur **champ récepteur** (i.e., restreint ou étendu), et de leur **localisation dans la peau** (i.e., surface ou profondeur) (Johansson & Vallbo, 1983 ; Ribot-Ciscar et al., 1989 ; Vallbo & Johansson, 1984 ; Vedel & Roll, 1982).

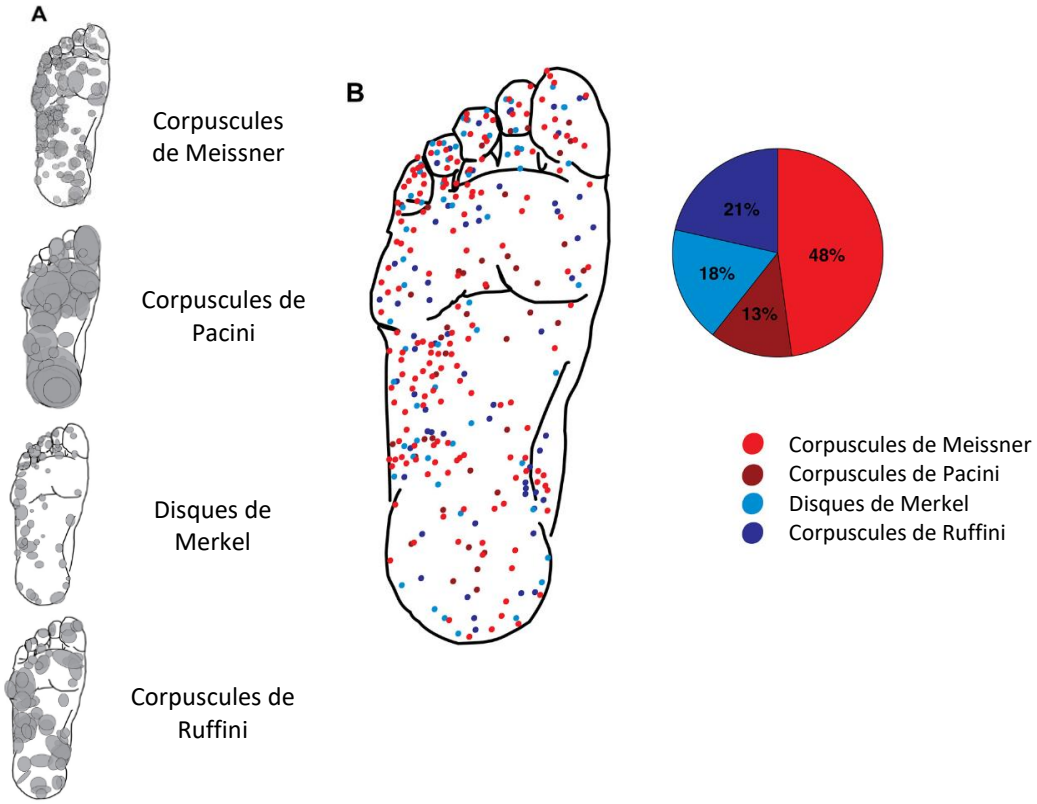


Figure 5. A) Organisation spatiale des mécanorécepteurs cutanés sur la plante du pied. B) Visualisation des champs récepteurs, où chaque ellipse symbolise un champ récepteur d'un mécanorécepteur. D'après Strzalkowski et al., 2018

2.1.1 Leurs propriétés d'adaptation

Les mécanorécepteurs peuvent se définir par leur capacité d'adaptation. Lorsqu'ils sont exposés à une stimulation constante ou prolongée, l'amplitude de leur réponse diminue progressivement ce qui entraîne une réduction des décharges par les neurones de premier

ordre. Cette adaptation aux stimuli peut mener à une atténuation, voire à une extinction de la perception d'une sensation et cela même si le stimulus demeure présent. Cette caractéristique permet de classifier ces récepteurs en deux groupes distincts : les mécanorécepteurs à **adaptation lente** (désignés par **SA** pour Slow Adapting) et ceux à **adaptation rapide** (dénommés **FA** pour Fast Adapting) (e.g., Knibestöl & Vallbo, 1970 ; Macefield, 2005) (*Figure 6*).

Pour les mécanorécepteurs à adaptation rapide (FA) on retrouve les **corpuscules de Meissner et de Pacini** (*Figure 6*). Ce sont des récepteurs de nature phasique, qui vont spécifiquement détecter de façon dynamique les changements du stimulus mécanique. En d'autres termes, ils vont déclencher leur réponse au commencement de l'application d'un stimulus (e.g., pression) sur la peau et lors du retrait de ce stimulus. Ces récepteurs ont également la particularité d'être sensibles à la vitesse à laquelle le stimulus mécanique est appliqué. Leur activité se maintient pendant la phase d'application de la pression, mais elle va cesser lorsqu'elle est maintenue sur une durée prolongée (Knibestöl, 1973).

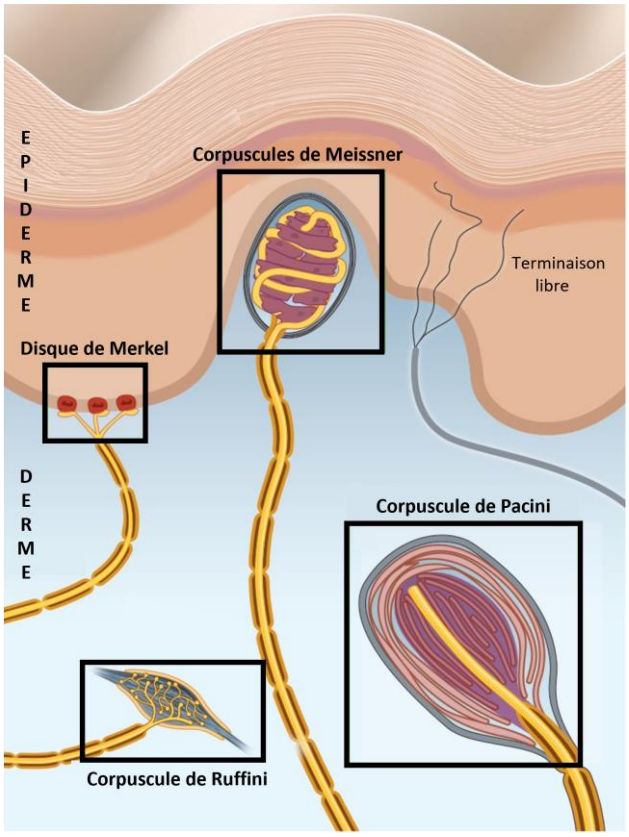
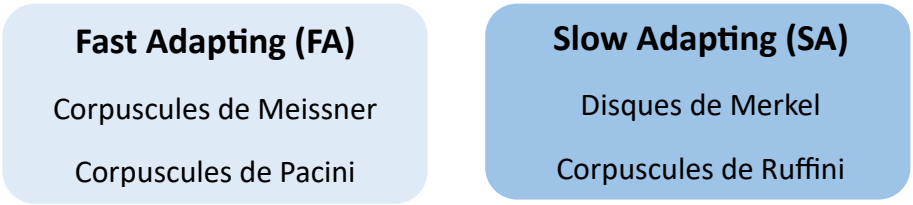


Figure 6. Illustration de l'organisation des différents mécanorécepteurs cutanés. D'après Zimmerman et al., 2014

Pour les mécanorécepteurs à adaptation lente (SA) on retrouve **les disques de Merkel et les corpuscules de Ruffini**. Ils répondent eux dès l'indentation de la peau et maintiennent leur activité durant toute la période ou l'indentation est maintenue sur la peau (Chambers et al., 1972). De ce fait, les SA appartiennent à la catégorie des récepteurs toniques, spécialisés dans la détection statique du stimulus mécanique, ce qui fait tout particulièrement écho avec la position du corps. Etant donné la faible amplitude des oscillations posturales en position statique, il est tout à fait envisageable que ces récepteurs jouent un rôle de grande importance.

Ainsi, il est possible de classer ces quatre types de mécanorécepteurs en fonction de ces deux catégories, comme illustré dans le schéma suivant :



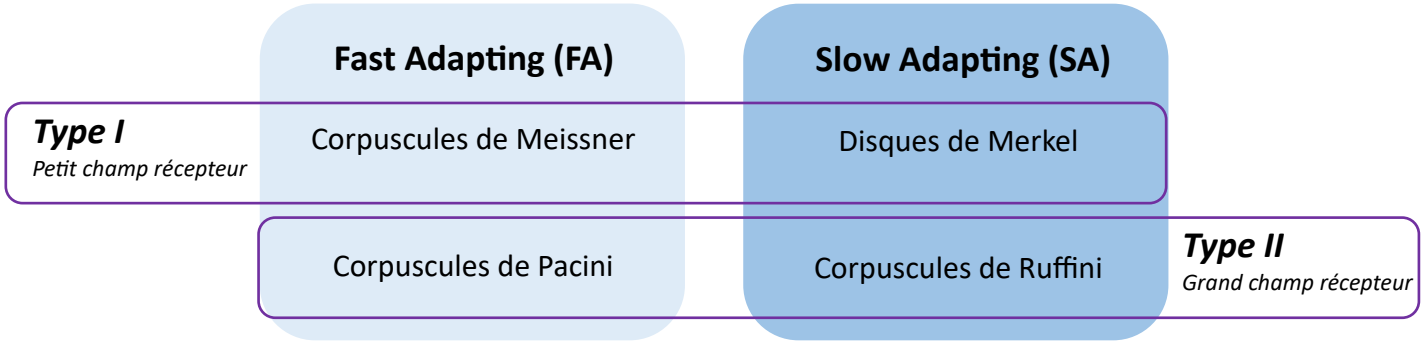
2.1.2 Leurs champs récepteurs

Les dimensions, la configuration et la localisation des zones de sensibilité maximale sont spécifiques et exclusives pour chaque mécanorécepteur, cette zone est désignée sous le terme de **champ récepteur**. Les dimensions du champ récepteur augmentent avec la profondeur à laquelle elle se situe sous la surface de la peau. Les attributs propres au champ récepteur résultent de la structure et de la position des terminaisons nerveuses mécanosensibles, ainsi que de la manière dont ces axones se ramifient en extrémité. Les mécanorécepteurs à adaptation rapide (FA) et à adaptation lente (SA) peuvent ainsi être classés en **type I ou II** en fonction des propriétés de leurs champs récepteurs (Johansson, 1978 ; Vallbo & Johansson, 1984).

Le champ récepteur des afférences de **type I** est relativement petit **(diamètre ≈2-8mm)** avec une bordure bien nette et délimitée (Kennedy & Inglis, 2002 ; Pruszynski & Johansson, 2014). Ces afférences ont la particularité que leur axone distal présente une multitude de ramifications au niveau de la peau et forment ainsi de nombreuses petites terminaisons nerveuses mécanosensibles ce qui donne des petits champs réceptifs complexes avec de nombreuses zones très sensibles (Pruszynski & Johansson, 2014). Ce type de récepteurs se trouve dans les couches les plus superficielles de la peau.

Le champ récepteur des afférences de **type II** est étendu avec une bordure floue et souvent mal délimitée (Kennedy & Inglis, 2002). Cette caractéristique est due au fait que les afférences de type II n'ont pas de ramifications cutanées et innervent une seule terminaison mécanosensible qui apparaît relativement volumineuse. Ils se trouvent quant à eux dans les couches les plus profondes de la peau.

En prenant en considération cette classification, il est alors possible de catégoriser les quatre types de mécanorécepteurs de la manière suivante :



2.1.3 Leurs localisations dans la peau semblent être le reflet de leur fonction

Les mécanorécepteurs présentent des caractéristiques individuelles qui leurs sont propres et qui leur confère à chacun la capacité de convertir des stimuli mécaniques spécifiques.

Les disques de Merkel (SA I) : ils produisent une décharge de longue durée caractérisée par un modèle de décharge irrégulier en réponse à une indentation soutenue et prolongée de la peau (Iggo & Muir, 1969). Du fait de leur composition qui associe des cellules épidermiques spécialisées, des cellules de Merkel, et des terminaisons axonales myélinisées de type Aβ, cette structure est souvent désignée sous le nom de *complexe de Merkel* (Zimmerman et al., 2014). Ses terminaisons axonales se déploient dans l'épiderme et établissent des connexions avec un nombre important de cellules de Merkel (≈100) (Iggo & Andres, 1982 ; Vega-Bermudez & Johnson, 1999). Les complexes de Merkel réagissent de manière proportionnelle aux indentations cutanées (Blake et al., 1997 ; Vega–Bermudez & Johnson, 1999).

Les fibres Aβ

Les fibres Aβ sont un type de fibres nerveuses, avec une conduction qui est relativement rapide, elles appartiennent à la classe des fibres nerveuses myélinisées de diamètre moyen. Elles sont connectées aux mécanorécepteurs, qui sont des terminaisons spécialisées encapsulées. Ce sont elles qui sont responsables de la transmission des informations tactiles au système nerveux central.

Ils se distinguent également par une caractéristique unique en raison de leur capacité à pourvoir une résolution spatiale significative grâce à la présence de plusieurs points hautement sensibles dans leur champ récepteur (Haeberle & Lumpkin, 2008) bien que le

diamètre de leur champ soit relativement petit (≈2-8mm) avec des distances centre à centre autour de **1,3 mm** (Johansson & Vallbo, 1983). Par conséquent, ils démontrent une grande sensibilité aux stimuli statiques de **pression** et aux **indentations statiques prolongées** (Iggo & Muir, 1969 ; Johnson, 2001).

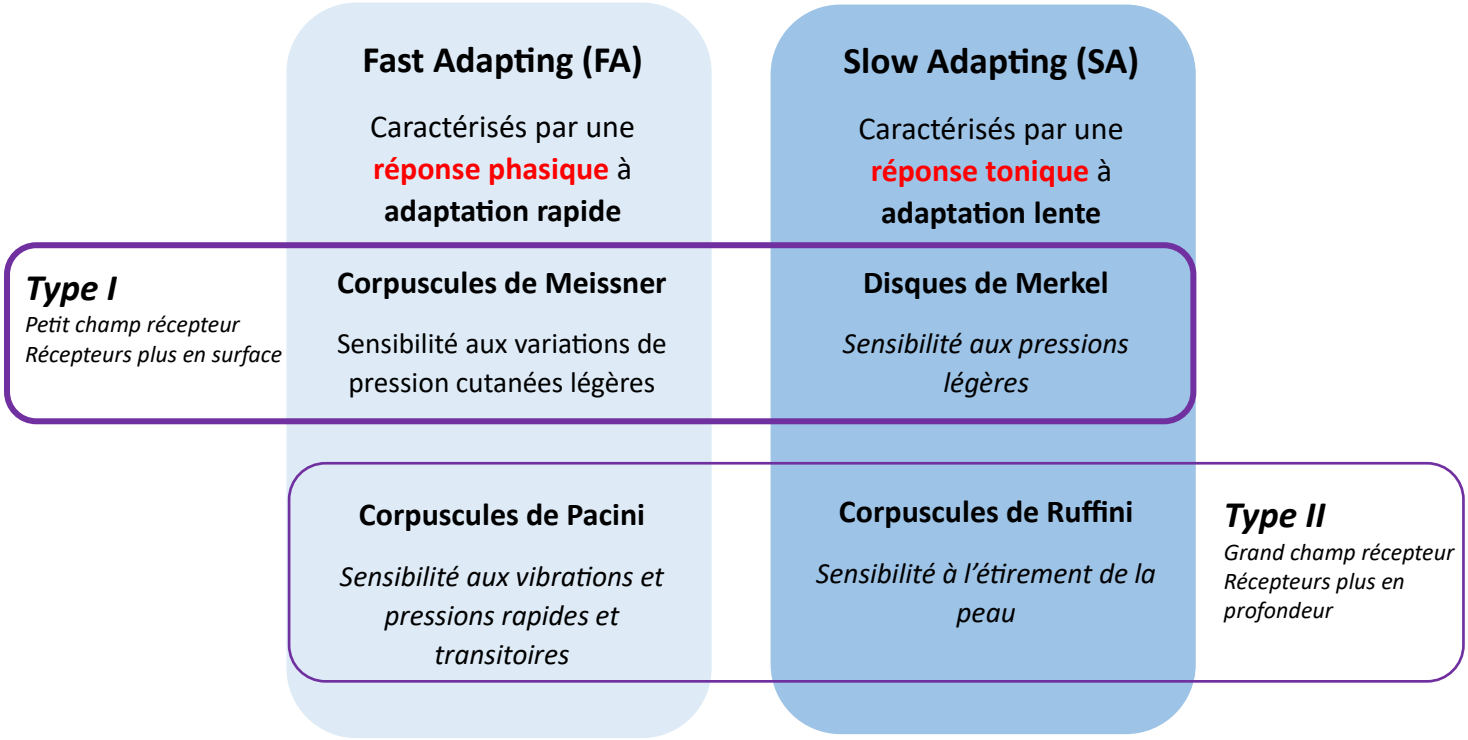
Les corpuscules de Meissner (FA I) : ces récepteurs sont relativement grands (150µm de long, 40-70µm de diamètre), situés dans la couche superficielle au niveau des papilles dermiques de la peau, immédiatement sous l'épiderme. Ces mécanorécepteurs sont constitués de terminaisons axonales myélinisées de type Aβ. Les corpuscules de Meissner présentent une forme ovale et sont enveloppés dans une capsule de tissu conjonctif. Ils sont composés de cellules de Schwann disposées en une série de couches superposées, formant ainsi une structure similaire à des piles d'assiettes, à l'intérieur desquelles une fibre nerveuse s'enroule en spirale (Cauna, 1956 ; Suazo et al., 2022). Chaque afférence se termine par plusieurs corpuscules de Meissner (Iggo & Andres, 1982 ; Macefield & Birznieks, 2009). Lorsqu'une pression est exercée sur la peau, les fibres de collagène qui relient l'épiderme basal aux cellules lamellaires du corpuscule agissent comme une source de force mécanique. Cette force déforme le corpuscule et entraîne la génération de séries de potentiels d'action. Cependant, ces potentiels d'action diminuent rapidement en raison de la capacité d'adaptation rapide propre aux corpuscules de Meissner. En cas de maintien de la pression mécanique sur la peau, les lamelles conjonctives conservent leur nouvelle configuration. Malgré cela, les forces de glissement réduisent graduellement leur intensité, interrompant ainsi l'exercice d'une pression sur la terminaison axonale. Lorsque le stimulus est interrompu, le corpuscule reprend sa forme d'origine, ce qui entraîne le déclenchement d'une nouvelle série de potentiels d'action. Cette séquence de potentiels d'action génère les réponses caractéristiques de type on-off des récepteurs à adaptation rapide (FA) (Abraira & Ginty, 2013). Leur capacité à discerner les détails spatiaux est moins précise que celle des SA I. Effectivement, leur sensibilité est atténuée envers les changements statiques de la peau, mais ils se montrent quatre fois plus réceptifs aux modifications dynamiques. Ils répondent aux stimulations sur l'intégralité de **leur champ récepteur (diamètre de 2 à 8 mm)** qui ont des distances centre à centre autour de **0,9 mm** avec une homogénéité relative, ce qui limite leur capacité à percevoir avec précision les détails spatiaux (Johansson & Vallbo, 1983 ; Johnson, 2001). En revanche, ils se montrent plus

sensibles aux **pressions légères** et aux **variations subtiles du contact avec la peau** (Johnson, 2001).

Les corpuscules de Pacini (FA II): ces récepteurs se trouvent en profondeur dans le derme et également dans le tissu conjonctif sous-cutané. Leur dimension est relativement large, mesurant entre 0,5 et 2mm avec un diamètre d'environ 0,7mm (Iggo & Andres, 1982). La structure de base d'un corpuscule de Pacini est une dendrite connectée à un axone myélinisé Aβ. Le dernier segment de l'axone, qui n'est pas myélinisé, forme une extrémité souvent appelée dendrite terminale. Cette extrémité est enveloppée par une capsule lamellaire concentrique avec des espaces entre ces lamelles qui sont remplis de liquide (Bell et al., 1994, Loewenstein & Mendelson, 1965). La capsule se montre efficace pour transmettre des changements mécaniques rapides, mais semble moins performante pour transmettre des variations lentes. Les vitesses les plus faibles semblent avoir peu d'influence sur le centre de la capsule, où la terminaison est située (Loewenstein & Mendelson, 1965). Les constituants fondamentaux de ce filtre mécanique est dû aux lamelles, à leurs liaisons et au fluide environnant. Les deux premiers éléments confèrent la solidité structurelle et l'élasticité, tandis que le fluide apporte la caractéristique visqueuse. Cette organisation viscoélastique permet d'atténuer les déformations continues ou à basse vitesse de la peau, tout en facilitant les déformations rapides, permettant ainsi de détecter le début et la fin d'une pression mécanique comparable à un système ON/OFF (Loewenstein & Skalak, 1966). En cas de pression constante, les forces élastiques agissent sur le corpuscule, mais elles peinent à se propager vers le centre à travers la structure lamellaire. La flexibilité des liaisons entre les lamelles permet aux lamelles extérieures de supporter la majeure partie de la pression, limitant ainsi l'impact sur le centre où se trouve le récepteur sensoriel. Lorsque la pression change dynamiquement, des forces visqueuses se forment, dominant la pression. Lorsque la pression diminue, l'énergie stockée dans les éléments élastiques se libère, créant à nouveau une pression visqueuse (Loewenstein & Mendelson, 1965). Les corpuscules de Pacini se distinguent en tant que mécanorécepteurs spécialisés dans la perception des **vibrations** et des **pressions rapides et transitoires**.

Les corpuscules de Ruffini (SA II) : ces récepteurs, en forme de fuseaux, sont eux aussi situés en profondeur dans le derme avec une longueur variant de 0,5 à 2mm. Ils sont constitués de terminaisons axonales myélinisées Aβ avec une capsule externe composée de 3 à 5 lamelles, entourée par un espace compartimenté rempli de liquide. Ce corpuscule est fixé au derme avec des fibres de collagènes. Cette disposition permet une transmission efficace de la tension mécanique, et tout particulièrement l'étirement de la peau. Lorsque la peau s'étire, les fibres de collagène sont soumises à une tension qui comprime ensuite les terminaisons axonales, ce qui se traduit par une dépolarisation constante pendant toute la période d'étirement cutané (Iggo & Andres, 1982). La fonction principale des corpuscules de Ruffini consiste à offrir des renseignements précis à la fois sur l'orientation et l'intensité de la contrainte latérale appliquée sur la peau, ainsi que de renseigner sur les contraintes existantes entre l'épiderme et les structures plus profondes (Johansson, 1978 ; Johansson & Vallbo, 1983). En résumé, ces récepteurs produisent une réponse tonique à adaptation lente en réaction à **l'étirement de la peau**.

En guise de synthèse, afin d'éviter toute confusion, prenons un moment pour récapituler les différentes caractéristiques propres aux différentes classes de mécanorécepteurs qui ont été évoquées :



Surface biomimétique

La conception de la surface biomimétique repose sur la compréhension du rôle fonctionnel des mécanorécepteurs. En considérant la position debout, on observe une faible génération de vibrations à l'interface pied-surface, suggérant l'importance de deux types spécifiques de mécanorécepteurs, les corpuscules de Meissner (FA I) ainsi que les disques de Merkel (SA I). Ainsi, à la lumière de leurs rôles fonctionnels supposés dans la posture, le choix du diamètre et de la période du motif présent sur la surface biomimétique s'est fondé sur les **caractéristiques des champs récepteurs** de ces deux types de mécanorécepteurs.

Diamètre : 2 à 8 mm
Distance entre champs récepteurs (période): 0.9 à 1.3 mm

*Pour maximiser la stimulation, le choix a été fait de se porter sur la valeur la plus haute du diamètre **(8mm)** et sur la distance rapportée la plus petite entre deux champs récepteurs **(0.9mm)**.*

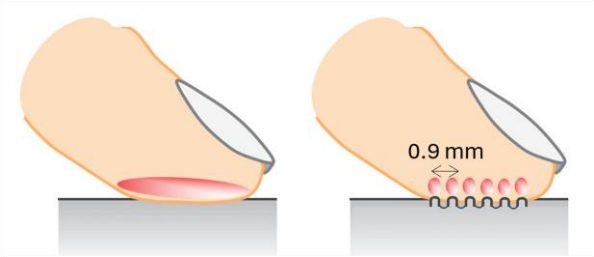


Figure 7. Aperçu schématique de la distribution des points de contact sur une surface non texturée (gauche) et biomimétique (droite). Inspiré de Van Kuilenberg et al., 2015

L'une des approches les plus efficaces pour prendre pleinement conscience de l'importance des afférences tactiles plantaires provenant de ces différents mécanorécepteurs est d'en priver temporairement le corps ou au contraire de les stimuler afin d'observer ses conséquences sur le contrôle postural. Les sections suivantes offrent un aperçu sélectif de quelques travaux entrepris dans cette direction, sans prétendre à une exhaustivité absolue.

2.2 Réduction des afférences tactiles

Altération pathologique

Avant d'induire délibérément des déficits sensoriels chez des sujets en bonne santé, il est pertinent d'examiner les individus souffrant de dysfonctionnements sensoriels afin d'acquérir

une compréhension approfondie du rôle exercé par les afférences sensorielles provenant de la plante des pieds dans la régulation de la posture. De manière intéressante il est à présent établi que les sujets souffrant de neuropathie diabétique présentent fréquemment une altération du contrôle postural, phénomène principalement corrélé à une augmentation des seuils de détection des mécanorécepteurs (Lafond et al., 2004 ; Simoneau et al., 1994). La neuropathie diabétique endommage les nerfs périphériques, entraîne des problèmes de circulation sanguine réduite vers les tissus, une inflammation chronique qui peut endommager les tissus nerveux. Ces altérations peuvent ainsi entraîner une diminution de la sensibilité tactile.

Hypoesthésie plantaire

Dans leur étude, Perry et ses collaborateurs (2000) ont employé une méthode consistant à anesthésier la plante des pieds par immersion dans de l'eau glacée pendant une durée de 15 minutes. Cette manipulation a résulté en une baisse de 10°C de la température de la peau de la plante des pieds, tout en entraînant une augmentation du seuil de détection des vibrations et de la pression. En revanche, la force musculaire et la proprioception n'ont pas été affectées par cette procédure. Ils ont ensuite été soumis à des perturbations posturales multidirectionnelles. Les résultats ont indiqué un allongement du temps de réaction pour l'initiation des pas de rattrapage en cas d'anesthésie de la plante des pieds, ainsi qu'une augmentation du nombre de pas de rattrapage. Ceci suggère une capacité d'adaptation réduite à cette situation de déséquilibre. L'ensemble des résultats de cette étude suggère que les mécanorécepteurs cutanés peuvent contribuer fortement à une **représentation interne des limites postérieures de stabilité**.

McKeon & Hertel (2007) ont également utilisé un protocole similaire d'immersion des pieds dans l'eau glacée pour anesthésier la sole plantaire. Dans cette expérimentation le contrôle postural des sujets a été évalué sur une plateforme de force en position statique sur deux jambes ou sur une jambe avec les yeux ouverts ou fermés. Ils ont observé une augmentation des oscillations posturales antéro-postérieures, que ce soit en unipodale ou en bipodale. En présence d'hypoesthésie et de perte de vision, le système de contrôle postural a réduit l'ampleur et augmenté la variabilité des excursions autour des limites de la base d'appui. Les auteurs ont également montré que l'utilisation des informations visuelles pouvait

compenser la réduction des informations sensorielles provenant de la sole plantaire, mais cela uniquement en position bipodale. En position unipodale, les performances en termes de stabilisation sont altérées de manière identique que le sujet ait les yeux ouverts ou fermés. Cela indique que la réduction de la disponibilité des informations sensorielles cutanées peut être compensées par la vue jusqu'à un certain point. En effet lorsque cette réduction devient trop importante la compensation n'est plus possible. Billot et collaborateurs (2013) ont eux aussi utilisé un protocole similaire pour réduire les afférences de la sole plantaire. Ils ont également observé une altération du contrôle de l'équilibre mais à court terme. En somme, seuls les premiers essais ont montré une altération des paramètres liés au contrôle postural associé à une augmentation de l'activité musculaire après ces essais. Ils ont ainsi émis l'hypothèse que l'adaptation observée pouvait résulter de processus de repondération sensorielle qui contribuerait à la régulation du contrôle de l'équilibre lorsque la sensation de la sole plantaire est partiellement inhibée.

Une autre méthode a été développée pour induire une anesthésie cutanée de manière non invasive, tout en laissant intactes les fonctions proprioceptives et motrices, la iontophorèse à impulsions alternées. Cette technique consiste en l'administration transdermique de médicaments par voie ionique, autrement dit il s'agit du transport de molécules de médicaments ionisées dans la peau à l'aide d'un courant électrique. Les résultats de l'étude de Meyer & Oddsson (2003) indiquent que l'administration iontophorétique de médicaments grâce aux impulsions alternées est un moyen efficace de produire une anesthésie cutanée. En effet, son efficacité a été démontrée à l'aide de l'évaluation des seuils sensoriels de pression cutanée qui ont été évalués avec des monofilaments de Semmes/ Weinstein (unité : a.u). Seuil qui est passé d'en moyenne de 4.00 u.a (≈10mN) à 5.40 u.a (≈246mN) immédiatement après l'intervention. Dans une étude de 2004 Meyer et ses collaborateurs ont utilisé cette méthode pour réduire la sensibilité cutanée plantaire au niveau de l'avant pied. Les conclusions de leur étude ont révélé que la diminution de la sensibilité au niveau de la plante du pied n'a eu aucun impact sur l'équilibre en position bipodale lorsque la vision était disponible. Toutefois, lorsqu'ils ont soumis le système de contrôle postural à des conditions unipodales ou à une privation de la vision, la perte de sensation au niveau de la plante du pied a conduit à une augmentation de la vitesse des mouvements de balancement postural. Ces résultats mettent eux aussi, comme les études précédemment exposées, en

évidence l'importance de la rétroaction provenant des afférences cutanées de la plante du pied pour maintenir un équilibre normal.

2.3 Stimulation des afférences tactiles

En plus de ces méthodes visant à réduire les signaux sensoriels provenant de la plante des pieds, de nombreuses études ont employé diverses techniques de stimulation sensorielle du pied afin d'examiner comment l'apport sensoriel de cette zone contribue au contrôle postural.

Stimulations vibratoires

En 1998, Kavounoudias et collaborateurs ont réalisé une étude visant à analyser le rôle de l'information sensorielle provenant de la sole plantaire dans le maintien de l'équilibre humain. Dans le cadre de cette étude, ils ont activé les mécanorécepteurs cutanés des parties antérieures et/ou postérieures de la ou des deux plantes des pieds de 10 sujets en position debout en appliquant une vibration mécanique de haute fréquence et de faible amplitude. Les changements du CP des sujets ont été analysés, et des inclinaisons du corps ont été ainsi observées pour chaque participant. La direction de ces inclinaisons dépendait des zones du pied stimulées et était systématiquement opposée à l'augmentation simulée de la pression induite par les vibrations. Par le biais de cette étude, ils ont également établi de manière manifeste que les afférences cutanées plantaires jouent un rôle crucial dans la régulation de l'équilibre chez l'Homme. En 1999, ils ont poussé leurs recherches plus loin en réalisant une étude supplémentaire dont l'objectif était d'analyser les réponses posturales provoquées par des vibrations appliquées de manière séparée ou simultanée (dans les zones de l'avant-pied et de l'arrière-pied) à différentes fréquences. Leurs résultats ont clairement montré que la stimulation de chaque zone individuellement entraînait des inclinaisons du corps dans l'espace. L'amplitude et la vitesse de ces inclinaisons variaient de manière linéaire en fonction de la fréquence, et leur orientation était systématiquement opposée à la région de la plante du pied soumise à la vibration. Ces découvertes globales suggèrent fortement qu'un contraste artificiel créé par les pressions simulées entre les zones antérieures et postérieures de la plante des pieds peut servir efficacement d'indice au système nerveux central (SNC) pour évaluer le degré de déviation du corps par rapport à sa position verticale.

D'autres expérimentations ont montré que même des vibrations imperceptibles ont un impact sur la posture. Effectivement, des analyses utilisant des technologies

optoélectroniques, ont prouvé que des stimulations vibratoires à des niveaux en dessous du seuil de perception, ici caractérisé comme étant du « bruit », et appliquées à la plante des pieds conduisaient à une amélioration de la stabilité (Priplata et al., 2002). Cette amélioration a été observée chez des sujets de différents groupes, jeunes et âgés (Priplata et al., 2003), en bonne santé ou avec des problèmes de santé (Priplata et al., 2006), en se basant sur des critères de surface et d'amplitude des oscillations dans les directions A/P et M/L. Wang & Yang (2012) ont également démontré, par mesure de stabilométrie, une amélioration du contrôle postural en position debout avec des semelles vibratoires chez des personnes âgées sujettes aux chutes. Ces semelles vibratoires, qui tirent parti de la résonance stochastique, ont été élaborées dans le but d'améliorer la stabilité posturale des personnes âgées enclines aux chutes. Lors de la conception de ces semelles vibratoires, l'hypothèse sous-jacente est que la capacité d'une personne à détecter un stimulus tactile en dessous du seuil peut être considérablement amplifiée grâce à la présence d'un niveau spécifique de bruit, même minime. Après une marche de 10 minutes avec des semelles produisant de telles vibrations, une augmentation de la stabilité a alors été observée. Cette amélioration de la stabilité s'est également révélée lors de la marche : dans une étude menée par Galica et collaborateurs en 2009, une réduction de la variabilité de la phase portante et oscillante de la marche a été enregistrée chez des sujets âgés, qu'ils soient sujets aux chutes ou non, lorsqu'ils portaient de telles semelles. Pour récapituler, il semble que de telles stimulations, en deçà du seuil de perception, agissent comme un "bruit" qui améliore les capacités sensorimotrices grâce au phénomène de résonance stochastique, un mécanisme observable dans les systèmes non linéaires tels que le système postural (McDonnell & Ward, 2011 ; Moss et al., 2004). Ces stimulations ont pour effet de réduire le seuil de perception tactile, ce qui facilite la transmission de ces informations sensorielles (Wang & Yang, 2012).

Exploration de la stimulation manuelle

Une autre méthode facile pour stimuler les mécanorécepteurs de la plante des pieds, est le massage des pieds. Une étude publiée par l'équipe de Wikstrom en 2017 a comparé l'effet de trois types de massage : un massage plantaire manuel effectué par un clinicien, un automassage effectué par le patient à l'aide d'une balle et enfin un massage sensoriel à la brosse effectué par le clinicien. Les résultats de cette étude ont mis en évidence que quel que

soit le type de massage il y avait une amélioration du contrôle postural. Les conclusions des auteurs suggèrent que ces résultats apportent des preuves tangibles indiquant que l'amélioration du contrôle postural résulte de la stimulation des mécanorécepteurs présents dans la plante des pieds, et non par la stimulation des récepteurs musculo-tendineux situés en dessous. Dans une étude menée par Bernard-Demanze et ses collaborateurs en 2006, les effets sur la posture de sessions de massages plantaires (≈10 minutes) ont été évalués auprès de sujets jeunes et en bonne santé. Les conclusions de cette étude ont révélé une amélioration du contrôle postural, manifestée par une réduction des déplacements médio-latéraux et antéro-postérieurs du CP lorsque les participants avaient les yeux fermés. Ces résultats suggèrent ainsi que la manipulation manuelle des mécanorécepteurs présents dans la plante des pieds entraîne une sensibilité accrue de manière temporaire. Par conséquent, les individus sont mieux à même d'évaluer et de gérer la distribution des forces verticales appliquées aux deux pieds. Les conclusions de cette étude ont été corroborées par une recherche menée par Preszner-Domjan et son équipe en 2012, au cours de laquelle des séances de massages plantaires manuels ont également été appliquées. Les chercheurs ont observé une amélioration de la stabilité posturale, caractérisée par une diminution de l'amplitude des mouvements du CP.

2.4 La modification des caractéristiques du support

Parmi notre liste non exhaustive, voici une dernière méthode mécanique de stimulation de la sole plantaire qui implique cette fois-ci la modification de la surface en contact avec le pied.

A la vue de la répartition des mécanorécepteurs sur la sole plantaire (Kennedy & Inglis, 2002), Viseux et collaborateurs (2018) ont évalué l'effet de l'ajout d'une épaisseur supplémentaire (résine polyester rigide) placée sous la région phalangienne distale des orteils sur le contrôle de l'équilibre. Cette étude montre que de très faibles degrés d'épaisseur supplémentaire sous les orteils (0.8 et 3mm) sont suffisants pour améliorer le contrôle de l'équilibre. Cette hypothèse est étayée par les résultats de la position du CP et de la variance de sa vitesse.

Une autre étude datant de 2007 s'est attelée cette fois-ci à étudier l'impact de la texture de semelles sur la stabilité (Corbin et al., 2007). Leurs résultats ont clairement montré qu'il y avait une diminution significative de la surface et de la vitesse moyenne de déplacement du CP lorsque les participants portaient les semelles, tout particulièrement en position bipodale avec les yeux fermés. Ces observations suggèrent que l'augmentation des sensations extéroceptives provenant de la plante des pieds a contribué à une amélioration des performances posturales et à une compensation de la perte d'informations visuelles, à condition que la sensibilité tactile superficielle de la sole plantaire puisse être suffisamment stimulée, notamment en position bipodale. Perry et ses collaborateurs (2008) ont également mené une étude pour examiner l'effet d'une semelle conçue pour faciliter la stimulation de la plante des pieds (crête surélevée sur le périmètre). Les résultats de cette étude ont mis en évidence que la semelle a eu un impact sur la capacité à gérer les mouvements du corps tout en marchant sur un sol irrégulier, en réduisant la probabilité que le CM dépasse les limites de la base de sustentation. De plus ils ont constaté que cet effet stabilisateur se manifestait pendant la phase la plus précaire du cycle de marche, à savoir l'appui unipodale.

Les études mentionnées indiquent que la stimulation mécanique de la sole plantaire améliore les performances posturales, en particulier dans des situations où la stabilité est mise à l'épreuve. Cela suggère, que l'augmentation des stimulations provenant de la plante des pieds peut compenser la perte d'un canal sensoriel et contribuer à maintenir une meilleure stabilité, ce qui est tout particulièrement pertinent pour les individus présentant une perte de sensibilité cutanée de la plante des pieds liée à l'âge. En somme, ces conclusions mettent en évidence l'importance du pied dans le contrôle de l'équilibre, ainsi que la nécessité de préserver et d'améliorer la sensibilité tactile de la plante des pieds pour favoriser des performances posturales optimales.

3. L'interaction pied-surface : processus clé pour la transmission des afférences tactiles

3.1 La fonction et la structure du pied

En étant le premier appui au sol dans l'environnement quotidien les pieds constituent la contrainte biomécanique la plus importante en position debout. Pourtant malgré cette importance, diverses conceptions ont été avancées quant à sa structure de soutien. Historiquement, le débat autour de la présence ou de l'absence d'une arche transversale au niveau des têtes métatarsiennes en position debout, avec des opinions divergentes sur la répartition exacte des charges. La première hypothèse était que le pied serait tel un trépied, avec un appui en trois points par lequel le poids du corps repose sur la tubérosité de l'os calcanéen en arrière (i.e., talon) et sur les têtes du premier et du cinquième métatarsien en avant (*Figure 8*). Elle a très rapidement été remise en question. En effet, il est apparu qu'il n'y avait pas d'arc métatarsien au niveau des têtes métatarsiennes mais que toutes les têtes métatarsiennes participent en réalité à la mise en charge. Bien que cette dernière opinion semble aujourd'hui largement acceptée, des divergences subsistent quant à la nature précise de la répartition des charges entre les différentes têtes métatarsiennes. Il existe néanmoins maintenant un consensus général sur les principales zones du pied qui sont affectées par l'application de ces charges. L'analyse de la répartition des charges révèle que le talon supporte 60 %, le médio-pied 8 % et l'avant-pied 28 % de la charge pondérale (Cavanagh et al., 1987), soulignant l'importance cruciale de ces trois zones pour la stabilité en position debout (*Figure 9*).

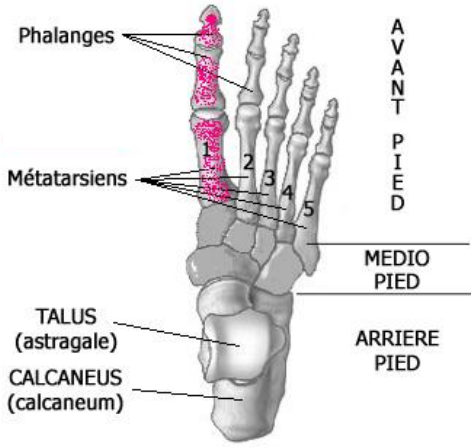


Figure 8. Structure osseuse du pied

Le pied se divise en trois parties principales : **le tarse** (arrière-pied), le **métatarse** (médio-pied) et les **phalanges** (avant-pied). Le tarse comprend le **calcaneus** (calcanéum), formant le talon, la **talus** (astragale). Le métatarse relie le tarse aux phalanges et se compose de cinq os longs appelés **os métatarsiens**. Le premier métatarsien se trouve du côté du gros orteil, tandis que le cinquième métatarsien se trouve du côté du petit orteil. Les orteils, responsables des mouvements de flexion et d'extension, sont formés par les phalanges, au nombre de 14 au total.



Figure 9. Diagramme de pression maximale typique pour une posture normale. Le rouge indique des valeurs de pression plantaire maximale plus élevées et le bleu des valeurs de pression plantaire maximale moins élevées. D'après Buldt et al., 2018

Le pied est bien plus qu'un simple fondement solide de soutien. Il apparaît comme une structure souple, active et sensible aux moindres déformations, grâce à son architecture complexe (Wright et al., 2012). Le soutien de la structure osseuse du pied est assuré par des ligaments, tendons et muscles, permettant une grande diversité de mouvements. De plus, le pied est enveloppé dans une couche de tissu conjonctif, le fascia plantaire, qui agit comme un amortisseur des impacts. Sous l'os du calcanéum (i.e., talon) se trouve une couche épaisse de tissu adipeux élastique se présentant comme un mécanisme biologique crucial pour absorber les chocs au sein de l'appareil locomoteur (Rome, 1998). Cette configuration particulière suggère que le pied a évolué pour jouer un rôle tout aussi spécialisé que celui du pouce et des autres doigts dans le contrôle précis des mouvements manuels (Rolian et al., 2010). Par ailleurs, le rôle crucial des mécanorécepteurs cutanés dans la régulation de la posture met en lumière la significativité du pied dans le contrôle postural. Comme évoqué précédemment (section 2) les mécanorécepteurs revêtent une importance cruciale dans le contrôle de l'équilibre, et de manière remarquable, leur densité correspond à peu près aux points spécifiques de contact avec le sol (Figure 8) (Strzalkowski et al., 2018). Dans cette étude, l'enregistrement de 364 afférences cutanées de la plante du pied a permis de déterminer que la densité la plus élevée de mécanorécepteurs se trouve au niveau des orteils (23,3 mécanorécepteurs/cm²), suivie de la zone latérale du médio-pied (15,4 mécanorécepteurs/cm²) et enfin de la partie latérale des métatarses (11,2

mécanorécepteurs/cm²) (Strzalkowski et al., 2018). La distribution accrue des afférences cutanées dans les orteils par rapport au talon peut refléter l'importance de la rétroaction sensorielle des orteils dans le contrôle de l'équilibre (Viseux et al., 2018). La mise en contact les orteils a permis d'améliorer le contrôle de l'équilibre. Ces observations révèlent une ingénieuse adaptation du pied, dans laquelle la relation entre la structure du pied et ses mécanorécepteurs illustre la sophistication de l'adaptation biologique pour assurer un soutien efficace et une réponse réactive aux perturbations.

En approfondissant l'exploration de la structure du pied, nous découvrons que la peau présente également un intérêt singulier, arborant des motifs caractéristiques qui méritent une attention particulière.

3.2 Exploration approfondie de la structure cutanée : les dermatoglyphes

La structure de la peau glabre (i.e., dépourvu de poils) du pied présente une grande complexité. Elle peut être divisée en différentes couches :

Le ***derme*** est un tissu conjonctif qui est abondamment vascularisé. C'est à ce niveau-là que l'on rencontre les mécanorécepteurs *(Figure 10)***.** Le derme, continue en profondeur pour rejoindre l'hypoderme, sans qu'il n'y ait une frontière nette entre les deux. ***L'épiderme,*** se trouve à la surface, c'est un type de tissu épithélial dépourvu de vaisseaux sanguins. Cette couche externe de la peau agit comme une barrière protectrice contre les agressions extérieures. Tout comme à l'extrémité de nos doigts au niveau de l'extrémité de nos orteils on va retrouver des sillons caractéristiques sur l'épiderme qui sont appelés **dermatoglyphes**, plus communément connu sous le terme **d'empreintes digitales** ou plus justement ici **empreintes plantaires**. Les dermatoglyphes ont été très peu étudiés au niveau de la peau glabre du pied. Et pourtant il semblerait bien que ces dermatoglyphes plantaires présentent les mêmes propriétés structurelles que les empreintes digitales à la seule différence qu'ils présentent une proportion différente des dessins que peuvent former les dermatoglyphes (Sarma, 2020). Au niveau de la main il a été montré que ces motifs ont un impact considérable sur les informations tactiles qui sont générées (Scheibert et al., 2009).



Figure 10. Exemple de dermatoglyphe

Pourtant leur contribution potentielle au contrôle de l'équilibre est restée encore ignoré dans les recherches scientifiques actuelles.

Par leur disposition, l'association des crêtes et des sillons forment différents motifs qui sont constants à travers les individus et persistants tout au long de la vie. Ces motifs sont catégorisés assez simplement sous le terme d'arc, boucle, verticille (ou tourbillon) et composites. Le type de motif dépend du nombre de triradii, un triradius est un point formé par la rencontre de trois crêtes différentes *(Figure 11)*.

Les **arcs** possèdent la configuration la plus simple et ne présentent pas de triradii. Dans le cas d'une arche simple, les crêtes s'étendent d'un côté à l'autre en se relevant légèrement au centre, ou la courbure ressemble à une arche.

Les **verticilles** forment généralement un grand cercle concentrique et présent eux 2 triradii. Dans les verticilles, les crêtes font un tour en passant par au moins un circuit complet.

Les **boucles** ont 1 triradius. Dans un schéma de boucle, une ou plusieurs crêtes se recourbent, c'est-à-dire qu'elles reviennent sur leur trajectoire.

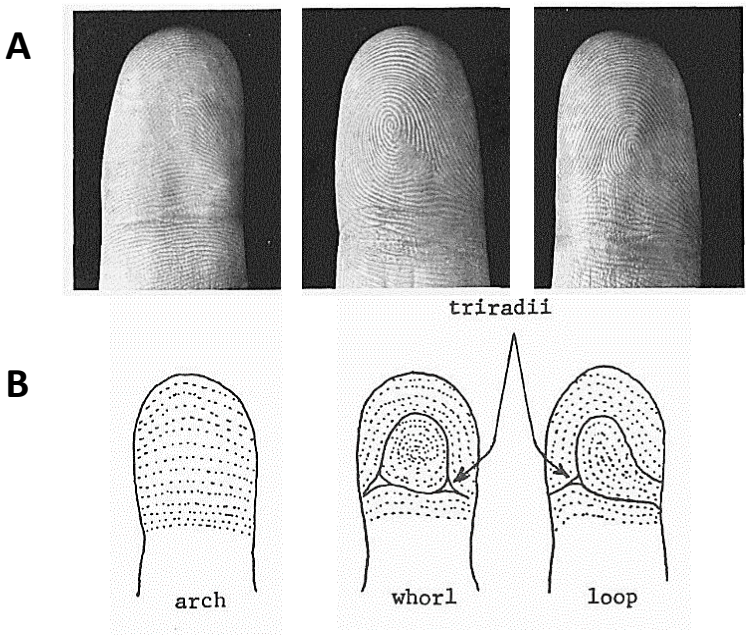


Figure 11. A) Photographies de bouts de doigts présentant les trois motifs de base, de gauche à droite : arc, verticille et boucle. B) la représentation des triradii selon le motif. Les verticilles ont deux triradii, les boucles en ont un et les arcs n'en ont aucun. D'après Miller et Giroux, 1966 et Fogle, 1990

Surface biomimétique

En plus de s'appuyer sur les caractéristiques des mécanorécepteurs, la conception de la surface biomimétique prend également en compte la présence des **dermatoglyphes**. Selon la littérature existante, il a été noté que les structures épidermiques des dermatoglyphes se caractérisent majoritairement par des formes circulaires.

Forme : circulaire

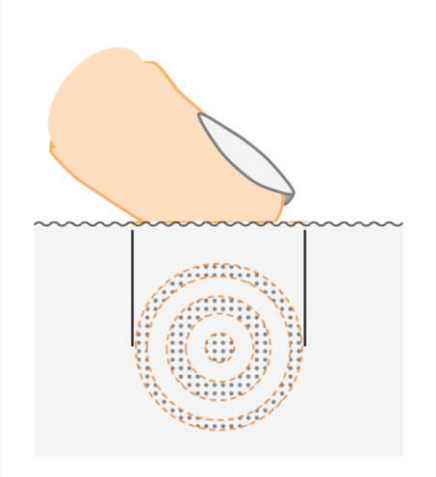


Figure 12. Représentation schématique du contact entre la peau, marquée de dermatoglyphes, et une surface texturée. Inspiré de Van Kuilenberg et al., 2015

Avant d'explorer comment les dermatoglyphes agiront en tant que structures d'amplification vibratoire, permettons-nous d'abord un détour méthodologique afin de mieux comprendre les *descripteurs mécaniques* qui seront utilisés dans l'étude du rôle des dermatoglyphes.

3.3 Les vibrations induites par frottement

Durant chaque interaction entre la peau et le milieu environnant, la surface cutanée subit des déformations dues aux sollicitations mécaniques. À tout moment, il se produit une fluctuation spatio-temporelle de l'état de contrainte, ce qui entraîne une activation des mécanorécepteurs en réponse à une variation du taux de décharge selon les spécificités spatiales et temporelles (Jones & Lederman, 2006). Lorsqu'il y a un contact entre la peau et une surface, il se produit notamment des vibrations induites par frottement, que l'on peut appeler FIV, pour Friction Induced Vibrations. Ces vibrations se forment à l'interface du contact

entre la peau et la surface (Bensmaïa & Hollins, 2003,2005 ; Fagiani et al., 2011). Par ailleurs ces vibrations sont responsables de la stimulation des mécanorécepteurs qui vont convertir cette information en impulsions électriques envoyées au niveau cortical. La tribologie, en particulier, est la science qui s'est tout particulièrement penchée sur cette question des vibrations générées par la friction au contact de la peau avec la surface, notamment dans le contexte des interactions avec des surfaces périodiques (Cesini et al., 2018 ; Di Bartolomeo et al., 2017) ou isotropes (Cesini et al., 2018).

3.3.1 La mesure des vibrations induites par frottement

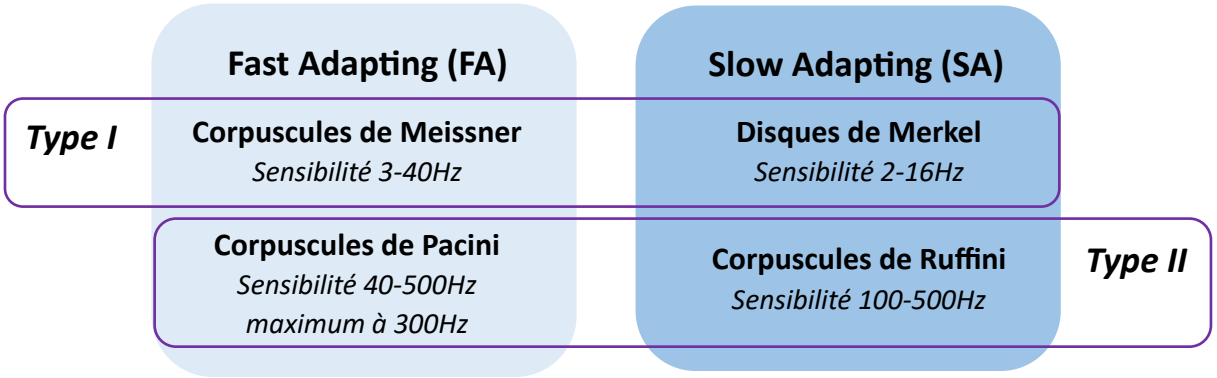
Une étude menée par Fagiani et ses collaborateurs en 2010 a démontré l'impact de divers paramètres, comme la vitesse de déplacement et la rugosité de la surface, sur les caractéristiques des spectres de vibration. La méthode employée pour quantifier les vibrations générées par le frottement impliquait la fixation d'un accéléromètre monoaxial sur l'ongle. De cette manière, les vibrations résultant du frottement sous le doigt sont transmises à l'accéléromètre via le stratum corneum (i.e., couche la plus externe de l'épiderme), qui agit comme une membrane de transmission. Les résultats ont montré que la présence de l'accéléromètre avait peu d'impact sur le signal de vibration, ce qui a été confirmé en comparant les données obtenues avec l'accéléromètre à celles acquises au moyen d'un vibromètre laser ciblant l'ongle. La même équipe a également confirmé la transmission efficace des vibrations jusqu'à l'ongle en comparant les vibrations transmises entre un pot vibrant et l'ongle dans une autre étude en 2017 (Di Bartolomeo et al., 2017). L'utilisation de cet accéléromètre permet ainsi d'obtenir des données relatives aux caractéristiques fréquentielles et aux intensités des vibrations, lesquelles fournissent des informations précieuses aux récepteurs sensoriels de la peau.

3.3.2 L'analyse des vibrations induites par frottement

Recueillir les vibrations induites par le frottement n'est pas suffisant. En effet, des étapes de traitements subséquents sont nécessaires pour donner du sens à ces signaux. Une première étape consiste, le plus couramment, au calcul d'une Transformée de Fourier Rapide (FFT) qui permet d'examiner le spectre de fréquences indiquant les amplitudes des différentes fréquences présentes dans le signal. A partir de la FFT il est possible d'obtenir les amplitudes des différentes fréquences du signal. Pour ce faire il faut prendre le carré de ces amplitudes,

les moyenner et prendre la racine carrée pour obtenir une valeur RMS qui représente l'amplitude efficace du signal.

Une autre analyse extrêmement intéressante consiste, encore à partir de la FFT, à calculer la densité spectrale de puissance (DSP). La DSP est une mesure qui permet de décomposer un signal en différentes fréquences et d'évaluer la puissance associée à chaque fréquence. En d'autres termes, elle offre une vue détaillée de la distribution des fréquences présentes dans le signal, ce qui permet de mieux comprendre comment les caractéristiques texturales influencent les réponses vibratoires. Dans le contexte des FIV, la DSP fait référence à la répartition de la puissance des vibrations mécaniques sur différentes fréquences. Elle permet d'analyser comment l'énergie des vibrations est répartie dans le spectre fréquentiel. L'analyse en DSP est particulièrement pertinente car chaque mécanorécepteur a une zone de sensibilité préférentielle, ce qui signifie qu'il est plus réceptif à certaines fréquences de vibrations par rapport à d'autres. En d'autres termes, chaque type de mécanorécepteur est spécialisé dans la détection de certaines fréquences spécifiques de vibrations. En réalisant une analyse en DSP, il devient possible d'identifier les fréquences dominantes présentes dans le signal de vibration. Ensuite, en superposant ces informations aux zones de sensibilité préférentielle des différents mécanorécepteurs, on peut évaluer quels mécanorécepteurs sont les plus susceptibles d'être stimulés par ces fréquences spécifiques.



3.3.3 Surfaces isotropes et périodiques

Les surfaces isotropes sont des surfaces qui présentent des propriétés similaires dans toutes les directions, sans dépendance particulière à une orientation spécifique. Dans ce cas, les spectres de vibration ne présentent pas de pic de fréquence moyenne en raison de la non-périodicité de la surface. Il est possible d'observer sur les spectres obtenus que les fréquences

et l'amplitude des vibrations induites augmentent avec la vitesse de balayage (Fagiani et al., 2011). Une étude réalisée par Felicetti et son équipe en 2022 a révélé que les textures isotropes présentent des spectres de FIV caractérisés par une bande de fréquences étendue, avec des similitudes marquées dans la répartition des fréquences entre les échantillons, indépendamment de la rugosité propre à chaque échantillon. En revanche, l'amplitude des vibrations a affiché elle des variations significatives, cohérentes avec la tendance de rugosité propre à chaque échantillon.

Les surfaces périodiques sont des surfaces caractérisées par la répétition régulière de motifs ou de structures similaires à intervalles constants. En 2011, Fagiani et collaborateurs ont mené une autre étude qui a révélé que, dans le cas de surfaces périodiques, le spectre de fréquences résultant de l'exploration tactile par le doigt dépendait de la périodicité mutuelle des dermatoglyphes et celle de la surface. Ils ont ainsi fait émerger trois comportements différents liés à ce rapport entre les longueurs d'ondes (i.e., période). Lorsque la période de la surface est plus grande que celle des dermatoglyphes, le spectre est fonction de la **rugosité des dermatoglyphes.** Lorsque la période de la surface était comparable à celle des dermatoglyphes, le spectre est fonction **du rapport entre les deux**. Lorsque la période de la surface est plus petite que celle des dermatoglyphes, le spectre est fonction de **la rugosité de la surface.**

Cette parenthèse méthodologique souligne l'importance de la *périodicité* dans les vibrations induites. Nous pouvons désormais tourner notre attention vers les investigations spécifiques qui ont été menées pour explorer le rôle singulier des dermatoglyphes dans la mécanique d'interaction.

3.4 Le rôle des dermatoglyphes dans la modulation du contact

La peau joue le rôle d'interface entre corps et surface. L'information tactile est complètement encodée dans la séquence de déformations de la peau qui est générées par le contact entre le pied et la surface. La nature de l'information traitée par le SNC dépend de manière cruciale des propriétés biomécaniques de cette déformation, lesquelles régissent la manière dont l'information subit un filtrage, une mise en forme puis enfin une traduction en activité nerveuse (Debrégeas et al., 2009).

Une découverte récente, sur la main, a été réalisée concernant le rôle des dermatoglyphes. En effet, les dermatoglyphes contribueraient à augmenter l'amplitude du signal vibratoire. De manière plus générale, la présence des dermatoglyphes confèrerait aux mécanorécepteurs des propriétés similaires à celles d'un filtre. Plus précisément, il a été démontré que ces motifs produisent une modulation presque périodique du champ de contrainte sous-cutané induit par la texture à une fréquence fixée par le rapport entre la vitesse de balayage et la période du motif (Scheibert et al., 2009). L'équipe de Debrégeas a adopté une **approche biomimétique**, autrement dit inspirée de la biologie, en créant un capteur tactile artificiel (Prevost et al., 2009 ; Scheibert et al., 2009). Au cœur de leur système se trouve un micro-capteur de force de type MEMS, conçu pour imiter la sensibilité mécanique des terminaisons nerveuses. Ce capteur MEMS est enveloppé d'une fine "peau" élastique ayant une surface sphérique d'une épaisseur de 2 mm, correspondant à la profondeur maximale des mécanorécepteurs, les corpuscules de Pacini. Grâce à ce dispositif innovant, l'équipe a pu explorer le rôle des dermatoglyphes dans le processus de conversion des informations tactiles. Pour ce faire, ils ont fabriqué deux types de "peau" : l'une avec une surface lisse et l'autre présentant des structures en relief similaires aux dermatoglyphes, prenant la forme de créneaux périodiques. Ce capteur a été soumis à un frottement constant avec une charge normale sur une surface dont la rugosité était connue et contrôlée. Le mouvement a été appliqué perpendiculairement à la texture de la surface et aux dermatoglyphes lorsque celles-ci étaient présentes sur la peau du capteur.

Surface biomimétique

(Peyre et al., 2017) : Conception d'un doigt artificiel et ils ont montré qu'il faut une profondeur de crête de 100 µm pour percevoir une force normale autour de 0,5N. Et au niveau du pied le seuil de perception de la translation d'un support est de 3,5N (Mouchnino & Blouin., 2013)

Profondeur : 0.7mm

La *figure 13* montre les variations de pression pour le biocapteur en rouge et le lisse en bleu. Dans le cas du capteur lisse, les plus petites modulations du signal de pression correspondent à des échelles de déplacement du substrat de l'ordre du millimètre. Tandis que pour le biocapteur l'enveloppe est similaire mais à laquelle se superposent de rapides oscillations dont la période correspond à un déplacement du substrat sur la distance entre

deux crêtes épidermiques. Il semblerait ainsi que la présence de ces dermatoglyphes module fortement la pression de contact.

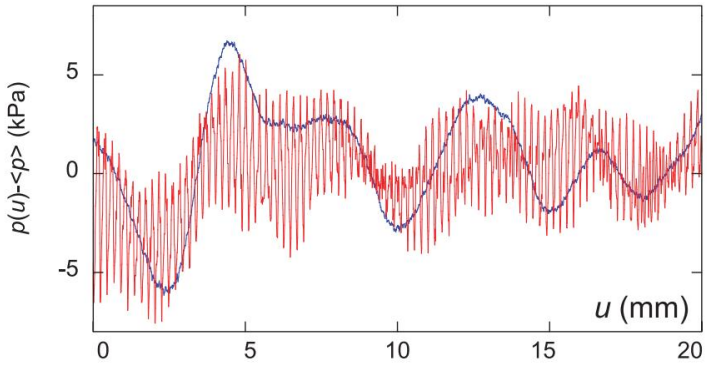


Figure 13. Signaux de forces mesurés avec le capteur biomimétique pour une peau lisse (bleu) et une peau avec empreintes (rouges) en fonction de la distance u parcourue par le substrat. D'après Scheibert et al., 2009

Pourquoi la modulation de pression de contact est-elle importante ?

La modulation de pression de contact a une grande utilité dans le monde du toucher, parce qu'elle joue un rôle important dans la perception des caractéristiques d'une surface. Moduler la pression de contact permet en effet d'enrichir et de détailler l'exploration. En quelque sorte, en modulant la pression on crée un effet de mouvement relatif et cela peut aider à détecter les variations dans la texture, la géométrie de la surface etc… Mais aussi dans la stimulation des mécanorécepteurs. Ces récepteurs étant sensibles à différentes caractéristiques (pression, vibration, mouvement, etc.) en modulant la pression ces récepteurs sont activés de manière différente.

Les spectres de puissance des signaux normalisés associés à ces variations de pression permettent de mettre en évidence les variations des fréquences en fonction du déplacement *(Figure 14)*. Ainsi la puissance associée à chaque fréquence est mise à l'échelle en fonction du déplacement. Ces spectres mettent en évidence que le capteur lisse semble agir comme un filtre passe bas en atténuant rapidement toutes les modulations de pression induites par les composantes de texture d'une longueur d'onde inférieure à ≈1mm. En revanche, le biocapteur lui présente des caractéristiques de filtrage passe bande, ceci se traduisant par la présence d'un pic fondamental autour de la fréquence qui correspond à l'espacement entre les crêtes épidermiques. Les dermatoglyphes permettent une amplification spécifique des modulations de pression induites associée aux textures similaires aux empreintes elles-mêmes. En somme la sensibilité du biocapteur est optimale pour une surface de période spatiale similaire à celle des dermatoglyphes.

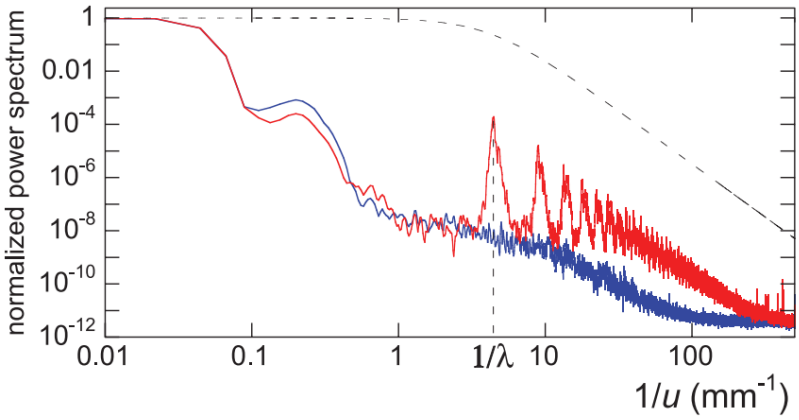


Figure 14. Spectres de puissance normalisés obtenus par transformée de Fourier pour le capteur biomimétique en rouge et lisse en bleu. D'après Scheibert et al., 2009

Les résultats des travaux de thèse de Benjamin Weiland (2020) suggèrent que lorsque la période spatiale des dermatoglyphes coïncide avec celle de la texture, elle provoque une **amplification des vibrations**. Les mesures effectuées sur des surfaces micro texturées ont révélé que l'intensité des vibrations induites dépend de la distance entre les plots. Lorsque la période spatiale des textures augmente, l'intensité des vibrations augmente également jusqu'à atteindre un pic lorsque la période spatiale est similaire à celle des dermatoglyphes. Cependant, lorsque la période spatiale des textures devient supérieure à celle des dermatoglyphes, cette intensité diminue. Ce résultat vient corroborer les observations faites par l'équipe de Debrégeas, mettant en évidence que l'une des principales fonctions des dermatoglyphes consistent à amplifier l'intensité des vibrations.

Dans l'expérience précédemment exposée (Scheibert et al., 2009), les crêtes suivaient une orientation parallèle au réseau du substrat et perpendiculaire à la direction de balayage. Afin d'examiner l'influence de cette orientation particulière sur l'amplitude du signal mesuré, une série d'expérimentations a été conduite, au cours desquelles l'orientation des crêtes a été graduellement modifiée par rapport à la direction de balayage et à l'axe du réseau de substrats *(Figure 15)*. On remarque que la pression de contact est d'autant plus forte quand les motifs épidermiques sont parallèles au substrat et perpendiculaires à la direction de balayage.

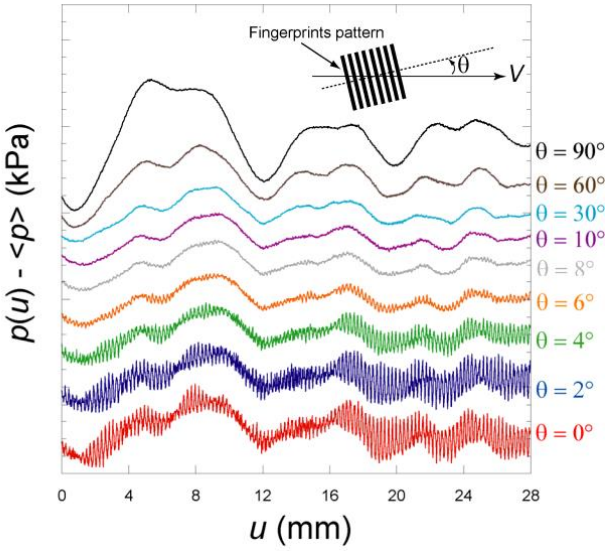


Figure 15. Effet de l'orientation des crêtes. D'après Supplementary Materials Scheibert et al., 2009

Dans la même équipe, (Prevost et al., 2009) se sont intéressés spécifiquement à cet aspect et ils ont démontré que la relation angulaire entre l'axe de balayage et les dermatoglyphes en contact avec la surface a une influence significative sur la gamme de vibrations cutanées générées lors de l'exploration tactile. En effet, ils ont appuyé l'idée que l'amplification des vibrations était plus prononcée lorsque les stries des dermatoglyphes étaient alignées de manière parallèle avec celles de la texture, et perpendiculaires à la direction du balayage. Pour illustrer une fois de plus l'importance des dermatoglyphes et de leurs caractéristiques, prenons un dernier exemple. Dans une étude présentée par Martinot en 2006, il a été constaté que plus les textures correspondent à l'échelle des crêtes épidermiques, plus l'intensité moyenne de la force de cisaillement, du frottement et des vibrations résultant du contact augmente. De plus, cette recherche a révélé une augmentation de la perception de la rugosité lorsque la longueur d'onde de la texture rugueuse se rapproche de celle des dermatoglyphes. Martinot (2006) a ainsi émis l'hypothèse que la perception de la rugosité dépendait de la compatibilité et de la concordance entre les caractéristiques de surface de la peau et de la texture au moment du contact.

En se replaçant dans le contexte du contrôle de l'équilibre malgré la présence d'oscillations posturales de grandes amplitudes tel que décrit dans la section 1 celles-ci demeurent relativement faibles (~0.3cm pour les grandes oscillations, Fabre et al., 2021). Par conséquent, peu de vibrations sont susceptibles d'être générées à l'interface entre le pied et

la surface de support. Toutes les observations présentées ci-contre ont permis de mettre en lumière que la présence des dermatoglyphes va permettre d'amplifier le signal vibratoire, et en particulier en raison de la relation significative entre la période des dermatoglyphes et celle de la surface. Jusqu'à présent toutes les études consacrées aux caractéristiques des crêtes épidermiques formant les dermatoglyphes se sont limitées à l'analyse de la main. La période spatiale de ces dermatoglyphes est estimée à environ 400-500 µm, et il a été noté qu'elle ne semble pas être influencée par le genre (Cornuault et al., 2015 ; thèse Weiland, 2020). Face au manque d'informations concernant les dermatoglyphes plantaires, nous avons entrepris d'étudier cette caractéristique *(Figure 16)*. Il en est ainsi ressorti que la périodicité inter-dermatoglyphes plantaires est approximativement de la même ampleur que celui observé pour la main, puisqu'il est d'environ **600 µm**.

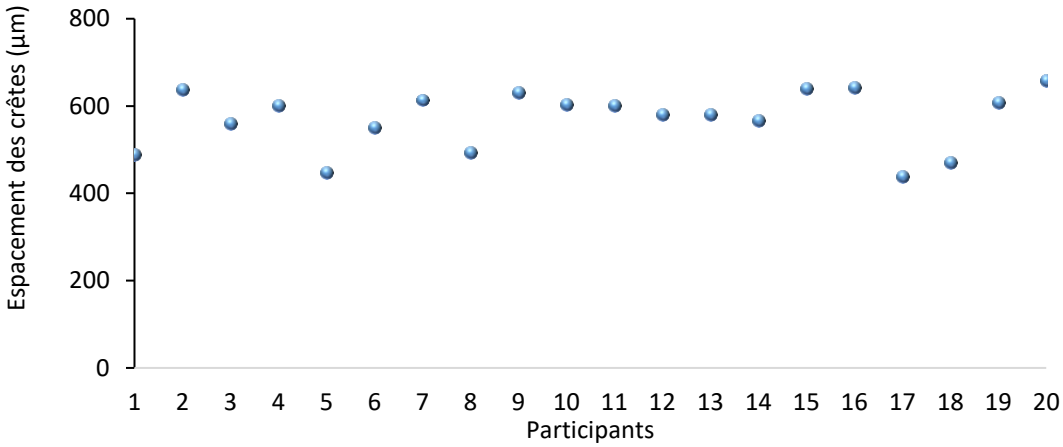


Figure 16. Mesures de l'espacement des crêtes épidermiques plantaires(n=20). Chaque point représente une donnée individuelle, offrant un aperçu de la variabilité au sein de l'échantillon

Surface biomimétique

Même si la période a été choisie sur la base de l'espacement des champs récepteur à la vue de la relation forte entre période des dermatoglyphes et de la surface le choix de la période a été faite pour s'approcher au plus possible de la gamme d'espacement des crêtes épidermiques (≈600 µm).

4. Une approche biomimétique de l'ingénierie appliquée à la conception de surfaces

Maintenant que toutes les **caractéristiques** sont rassemblées, nous sommes enfin prêts à présenter la surface biomimétique *(Figure 17)*. Une rupture que nous avons eu la volonté d'initier était ici le passage vers une approche d'une conception **bio-inspiré**, ou la création d'une nouvelle surface s'est appuyée sur des caractéristiques biologiques. La littérature exposée jusqu'à présent a permis de prendre conscience de l'importance cruciale des mécanorécepteurs et des dermatoglyphes dans le contrôle de l'équilibre. De cette constatation émerge naturellement une approche : la conception d'une surface directement inspirée par leurs caractéristiques. Cette démarche visant à atteindre une optimisation du contact, en cherchant à reproduire les propriétés qui favorisent une interaction harmonieuse entre la surface et la peau.

La forme et la période se révèlent être des caractéristiques essentielles qui sont étroitement interdépendantes. La sélection de la forme a été guidée par les **caractéristiques structurelles des dermatoglyphes**, et son diamètre a été ajusté pour correspondre à la **taille moyenne des champs récepteurs** (FA I, SA I). Quant à la période, elle a été déterminée en prenant la **distance minimale entre les champs récepteurs** qui permet de s'approcher de l'espacement moyen entre les crêtes épidermiques. La caractérisation de la surface biomimétique allie avec subtilité une périodicité évidente résultant de la répétition de motifs et une isotropie indéniable due à sa texture de crête.

Caractéristiques	Forme	Période	Profondeur
Mécanorécepteurs (FA I et SA I)	Champs récepteurs **circulaires diamètre 2-8 mm** (Johansson & Vallbo, 1983)	Distance entre 2 champs récepteurs **0.9** - 1.3mm (Johansson & Vallbo, 1983)	Pour la main, 100 µm -> force normale à 0,5N. Pour le pied, seuil de perception de la translation d'un support -> 3,5N
Dermatoglyphes	Formes circulaires principales (Cummins & Midlo, 1926)	Espacement des crêtes épidermiques **(≈600µm/0.6mm)**	
Surface Biomimétique	Forme circulaire 8mm de diamètre	0.9mm	0.7mm

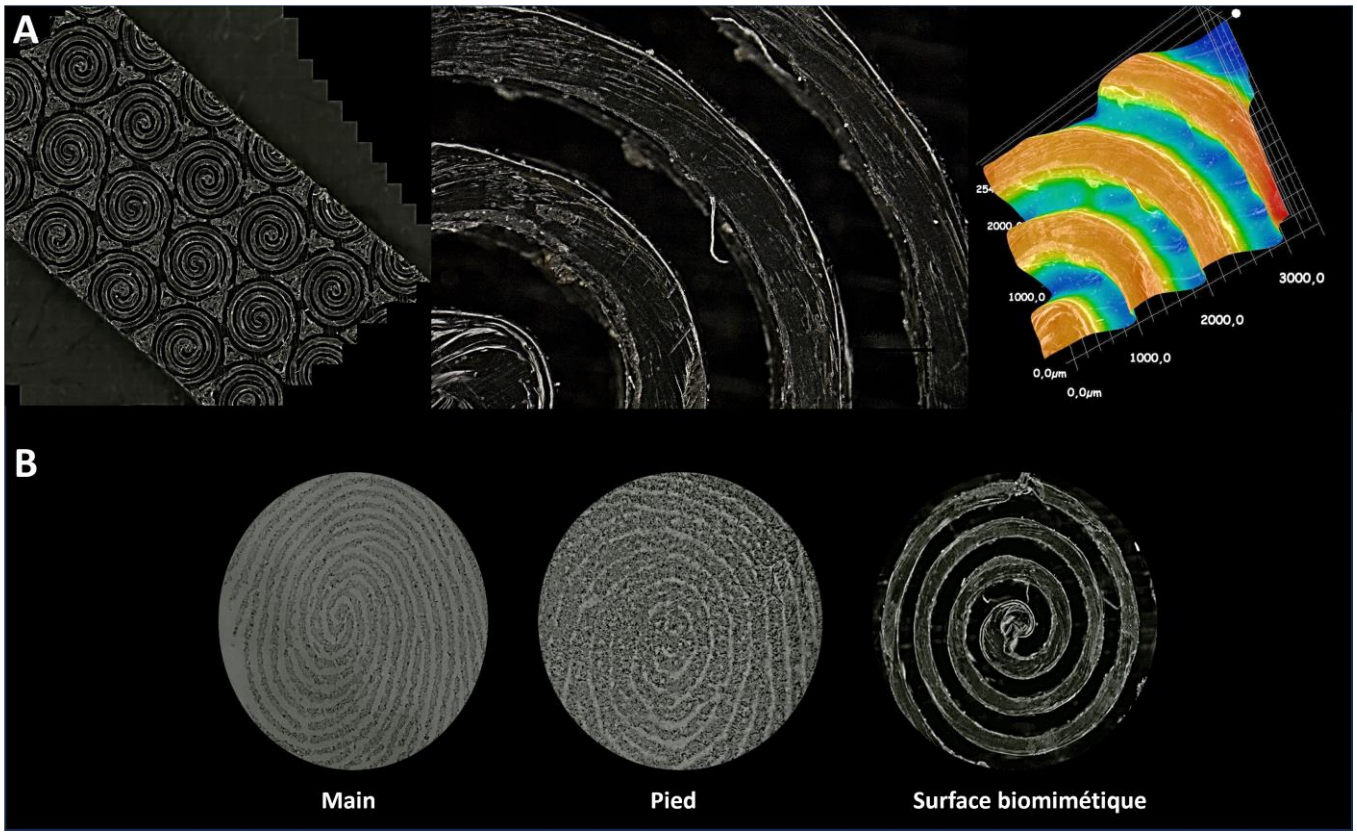


Figure 17. A) Trois vues de la surface biomimétique (crédit photo : Livia Felicetti). B) Motifs des dermatoglyphes présents au niveau de la main et du pied et celui constituant la surface biomimétique. Toutes les images obtenues avec le microscope Kayence.

Hypothèse de travail

La surface biomimétique a ainsi fait l'objet de *4 expérimentations*.

La première hypothèse centrale qui a été posée sur la surface biomimétique a fait le fruit de la *1ère expérimentation* de l'étude 1. Nous avons ainsi supposé **que la surface biomimétique, dont la texture est inspirée par les mécanorécepteurs et les caractéristiques spatiales des dermatoglyphes, devrait optimiser la déformation de la peau et faciliter l'encodage neuronal de cette déformation en même temps que les processus sensoriels corticaux des entrées tactiles**.

La surface biomimétique a été élaborée dans le but de mettre au point un revêtement visant à améliorer le transfert des informations cutanées plantaires. Il est donc désormais pertinent de s'intéresser au chemin emprunté par ces informations, de la périphérie jusqu'au niveau cortical.

5. Traitement cortical des afférences tactiles

5.1 De la périphérie au niveau cortical

Une fois que les mécanorécepteurs cutanés de la plante des pieds sont stimulés, leur signal d'activation est transmis par les fibres de type Aβ. Ces fibres Aβ se regroupent pour former le nerf tibial. Ce nerf se divise ensuite en deux branches : médiale et latérale, il fournit ainsi une innervation motrice et sensorielle au pied. La partie médiale de la plante des pieds, est innervée par la branche saphène du nerf fémoral (Davis & Schon, 1995).

Historiquement, l'attention s'est principalement portée sur ce qu'on a appelé « une voie directe » (*Figure 18*) pour la transmission et le traitement des informations liées au toucher, **la voie lemniscale**. Selon ce modèle, les mécanorécepteurs projettent directement via les colonnes dorsales vers les noyaux de la colonne dorsale du tronc cérébrale, comprenant le noyau gracile et le noyau cunéiforme. Les neurones de deuxième ordre situés dans ces noyaux relaient ensuite les informations tactiles au thalamus par le biais du lemniscus médian. Enfin, les neurones thalamocorticaux de troisième ordre projettent ces informations vers le cortex somatosensoriel primaire (S1) (Purves et al., 2005).

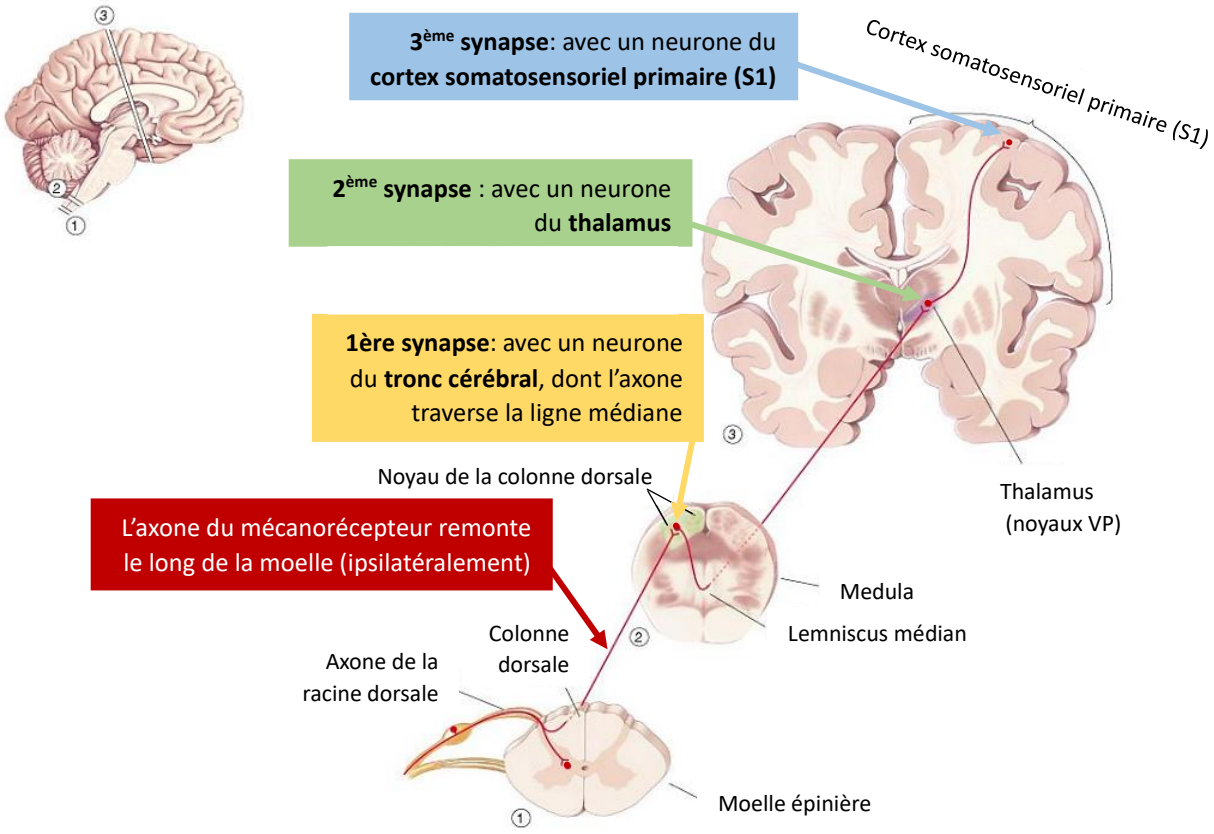


Figure 18. Le cheminement de l'information cutanées plantaires. D'après Bear et al., 2002

En se permettant une petite parenthèse, dans la revue d'Abraira & Ginty en 2013, un modèle différent est proposé, où cela serait un schéma plus intégré, indiquant que le processus de traitement débute à un stade plus précoce. Comme dans le système visuel où nous savons aujourd'hui que la rétine elle-même joue un rôle central dans le traitement des informations visuelles, les cellules ganglionnaires qui y sont situées transmettent les informations visuelles traitées à plusieurs régions du cerveau. Les auteurs avancent l'idée que la corne dorsale de la moelle épinière pourrait être comparée à la rétine dans le contexte du traitement des informations tactiles (Abraira & Ginty, 2013 ; Abraira et al., 2017). En effet, la configuration anatomique et la localisation des terminaisons des mécanorécepteurs soutiennent l'hypothèse que la corne dorsale représente le point de départ pour la représentation, l'intégration et le traitement en préparation pour la transmission au niveau cortical. Une observation qui renforce cette théorie est que tous les mécanorécepteurs projettent des branches se terminant dans la corne dorsale de la moelle épinière (Brown et al., 1980 ; Petit & Burgess, 1968).

Nous allons désormais nous pencher plus attentivement sur le processus d'intégration sensorielle, en examinant les réseaux corticaux qui sont impliqués dans le traitement des afférences tactiles.

5.2 Réseaux corticaux du traitement des afférences tactiles

Les informations tactiles, plus généralement sensorielles, sont transmises SNC en étant émises d'abord vers le thalamus. À partir du thalamus, il est possible que l'information puisse utilisée plusieurs voies distinctes, choix qui dépendra largement de la nature de la tâche en cours.

5.2.1 La voie tactile centrale vers le cortex somatosensoriel

La voie la plus couramment reconnue pour le traitement des informations tactiles implique un cheminement direct depuis les axones des neurones thalamiques du noyau ventral postérolatéral projetant jusqu'au cortex somatosensoriel primaire (S1) (Duysens et al., 1995 ; Jones, 1986). Dans cette voie-là, les axones des neurones thalamiques du noyau ventral postérolatéral projettent vers S1. Les travaux de Duysens et de son équipe en 1995, en utilisant

la méthode des potentiels évoqués, ont mis en évidence qu'après une stimulation du nerf tibial, responsable de l'innervation de la plante du pied, un potentiel évoqué se manifestait au niveau de la représentation du pied dans la région S1, précisément au niveau de la scissure interhémisphérique. De manière similaire, les observations de Chapman et Meftah en 2005 montrent que lorsqu'une stimulation tactile est appliquée sur la peau lisse de la main d'un singe, et ce, dans le cadre d'une tâche de discrimination, les neurones présents dans la région S1 sont activés.

Il est important de se rappeler que le cortex somatosensoriel est constitué par le cortex somatosensoriel primaire (S1) comme évoqué précédemment et le cortex somatosensoriel secondaire (S2). Dans le cortex somatosensoriel, nous identifions quatre régions distinctes délimitées par leur architecture cellulaire : il s'agit des aires de Brodmann 1, 2, 3a et 3b. Ces aires ont été soumises à une analyse approfondie sous divers angles, grâce à de nombreuses études menées sur des modèles animaux. En se basant sur sa proéminence et la manière ciblée dont les informations thalamocorticales s'y projettent, une seule de ces aires peut être identifiée comme S1, c'est l'aire 3b (Kaas, 1983 ; Krubitzer & Disbrow, 2008). L'aire 3a est située immédiatement en rostrale de l'aire 3b. Les aires 3a et 3b se projettent à leur tour vers les aires 1 et 2 qui sont quant à elles généralement classées comme des aires corticales supérieures, ce qui est confirmé par leurs caractéristiques de réponses plus complexes (de Lafuente & Romo., 2006 ; Iwamura, 1998). Ces aires vont avoir la particularité de présenter des spécialisations différentes. La grande majorité des neurones de l'aire 3b répondent aux **stimulations cutanées** (Hyvärinen & Poranen, 1978 ; Iwamura et al., 1993 ; Taoka et al., 2000). L'ablation de l'aire 3b abolit la sensibilité cutanée dans l'aire 1, ce qui est cohérent avec la relation hiérarchique existante entre ces deux aires. En effet, l'aire 1 reçoit les informations cutanées en provenance de l'aire 3b. Comme leurs homologues de l'aire 3b, presque tous les neurones de l'aire 1 répondent à la stimulation cutanée (Hyvärinen & Poranen, 1978 ; Iwamura et al., 1983). Situés dans ou près du fond du sillon central, les neurones de l'aire 3a présentent principalement eux des réponses proprioceptives, c'est-à-dire qu'ils réagissent aux manipulations des articulations et à l'étirement des muscles (Iwamura et al., 1983 ; Krubitzer et al., 2004). Et enfin, l'aire 2 reçoit des informations en provenance des aires 3a et 3b, ce qui fait que les neurones de l'aire 2 affichent à la fois des réponses liées à la sensation cutanée et à la proprioception (Hyvärinen & Poranen, 1978 ; Iwamura et al., 1993 ; Taoka et al., 2000). Il

est à noter que les neurones de cette aire qui se trouvent à proximité de la limite avec l'aire 1 ont tendance à présenter des caractéristiques davantage orientées vers la sensation cutanée, tandis que ceux situés près de la limite caudale sont plus orientés vers la proprioception (Iwamura et al., 1993 ; Pons et al., 1985). Les informations sont ensuite distribuées en direction de S2. Cette observation est corroborée par des études qui ont montré que lors d'une lésion au niveau de S1 il y avait une suppression des réponses au niveau de S2 (Jones & Powell, 1968). S2 a un rôle essentiel notamment dans l'intégration des informations somatosensorielles pour le contrôle du mouvement (Lin & Forss, 2002 ; Ridley & Ettlinger, 1976). L'activité de cette zone augmente lorsque les entrées somatosensorielles sont pertinentes pour la tâche (Forss & Jousmäki, 1998 ; Huttunen et al., 1996 ; Lin et al., 2000).

5.2.2 Les voies tactiles thalamocorticales

De manière intéressante, il a été démontré que lorsqu'une tâche de discrimination tactile est effectuée avec une concentration accrue sur le stimulus tactile, les neurones de S2 présentent une augmentation significative de leur activité par rapport à S1 (Chapman & Meftah, 2005). En outre, les neurones de S2 qui réagissent à la texture ne répondent pas à des stimulations tactiles dans d'autres contextes, ce qui souligne que l'activation des neurones de S2 est étroitement liée à la nature spécifique de la tâche en cours. Par conséquent, lors d'une tâche de discrimination tactile, une autre voie thalamocorticale semble être mobilisée vers S2, ce qui est corroboré par les connexions anatomiques directes existant entre le thalamus et S2, comme l'ont relevé (Disbrow et al., 2003).

S2 projette à son tour des axones vers le cortex pariétal postérieur (PPC), et plus particulièrement vers une sous-région du PPC qui est le lobule pariétal supérieur (SPL, BA5-7) (Disbrow et al., 2003). Cette aire participe à la mise en place de la représentation dynamique du schéma corporel (Pellijeff et al., 2006). Une fonction importante du SPL est de permettre de maintenir une représentation interne du corps ainsi que la mise en place de la représentation dynamique du schéma corporel (Pellijeff et al., 2006 ; Wolpert et al., 1998). Cette mise à jour rapide de la position du corps dans l'espace est rendue possible par les connexions directes que le SPL a avec le thalamus, principale voie d'entrée des afférences sensorielles. Liang et al (2013) suggèrent que des connexions thalamocorticales directes vers le réseau de saillance sont empruntées quand les informations sont pertinentes car c'est un

moyen rapide et efficace de transmission pour les afférences sensorielles. Cette idée est soutenue par des études neuroanatomiques qui ont mis en évidence la présence de projections thalamocorticales directes vers le SPL (Impieri et al., 2018 ; Padberg et al., 2009 ; Pons & Kaas, 1985). En se penchant davantage sur la région du noyau ventral postérieur, située dans le thalamus, il est à noter qu'elle abrite une population de neurones qui présentent une sensibilité particulièrement marquée aux stimulations tactiles, et ces neurones émettent des projections directes vers le SPL (Chung et al., 1986 ; Impieri et al., 2018). De plus, au niveau du noyau pulvinar thalamique il existe également une population de neurones sensibles aux entrées somatosensorielles (Padberg et al., 2009) et qui projette directement vers le SPL (Gharbawie et al., 2010 ; Pons & Kaas, 1985).

Disbrow et ses collègues en 2003 ont eux aussi mis en évidence l'existence de projections directes du thalamus vers une autre sous-région du PPC, la zone pariétale ventrale (PV, BA 39 et 40) correspondant au lobule pariétal inférieur (IPL). Ces deux zones sont importantes car d'une part S2 et le PV sont impliqués dans le traitement des informations tactiles et d'autre part car le PV présente des connexions denses vers le SPL (Disbrow et al., 2000 ; Hinkley et al., 2007 ; Krubitzer & Kaas, 1990). Ainsi l'existence de ces projections permet d'augmenter la vitesse de transmission et de ce fait d'augmenter l'activité du SPL.

En résumé, il existe diverses voies de projections thalamocorticales vers des aires plus ou moins intégratives telles que S1, S2, PPC, IPL pour le traitement des informations tactiles, en fonction de la nature de la tâche en cours. Une fois que l'information tactile a été traitée par l'un de ces premiers relais, elle peut être intégrée, si ce n'est pas déjà le cas, dans des régions corticales spécifiques du PPC, telles que l'IPL, le SPL ou encore la jonction temporo-pariétale (TPJ), grâce à des connexions anatomiques directes entre ces régions corticales (Jones & Powell, 1968 ; Disbrow et al., 2003).

5.3 Modulation des afférences tactiles

Selon la tâche en cours et le degré d'importance de l'information tactile pour cette tâche une même information sensorielle peut se voir attribuer un poids variable (Cybulska-Klosowicz et al., 2011 ; Mouchnino et al., 2015 ; Williams et al., 1998). Cette modulation sensorielle revêt une importance capitale dans la vie quotidienne, car elle assure le maintien de l'équilibre et la capacité à effectuer des mouvements, même en présence d'une diminution,

voire dans certains cas, d'une perte totale d'une information sensorielle (McKeon & Hertel, 2007 ; Meyer et al., 2004).

5.3.1 Modulation par le contexte attentionnel

Dans notre vie quotidienne, nous sommes souvent peu conscients de notre équilibre. Cependant, lorsque nous essayons de jongler avec plusieurs tâches tout en maintenant notre équilibre, il se produit une compétition pour nos ressources attentionnelles. Cela s'explique par le fait que la régulation de l'équilibre nécessite naturellement une certaine allocation de notre attention (Lajoie et al., 1993, 1996). Des études récentes ont indiqué que l'augmentation de l'activité électrophysiologique de la bande thêta (5-7Hz) dans les zones sensorimotrices est un indicateur biologique de la complexité accrue d'une tâche liée à l'équilibre. Par exemple, une augmentation significative de l'activité thêta a été observée dans le cortex sensorimoteur gauche juste avant qu'une personne ne perde l'équilibre, que ce soit en basculant vers la droite ou vers la gauche (Sipp et al., 2013). Ce changement local de l'activité thêta se propage ensuite vers d'autres zones du cerveau, notamment les régions pariétales antérieures et cingulaires antérieures. Une augmentation similaire de l'activité thêta a été constatée lors de la préparation à une tâche exigeante en matière de rétablissement de l'équilibre, dans laquelle les participants devaient maintenir leurs pieds en place et s'abstenir de faire un pas (Solis-Escalante et al., 2019). De plus, une augmentation de l'activité thêta a également été observée dans le cortex pariétal postérieur lorsque la transition était effectuée d'une surface stable à une surface instable (Hülsdünker at al., 2015 ; Mierau et al., 2017).

Les ondes cérébrales

Les ondes cérébrales, delta (0,5 à 4 Hz), thêta (4 à 8 Hz), alpha (8 à 13 Hz), bêta (13 à 30 Hz) et gamma (30 Hz et plus) réagissent à des événements en se synchronisant (ERS) ou se désynchronisant (ERD). La méthode de quantification des désynchronisations et synchronisations liées à l'évènement décrite par Pfurtscheller et Aranibar en 1977 consiste à déterminer l'évolution temporelle de la puissance du signal EEG dans une bande de fréquence donnée, avant, pendant, et après un évènement. L'ERS et l'ERD ont des **significations fonctionnelles sur l'activité de la région** corticale mais cela est grandement dépendant d'une part de la bande de fréquences et également de la localisation. Par exemple, Les augmentations de la puissance alpha (ERS) sont généralement considérées comme **inhibitrices** tandis que les diminutions (ERD) sont considérées comme une augmentation du traitement ou de la sensibilité.

Depuis l'étude de Kerr et collaborateurs (1985), plusieurs chercheurs se sont penchés sur l'exploration de la relation entre le contrôle postural et les processus cognitifs à travers l'utilisation du paradigme de la double tâche. Ce paradigme consiste à accomplir simultanément deux tâches distinctes : une tâche principale et une tâche secondaire. L'idée sous-jacente est que si le contrôle postural sollicite des ressources attentionnelles, la réalisation d'une tâche secondaire exigeante sur le plan de l'attention devrait entraîner une interférence entre les deux. Cette interférence se manifeste généralement par une détérioration de la performance dans l'une ou les deux tâches. Une étude réalisée par Little & Woollacott en 2015 a utilisé un paradigme de double tâche comprenant une mesure électroencéphalographique (EEG) pour examiner l'interférence corticale lors d'une tâche de mémoire de travail visuelle couplée à une perturbation posturale ou non. Ils ont observé une diminution de l'amplitude du potentiel évoqué au niveau moteur et sensoriel lors de la double tâche. Ils ont interprété ces résultats comme une mise en évidence directe d'un schéma d'interférence, qui suggère que les deux tâches partageaient un ensemble similaire de ressources attentionnelles. De manière surprenante, lorsque la complexité de la double tâche augmente, un autre mécanisme de réorganisation sensorielle peut entrer en jeu. Cette capacité à ajuster l'organisation sensorielle a été observée, par exemple, chez des gymnastes de haut niveau (Yeh et al., 2019). Lorsqu'ils effectuent une double tâche, ils parviennent à améliorer significativement leurs performances posturales en adoptant une approche sensorielle différente qui consiste à donner plus de poids aux entrées sensorielles les plus saillantes, mais uniquement lorsqu'ils sont confrontés à une tâche secondaire extrêmement exigeante.

Hypothèse de travail

Dans **l'étude 1** *(expérimentation 2)* nous avons formulé la 2nde hypothèse qui reposait sur l'idée selon **laquelle faciliter la détection de l'instabilité de l'équilibre lorsque l'on se tient debout sur une surface mobile biomimétique réduirait la charge attentionnelle nécessaire pour maintenir une posture stable. Cela aurait pour effet de minimiser les interférences entre les tâches posturales et cognitives**.

Maintenant que nous avons exploré le concept de modulation des informations sensorielles par le contexte attentionnel, il est temps de se pencher sur un élément qui peut fortement influencer ce processus : *le mouvement lui-même*.

5.3.2 Modulation par le mouvement

Facilitation des afférences tactiles

Le cerveau est capable de faciliter la transmission de signaux afférents (Duysens et al., 1995 ; Mouchnino et al., 2015 ; Saradjian et al., 2019). Cette facilitation cortico-corticale des processus sensoriels est observée lors de mouvements volontaires comme lors de l'initiation de la locomotion. Par exemple, dans une étude précédente (Mouchnino et al., 2015), il a été montré que la transmission des afférences cutanées depuis la périphérie jusqu'au cortex somatosensoriel était facilitée lors de la phase précoce de planification du pas vers l'avant (-700ms avant l'exécution motrice). Ce mécanisme de facilitation sensorielle, dont l'origine a été identifiée comme étant les aires prémotrices, pourrait contribuer à augmenter les processus de traitement des afférences tactiles afin de régler avec précision les forces exercées au sol qui permettent de transférer le poids du corps vers la jambe d'appui avant l'initiation du premier pas vers l'avant. Cette facilitation a aussi été mise en évidence pendant l'initiation d'un pas par Saradjian et son équipe en 2013. En effet, dans cette étude, ils ont observé une augmentation de l'amplitude des potentiels évoqués somatosensoriels (SEP) tardifs en condition de normogravité lorsque les tendons bilatéraux des chevilles étaient stimulés pendant l'initiation d'un pas, par rapport au maintien de la position debout naturelle. Cependant, lors de ces mêmes tâches (rester debout et initier un pas), mais en condition de microgravité où les contraintes d'équilibre sont considérablement réduites, et de ce fait où les informations somatosensorielles deviennent moins cruciales, il n'y avait plus de différence d'amplitude des SEP. Ils ont ainsi établi que la facilitation somatosensorielle se manifeste durant la préparation d'un pas lorsque les contraintes liées à l'équilibre l'exigent, en particulier ici dans la situation de normogravité. Ainsi il apparaît que la facilitation sensorielle dépend grandement de la tâche et du contexte.

Atténuation des afférences tactiles

De manière fascinante et contre-intuitive, cette facilitation qui peut être observée avant le commencement du mouvement, voire encore dès le tout début du mouvement, peut se transformer en une inhibition pendant l'exécution du mouvement. Ce phénomène, connu sous le nom **d'atténuation sensorielle ou encore gating sensoriel**, a déjà été rapporté dans de nombreuses études portant sur le mouvement humain et la perception tactile (Bernier et al.,

2009 ; Chapman & Tremblay, 2015 ; Cohen & Starr, 1987 ; Confais et al., 2017 ; Seki & Fetz, 2012 ; Seki et al., 2003 ; Williams et al., 1998). Le gating sensoriel, est un phénomène fascinant qui joue un rôle crucial dans la manière dont notre cerveau traite et intègre les informations sensorielles pendant un mouvement (Giblin, 1964). Ce mécanisme subtil mais important peut être compris comme une sorte de "porte" qui s'ouvre et se ferme pour permettre ou inhiber le flux des informations sensorielles vers notre SNC. Le gating sensoriel pendant un mouvement est un exemple fascinant de la façon dont notre cerveau gère la multitude d'informations sensorielles qui lui parviennent à tout moment. En modulant ces informations de manière sélective, il assure notre capacité à effectuer des mouvements fluides et précis tout en maintenant notre équilibre, même dans des conditions complexes. Il a été proposé que le rôle du gating sensoriel soit de différencier les sensations créées par son propre mouvement de celles créées par des stimuli externes afin de mettre en évidence l'entrée sensorielle externe biologiquement plus saillante et moins prévisible (Chapman et al., 1988 ; Miall et Wolpert, 1996 ; Wolpert et al., 1995). Cette mise en évidence du gating des informations sensorielles a été révélé notamment en utilisant la technique des SEP. *(Figure 19)*.

Les potentiels évoqués somatosensoriels (SEP)

Lorsqu'une stimulation sensorielle est appliquée, les récepteurs sensoriels du corps envoient des signaux au système nerveux central. Les SEP correspondent à la réponse électrique du système nerveux central suite à la stimulation. Ils sont enregistrés à l'aide d'électrodes placées sur la peau ou le cuir chevelu pour mesurer les réponses électriques qui se produisent en réponse à la stimulation. Les SEP fournissent des informations importantes sur la façon dont le système nerveux traite les informations sensorielles car il témoigne de la quantité de traitement des entrées sensorielles au niveau cortical (Case et al., 2016 ; Desmedt & Robertson, 1977 ; Hämäläinen et al., 1990 ; Lin et al., 2003 ; Mauguière et al., 1997 ; Salinas et al., 2000).

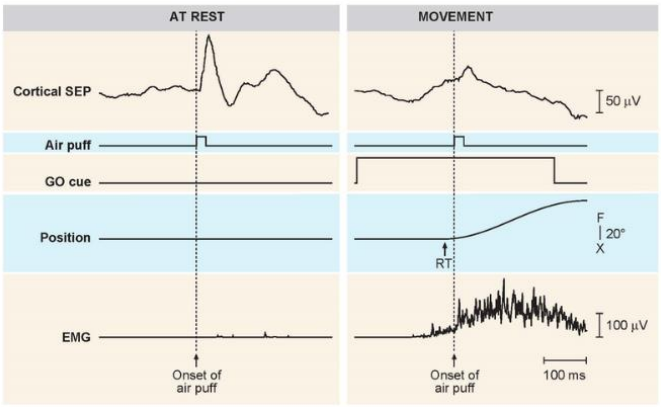


Figure 19. Les potentiels évoqués somatosensoriels (SEP) enregistrés à partir de S1 chez le macaque ont une amplitude réduite lorsque le stimulus est appliqué pendant le mouvement (flexion du coude en réponse à un signal visuel de départ). La réponse au repos (sans mouvement) est également illustrée.

D'après Jiang et al., 1990

La suppression tactile se manifeste dans les premières étapes de relais sensoriel, à savoir la moelle épinière (Seki et al., 2003) et les noyaux de la colonne dorsale (Ghez & Lenzi, 1971), avant même que le mouvement ne débute. Cependant, les effets de cette suppression observés dans ces premières stations de relais sont relativement limités en amplitude. À mesure que l'on progresse dans la voie sensorielle, notamment vers des niveaux supérieurs comme le noyau ventral postérolatéral (VPL) et le S1, le degré maximal de suppression pendant le mouvement augmente progressivement (Chapman et al., 1988) *(Figure 20A)*. *Le VPL est un noyau du noyau ventral postérieur du thalamus qui relaie les informations sensorielles provenant des neurones de second ordre et du lemnisque médial.* Lorsque le membre en mouvement fournit un retour sensoriel périphérique, cela entraîne une diminution de l'amplitude des SEP à tous les niveaux de la voie, avec des réductions plus prononcées observées aux niveaux supérieurs (par exemple, S1 par rapport à la colonne dorsale - lemniscale médiane, ML). En revanche, la commande motrice semble exercer une influence plus marquée aux niveaux inférieurs de la voie sensorielle, tels que la moelle épinière et les noyaux de la colonne dorsale. Cela se traduit par le fait que les réponses corticales dans la région S1 à la stimulation du ML ou du thalamus VPL ne sont modulées qu'après le début du mouvement (Chapman & Tremblay, 2015) *(Figure 20C)*.

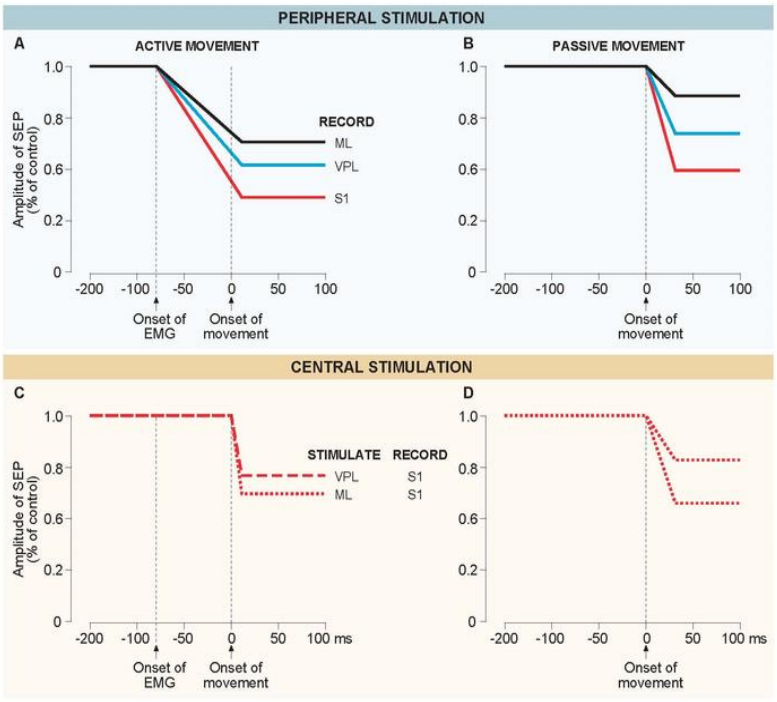


Figure 20. A-B : évolution temporelle de la modulation de l'amplitude des SEP déclenchés par une stimulation périphérique enregistrée au niveau du lemniscus médian (ML), du noyau ventral postérolatéral *(VPL) et de S1 en relation avec des mouvements actifs (A) et passifs (B) du coude.*

C-D : évolution temporelle de la modulation des SEP de S1 provoquée par la stimulation du ML et du VPL (sites d'enregistrement de A-B) en relation avec des mouvements actifs (C) et passifs (D). Les données sont toutes alignées sur le début du mouvement ; le début approximatif de l'activité EMG est indiquée pour les mouvements actifs (à gauche). D'après Chapman, 1994

Ces résultats mettent en évidence que le mouvement, mais aussi la phase de planification du mouvement va tous les deux entraîner une atténuation sensorielle (Chapman, 1994 ; Voss et al., 2006). L'atténuation est donc générée par la commande motrice et par les retours sensoriels du mouvement puisque cette suppression reste présente même après le début du mouvement. Il est également notable qu'une diminution de la sensibilité sensorielle puisse être observée lors de mouvements passifs, bien que celle-ci ait été signalée comme étant de faible amplitude (Nakata et al., 2003 ; Tinazzi et al., 1997). Cette atténuation serait dû à nos modèles internes.

Afin de générer des prédictions sensorielles, il est postulé que le SNC construit et met à jour un modèle interne afin d'effectuer une estimation de notre état et de notre futur état. Deux localisations des modèles internes dans le cerveau paraissent envisageables compte tenu de la littérature le **cervelet et le cortex pariétal** (Blakemore & Sirigu, 2003). D'autres hypothèses sous-tendent que l'origine de cette atténuation sensorielle est également associée aux régions corticales impliquées dans la production motrice (i.e., cortex moteur primaire M1) (Voss et al., 2006). L'étude menée par Voss et collaborateurs (2006) a révélé que l'application de la stimulation magnétique transcrânienne (TMS) sur la zone motrice primaire (M1) au moment de l'envoi de la commande motrice pour un mouvement volontaire entraîne un retard dans son envoi et diminue la perception tactile pendant ce délai, même en l'absence de mouvement réel. Ainsi, même sans exécution de mouvement, mais pendant sa préparation, il y a une réduction des informations sensorielles tactiles. Cette atténuation des informations sensorielles semble découler des régions corticales impliquées dans la préparation motrice, telles que l'aire motrice supplémentaire (SMA) en amont de M1. En ce sens, l'étude de Haggard & Whitford (2004) a montré qu'en perturbant l'activité de la SMA à l'aide de la TMS il y a eu une réduction voir une totale abolition de l'effet de suppression sensorielle lors de mouvements volontaires. La TMS consiste à inhiber transitoirement l'activité d'une zone corticale précise au moyen d'une bobine qui va générer un champ magnétique puissant et focalisé au-dessus de la zone d'intérêt. Les auteurs ont ainsi suggéré que la SMA pourrait fournir un signal efférent utilisé par d'autres zones cérébrales pour moduler l'activité somatosensorielle pendant un mouvement auto-généré.

Lorsque l'on parle des modèles internes on distingue **le modèle interne inverse et le modèle interne direct (ou forward model)**. Le modèle inverse permet de fournir la commande

motrice qui va induire un changement d'état, il va ainsi permettre de transformer un mouvement désiré, en patron d'activations musculaires. Le modèle interne direct reçoit lui une copie d'efférence, qui représente en fait la copie de la commande motrice du geste qui va être réalisé, qui permet **de générer une prédiction des conséquences sensorielles de cette commande**. La *figure 21* propose une représentation avec toutes les composantes corticales mises en jeu. Le modèle interne direct permet ainsi d'élaborer un feedback prédit et il est par la suite combiné avec le retour du réel feedback sensoriel afin de pouvoir effectuer une comparaison et de valider ou non la précision de la prédiction (Wolpert et al., 2003 ; Wolpert & Ghahramani, 2000). Le modèle interne doit être mis à jour de manière régulière. Cette mise à jour passe essentiellement par les réafférences motrices et sensorielles liées au mouvement (Gueugneau et al., 2015). Le lobule pariétal supérieur (SPL, région du PPC) est essentiel pour l'intégration sensorimotrice permettant ainsi de maintenir une représentation interne de l'état du corps. En anticipant les conséquences sensorielles cela permet de réduire l'impact du retour sensoriel réel d'actions que le système dirige sur lui-même. Par exemple, Blakemore et collaborateurs (2000) ont montré que la sensation de chatouillement est réduite sur des sujets qui se chatouillent eux-mêmes via un robot. Cette sensation de chatouillement semble alors avoir été réduite car elle a été prédite en termes de feedback sensoriel prédit via le modèle interne direct. La sensation de chatouillement augmente lorsqu'un délai est soumis au mouvement du robot. Cette sensation se dégage lorsque le feedback prédit par le modèle interne direct est différent du feedback réel. Cette expérimentation montre que le modèle interne direct est capable de minimiser l'impact du retour sensoriel réel lorsque celui-ci est correctement prédit. Le modèle interne direct joue également un rôle crucial dans l'apprentissage moteur puisque son produit peut être comparé avec le feedback réel afin de générer un éventuel signal d'erreur s'il y a une discordance entre le feedback prédit et le feedback réel. Ce signal d'erreur peut par la suite servir à modifier le modèle interne inverse afin de chercher à trouver une nouvelle concordance entre le feedback prédit et le feedback réel (Bubic et al., 2010 ; Flanagan et al., 2003).

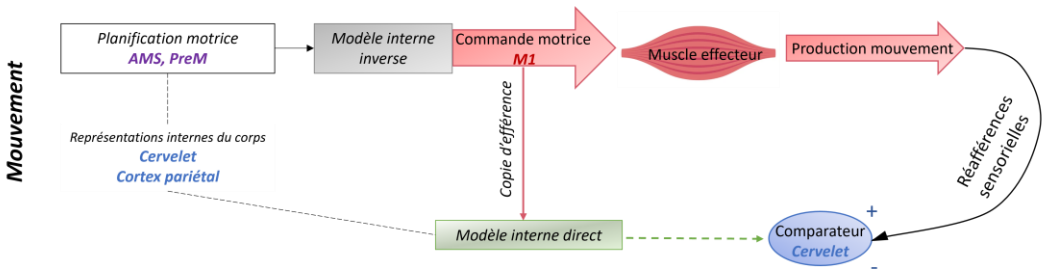


Figure 21. Schéma des composantes associées à l'exécution d'un mouvement volontaire

La levée du gating

Il semble donc que le mécanisme de filtrage, associé au mouvement et à sa préparation, limite la quantité d'informations sensorielles externes qui parvient au cortex pendant le mouvement, par rapport au niveau de repos. Il est tout de même paradoxal que le mouvement soit indispensable à la perception, mais qu'il s'accompagne tout de même d'une suppression de ses rétroactions sensorielles.

L'équipe de Cybulska- Klosowicz (2011) s'est penchée sur cette question et a démontré que ce mécanisme de gating peut être influencé par des ajustements pertinents pour la tâche, permettant ainsi une augmentation du flux d'informations sensorielles vers le cortex lorsque ces informations sont jugées **pertinentes** pour la tâche. Leur étude a révélé qu'au cours d'une tâche de détection tactile effectuée sur le doigt, avec un mouvement associé ou non et à différentes vitesses, l'atténuation sensorielle est absente lors d'une vitesse d'exploration lente (200 mm/s), contrairement à une vitesse plus élevée. Ainsi à une vitesse optimum permettant l'exploration tactile il y un meilleur traitement de l'information tactile qui était associée à une suppression de l'atténuation sensorielle (Cybulska- Klosowicz et al., 2011). D'autres études ont aussi montré que lorsque l'information sensorielle est pertinente pour le contrôle d'une tâche sensorimotrice cette information a un poids plus important, même pendant le mouvement (Saradjian et al., 2013 ; Staines et al., 2002).

Hypothèse de travail

Dans l'étude 2 *(expérimentation 3)*, nous avons évalué ce paradigme entre mouvement Passif et Actif et la possible modulation de l'atténuation sensorielle. Cela nous a conduit à mettre à l'épreuve notre **3ème hypothèse**, **qui suggérait que la suppression sensorielle typiquement observée lors des mouvements volontaires serait réduite lorsque les signaux tactiles deviennent pertinents grâce à l'utilisation d'une surface biomimétique**.

Pour conclure notre discussion sur la modulation sensorielle, explorons à présent un modèle qui présente des similitudes marquées avec le mouvement actif, mais qui se distingue par l'absence de rétroaction sensorielle. Il s'agit de l'accomplissement du mouvement sans générer de réponse motrice effective. En d'autres termes, plongeons dans le domaine de l'imagerie motrice.

5.3.3 Modulation par l'imagerie motrice

L'imagerie motrice implique la représentation mentale d'une action, sans qu'il y ait de mouvement physique réel ou visible. Ce processus cognitif actif permet de conceptualiser une action avec ses aspects temporels, spatiaux et kinesthésiques. Une base scientifique solide a démontré que lorsque quelqu'un s'imagine en train d'effectuer un mouvement, les mêmes zones corticales s'activent en grande partie que lorsqu'il réalise effectivement ce mouvement, soulignant ainsi une similitude neurofonctionnelle entre l'imagerie motrice et l'exécution du mouvement (Hardwick et al., 2018 ; Höller et al., 2013 ; Kosslyn et al., 2001). Effectivement, de fortes similitudes neuronales entre l'imagerie et les mouvements réels ont été mis en évidence comme celles de l'activation des aires motrices associatives (Decety, 1996 ; Decety et al., 1994 ; Jeannerod, 2001) ou encore les aires motrices (Ehrsson et al., 2003), le cortex pariétal et le cervelet, normalement engagés dans la programmation et l'exécution du mouvement (Ehrsson et al., 2003 ; Naito et al., 2002). Il est crucial de souligner que certains réseaux neuronaux ne se superposent pas complètement, ce qui met en évidence la possibilité de légères différences entre l'imagerie et l'exécution motrice (Guillot et al., 2012).

Il est maintenant établi que l'imagerie motrice peut être catégorisée en deux modalités distinctes : **l'imagerie visuelle et l'imagerie kinesthésique**. En ce qui concerne l'imagerie visuelle, elle implique la visualisation d'un mouvement soit à partir d'une perspective interne (première personne) ou externe (troisième personne). La perspective interne représente le mouvement comme si l'individu était activement engagé dans l'action, semblable à visualiser le mouvement avec une caméra fixée sur la tête. La perspective externe représente le mouvement comme si le sujet était un observateur, regardant soit lui-même ou une autre personne exécuter l'action. L'imagerie kinesthésique elle nécessite la "sensation du mouvement" et notamment la perception mentale des contractions musculaires et des étirements. La distinction entre l'imagerie visuelle et kinesthésique est renforcée par le fait

que ces deux modalités génèrent des schémas d'activation corticale différents, correspondant aux différences dans l'organisation corticale de ces modalités perceptives. Une étude menée par Guillot et collaborateurs en 2009 a mis en lumière un modèle divergent d'augmentation d'activité lors de la comparaison entre l'imagerie visuelle et kinesthésique. L'imagerie visuelle activait principalement les régions occipitales et les lobules pariétaux supérieurs, tandis que l'imagerie kinesthésique générait davantage d'activité dans les structures associées à la motricité et dans le lobule pariétal inférieur. Ces résultats suggèrent que l'imagerie visuelle et kinesthésique sont médiées par des systèmes neuronaux distincts.

Dans le cadre de cette thèse, une emphase particulière a été placée sur l'utilisation de l'imagerie kinesthésique, où les individus étaient encouragés à ressentir aussi fidèlement que possible le mouvement qu'ils imaginaient. Ceci est motivé par le fait que l'imagerie kinesthésique, semble offrir une représentation plus précise que l'image visuelle pour saisir la durée caractéristique d'un mouvement. De plus pour les tâches motrices nécessitant un contrôle moteur plus précis, l'imagerie kinesthésique semble produire des résultats supérieurs, corroborant ainsi la théorie de Smyth & Pendleton (1994), qui suggère que l'encodage du mouvement est traité par un sous-système kinesthésique-spatial distinct du système visuo-spatial de la mémoire de travail, facilitant la reproduction de mouvements complexes centrés sur le corps.

L'équipe de Kilteni (2018) s'est penché sur l'existence d'une équivalence computationnelle entre mouvement réel et imaginé, qui sous tendrait que l'imagerie motrice engage les mêmes mécanismes pour générer des prédictions sensorimotrices que les mouvements réels. Leurs résultats ont mis en évidence que l'imagerie motrice recrute les mêmes modèles internes que le mouvement réel pour générer les prédictions. Pendant l'imagerie motrice, la commande motrice est effectivement générée mais inhibée, vraisemblablement au niveau cortical ou sous-cortical, (Jeannerod, 2001). Cette copie de la commande va permettre au modèle interne d'estimer les conséquences de l'action. La *figure 22* présente une illustration intégrant l'ensemble des composantes corticales impliquées. L'existence d'une voie inhibitrice indirecte entre le cortex pariétal inférieur droit et le cortex moteur primaire gauche lors de la simulation mentale de mouvements de doigts pourrait être le mécanisme associé à la prévention de l'exécution réelle du mouvement pendant l'imagerie motrice (Lebon et al., 2012). Cependant, il est important de ne pas considérer cela comme

acquis, car dans la revue de Guillot et ses collaborateurs de 2012, il a été démontré que la question de savoir comment l'imagerie inhibe la transmission des commandes motrices dans les voies efférentes pour prévenir tout mouvement n'est toujours pas résolue de manière claire.

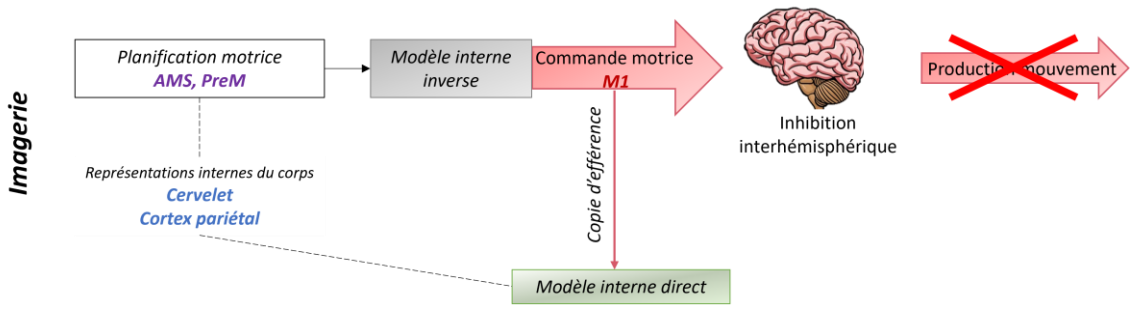


Figure 22. Schéma des composantes associées lors de l'imagerie motrice

Ces fortes équivalences entre l'imagerie et les mouvements volontaires ont propulsé l'imagerie comme une source riche d'applications dans des domaines tels que l'entraînement, l'apprentissage et la réhabilitation, pour ne citer qu'eux. L'acte de s'engager mentalement dans un tel exercice contribue à façonner le cerveau en exploitant sa plasticité, ce qui favorise la progression, l'amélioration et l'efficacité lors des futurs expériences motrices. Les représentations corticales dans le cerveau adulte sont hautement dynamiques plutôt que figées, comme l'ont démontré de nombreuses études (Lledo et al., 2006 ; Rossini et al., 2003). Les connexions et les réponses locales du cortex subissent constamment une réorganisation en réponse aux modifications à la fois centrales et périphériques des entrées sensorielles. L'imagerie engageant un grand nombre de régions cérébrales similaires à celles sollicitées dans la planification et l'exécution des mouvements volontaires avec une telle tâche il est alors possible de clore la boucle sensorimotrice ce qui va renforcer la plasticité synaptique. La principale différence réside dans le fait que l'imagerie motrice est conçue comme une activité "hors ligne" du système moteur (Lotze & Cohen, 2006). Ainsi, l'imagerie motrice se révèle être un outil puissant pour maintenir l'activité des aires corticales et leurs connexions mais aussi dans l'amélioration de la récupération, en complément d'autres approches de rééducation.

Cependant, selon la revue menée par Bolognini et son équipe en 2016, les approches contemporaines visant à faciliter la récupération des capacités motrices après un accident vasculaire cérébral (AVC) se concentrent principalement sur la répétition de mouvements

volontaires. Toutefois, la planification et l'exécution de ces mouvements volontaires dépendent de la capacité du cerveau à interpréter les informations sensorielles relatives à la position du corps et à anticiper les positions futures via les représentations internes. Malheureusement, la rééducation physique est souvent envisagée principalement sous l'angle strictement ‘’moteur’’, sans accorder une attention suffisante au rôle des informations sensorielles. Pourtant, des preuves solides suggèrent que les patients qui présentent des difficultés significatives, voire une absence totale de récupération après un AVC, présentent des signes de métabolisme fortement réduit au niveau du relais thalamique, comme en témoignent les travaux de Fries et al., en 1993 et de Binkofski et al., en 1996. Ces résultats indiquent que la récupération motrice semble grandement dépendre de la rétroaction sensorielle provenant du membre parétique. Ces observations font échos à des études mettant en place de l’imagerie mentale, avec des patients post-AVC. Il apparaît que chez les patients ayant subi un AVC, la capacité de l'influx nerveux de la main parétique diminue considérablement en raison du déficit moteur et cela va entraîner des schémas d'activation corticale anormaux. En effet, pendant l’imagerie de la main parétique, des activités ERD alpha/bêta plus fortes apparaissent dans l'hémisphère ipsilatéral (intact) plutôt que dans l'hémisphère controlatéral (lésé) (Park et al., 2016) tandis que c’est classiquement l’inverse qui se passe chez des sujets sains (Pfurtscheller et al., 1997). De manière intéressante lorsqu’un feedback tactile est fourni au membre parétique pendant l’imagerie ceci permet de rétablir un schéma classique en augmentant le niveau d’ERD controlatéral au niveau des zones sensorimotrices (Shu et al., 2017).

Ces résultats mis en commun, suggèrent qu'un retour sensoriel serait essentiel dans le processus de récupération motrice. Cette nécessité d'accès aux retours moteurs et sensoriels liés au mouvement a déjà été soulignée dans des études antérieures (Gueugneau et al., 2015 ; Wolpert et al., 1998). Ces rétroactions sensorielles revêtent une importance particulière pour maintenir et actualiser les modèles internes. En l'absence d'une mise à jour adéquate du modèle interne, un décalage peut survenir entre la perception des capacités d'une personne et sa réelle aptitude à accomplir des actions. Cela a été mis en évidence notamment chez les personnes âgées qui ont du mal à évaluer correctement leurs compétences motrices et posturales, ce qui augmente les risques de chutes (Lafargue et al., 2013). Ce problème est attribué à un défaut de mise à jour des modèles internes du cerveau, qui prédisent les résultats

des mouvements. Pour maintenir des performances optimales, le cerveau doit donc s'adapter en mettant à jour les modèles internes (Shadmehr et al., 2010).

En somme, au cœur de cette réflexion se pose une problématique : la mise en œuvre du mouvement dans le cadre de la rééducation peut parfois s'avérer complexe voir même impossible ou contreproductif. Envisageons alors l'utilisation de l'imagerie motrice, une approche qui pourrait renforcer la plasticité synaptique en stimulant l'activité cérébrale et en favorisant les connexions entre les différentes régions du cerveau. Cependant, comme mentionné précédemment, le défi majeur réside dans l'importance des retours sensoriels pour mettre à jour nos représentations. Alors, comment serait-il possible de les intégrer de manière efficace ? Des études ont déjà cherché à introduire des stimulations externes pendant l'imagerie, toutefois, l'attention s'est focalisée principalement sur la sphère motrice (Kaneko et al., 2014). Ainsi, Kaneko et collaborateurs (2014) ont montré que l'application d'une stimulation électrique au poignet pendant l'imagerie va permettre d'améliorer l'excitabilité corticospinale. Mais il a été démontré que la facilitation de la voie descendante n'était pas nécessairement associée à une facilitation de la réactivité le long de la voie afférente à S1, comme l'ont rapporté Mizugushi et son équipe en 2009 en utilisant le SEP.

Pour apporter une nouvelle perspective, dans le cadre de la dernière expérimentation (**étude 3/** *expérimentation 4*), nous avons investigué une approche intermédiaire entre le mouvement passif et actif, grâce à l'utilisation de l'imagerie mentale **avec** un feedback tactile. **Toute l'originalité de cette étude repose sur ce feedback puisqu'il correspond au propre retour sensoriel enregistré pendant le mouvement**. Ainsi nous avons exploré les mécanismes sensorimoteurs centraux qui entrent en jeu lorsque les participants imaginent l'exécution d'un mouvement tout en recevant une rétroaction sensorielle correspondante au mouvement imaginé.

Hypothèse de travail

Dans **l'étude 3** *(expérimentation 4)* nous avons ainsi formulé notre **4ème hypothèse qui soutenait que pendant l'imagerie motrice, la simulation des entrées sensorielles induites pendant le mouvement réel pourrait faciliter les processus somatosensoriels.**

CONTRIBUTIONS EXPERIMENTALES

Etude 1..... 73
Etude 2..... 89
Etude 3..... 102

Etude 1

Un des défis majeurs de la recherche sur le contrôle postural réside actuellement dans la compréhension des mécanismes sous-jacents à la transformation des stimulations sensorielles en réponses motrices adaptées lorsque l'équilibre est mis en péril. Bien qu'en position debout, la stimulation provienne du mouvement relatif de la peau et de la surface d'appui, il est étonnant de constater que la plupart des travaux de recherche ont négligé cet aspect essentiel du comportement mécanique de contact. Pourtant, des études antérieures ont démontré que la présence de nos dermatoglyphes, ces motifs spécifiques présents sur la peau, a la capacité significative de moduler les vibrations générées (Prevost et al., 2009 ; Scheibert et al., 2009). En effet, la friction mécanique résultant du contact entre la plante du pied et la surface en contact engendre des vibrations qui stimulent les récepteurs cutanés plantaires, notamment les mécanorécepteurs (Fagiani et al., 2010).

Notre hypothèse de recherche s'est articulée ici autour de l'idée que la conception d'une surface biomimétique, inspirée à la fois des caractéristiques des mécanorécepteurs et des dermatoglyphes de la peau, pourrait optimiser les processus corticaux précoces associés aux entrées somatosensorielles impliquées dans le contrôle de l'équilibre. Dans le cadre de cette étude, nous avons entrepris d'explorer cette hypothèse au moyen de l'électroencéphalographie (EEG) et de la technique des **Potentiels Evoqués Somesthésiques (SEP)**.

Plus spécifiquement, nous avons cherché à évaluer l'amplitude de la transmission et du traitement des informations sensorielles en situation de perturbation posturale, en comparant différentes surfaces de support dans notre première expérience. Dans *l'expérimentation 2*, nous avons étendu notre investigation à un contexte de **double tâche** afin de mieux appréhender les interactions complexes entre la transmission sensorielle et l'exécution de tâches cognitives simultanées. Ces deux premières expérimentations visaient ainsi à apporter des éclaircissements essentiels sur la manière dont les propriétés biomimétiques d'une surface de support peuvent influencer les mécanismes neuronaux sous-tendant le contrôle postural.

scientific reports

Check for updates

OPEN

When mechanical engineering inspired from physiology improves postural-related somatosensory processes

Chloé Sutter[1]✉, Marie Fabre[1], Francesco Massi[2,3], Jean Blouin[1] et Laurence Mouchnino[1,4]✉

Despite numerous studies uncovering the neural signature of tactile processing, tactile afferent inputs relating to the contact surface has not been studied so far. Foot tactile receptors being the first stimulated by the relative movement of the foot skin and the underneath moving support play an important role in the sensorimotor transformation giving rise to a postural reaction. A biomimetic surface, i.e., complying with the skin dermatoglyphs and tactile receptors characteristics should facilitate the cortical processes. Participants (n = 15) stood either on a biomimetic surface or on two control surfaces, when a sudden acceleration of the supporting surface was triggered (*experiment* 1). A larger intensity and shorter somatosensory response (i.e., SEP) was evoked by the biomimetic surface motion. This result and the associated decrease of theta activity (5–7 Hz) over the posterior parietal cortex suggest that increasing the amount of sensory input processing could make the balance task less challenging when standing on a biomimetic surface. This key point was confirmed by a *second experiment* (n = 21) where a cognitive task was added, hence decreasing the attentional resources devoted to the balance motor task. Greater efficiency of the postural reaction was observed while standing on the biomimetic than on the control surfaces.

During everyday life, unpredictable circumstances can challenge our equilibrium while standing. This occurs for example when standing passengers are subjected to unexpected acceleration (e.g., braking manoeuvres in public transport). Exquisitely compliant, the skin of the foot sole is deformed well before the passenger's postural reaction to the driver's manoeuvres. This skin deformation is due to the mechanical interaction (e.g., shear forces) generated by the surfaces in contact (i.e., the skin of the feet and the supporting surface) and the gravity force acting on the body mass (i.e., body weight). Although the shear forces are small relative to the weight force during natural quiet standing, they are readily detectable by the tactile receptors[1]. These shear forces, and the consequent skin transient deformations, activate the mechanoreceptors embedded in the skin allowing the brain to identify the direction and amplitude of the perturbation, before being detected by other sensory inputs[2] (e.g. visual, vestibular, or proprioceptive). These tactile inputs contribute to shaping the postural responses during balance perturbations according to the identified limits of postural stability[3,4]. Being the first receptors to be stimulated by the relative motion of the foot and the supporting surface, plantar tactile receptors provide crucial information for controlling balance. Their importance is notably evidenced by the impaired balance control of animals (e.g., cats) and humans after a loss a foot cutaneous feedback[5–7]. Further evidence for the relevance of plantar sensory feedback comes from a study showing that blindfolded human participants are able to scale their postural adjustments according to near-threshold tactile stimulation evoked by small lateral acceleration (~ 0.2 m/s^2) of the supporting surface before mediation of vestibular or proprioceptive feedback[2]. Interestingly, Fabre and colleagues[8] recently reported in patients with bilateral vestibular loss that during quiet standing the response of the sensorimotor cortex to foot cutaneous stimulations (light electrical stimulation) was much greater than in age-matched healthy participants.

The low perceptual threshold of tactile receptors relative to others (e.g., vestibular or proprioceptive) for detecting a relative horizontal acceleration of the support surface[2] suggests a high responsiveness of the tactile

[1]Laboratoire de Neurosciences Cognitives, FR 3C, Aix-Marseille Université, CNRS, 3 Place Victor Hugo, 13331 Marseille, France. [2]Dipartimento di Ingegneria Meccanica ed Aerospaziale, Università degli Studi di Roma «La Sapienza», Rome, Italy. [3]Laboratoire de Mécanique des Contacts et des Structures, Institut National des Sciences Appliquées de Lyon (INSA LYON), Lyon, France. [4]Institut Universitaire de France, Paris, France. ✉email: chloe.sutter@univ-amu.fr ; laurence.mouchnino@univ-amu.fr

sensory system. This responsiveness could have a twofold origin. First, it could stem from the richness of the receptor types (fast, and slow adaptive, FA and SA, type I or II for the main tactile receptors) and from the characteristics of the receptors' receptive fields. These units have receptive fields round or oval in shape, extended or small, with sharp or blurred boundaries, with the point or points of highest sensitivity eccentrically located within their receptive fields[9]. Secondly, it could also stem from the great compliance (i.e., deformation) of the skin in which the receptors are embedded, which depends, in part, on the footprint (epidermal ridges) and their orientation. For instance it has been showed that the skin vibrations sought to stimulates the Pacinian tactile receptors, were amplified when using a fake finger with the main geometrical characteristics of the human fingertip than with a smooth finger design (i.e., no ridges)[10]. Besides, this amplification is all the more enhanced when the ridges of the fingerprints are oriented perpendicular to the scanning direction[11].

While the interaction between a surface and the skin has been extensively studied during finger exploration of a surface[12,13], intriguingly, most of the investigations in the field of balance control have ignored the surface/body contact mechanics. This is particularly surprising given that the foot sole shows footprints (dermatoglyphs) that have similar types and density of forms as fingerprints (e.g., ~ 60% of loops are shared by fingerprint and footprints[14]). Skin deformation during tactile exploration depends not only on the morphological, topographical, and mechanical properties of the skin as mentioned above, but also on the properties of the surface in contact with the skin (i.e., materials, topographic features such as amplitude differences, adhesion, spatial frequency[15]). In this light, a biomimetic surface, whose texture is inspired by the mechanoreceptors and footprint spatial characteristics should optimise skin deformation and are likely to facilitate the neural encoding of this deformation together with the cortical sensory processes of the tactile inputs. Here, to specifically test this hypothesis while maintaining an upright position, we recorded and compared the amplitude of the cortical response (i.e., P_1N_1 somatosensory evoked potential, SEP) evoked by the motion of the surface on which the participants were standing. Because it represents the amount of sensory input processing at the cortical level[16–18] the amplitude of the P_1N_1 SEP component was expected to be greater when the participants stood on a biomimetic surface than on other control surfaces (e.g., smooth or grooved) *(Experiment* 1).

Moreover, since an efficient sensory processing allows a better detection of threats to balance, the use of a biomimetic surface should decrease the cognitive demand associated with maintaining equilibrium during the motion of the support surface. To test this hypothesis, we compared the changes of theta band power (4–7 Hz) evoked by the motion of the biomimetic and control surfaces. Indeed, recent studies have shown that an increased theta power over sensorimotor areas is an electrophysiological biomarker of the increased difficulty of the balance task. For instance, a significant increases of theta power in the left sensorimotor cortex before imminent rightward or leftward loss of balance was found[19]. This localized change of theta power spreads afterwards over other cortical areas (e.g., anterior parietal and anterior cingulate areas). A similar increase of theta band activity was observed during the preparation of a challenging balance recovery task which required participants to keep the feet in place and to refrain from stepping responses[20]. Increased theta band activity is also observed in the posterior parietal cortex (PPC) during the transition from a stable to an unstable surface[21,22]. This is in line with the responses of the superior PPC to tactile stimulation (in Monkey) which occurred ~ 60 ms following SI responses[23]. Since the PPC is involved in sensory information integration and generates decision-related activity[24], this associative cortical area is likely to be involved in the motor recovery response to balance perturbation.

Based on the premise that balance control requires a minimum state of attention and cognitive resources[25] facilitating the detection of balance instability when standing on a biomimetic moving surface should decrease the attentional demand required for standing steadily. By using a dual task (DT) paradigm (*Experiment* 2) in which participants are involved in a high demand cognitive task (identifying numbers), we expected less interference between the postural and cognitive tasks when participants stood on a biomimetic surface compared to other surfaces (e.g., grooved). This should result in a better performance in the cognitive task or a sharper postural reaction to the surface motion (i.e., large, short-duration postural reactions[26]).

Experiment 1

Results

Augmented peripheral stimulation by the biomimetic design of the surface

As shown in Fig. 1, the shear forces increased in the leftward direction at the onset of the rightward platform motion until a clear break down point was reached (i.e., contact transitions, see methods). The amplitude of this early force differed significantly between surfaces (i.e., Contact transitions amplitude, Fig. 2b ; $F_{2,28} = 13.84$, $p = 6.6 \times 10^{-5}$; $\eta^2 = 0.49$). Post-hoc analyses revealed that the force amplitude was greater for the biomimetic (0.40 ± 0.05 Newton normalized to the body mass index considering both the weight and the height of each participant, N/BMI) than for the smooth and grooved surfaces ($p = 9.4 \times 10^{-4}$ and $p = 1.18 \times 10^{-4}$, respectively), which did not differ significantly ($p = 0.20$; overall mean of 0.38 ± 0.05 N/BMI). The latency to reach the break down point did not depend on the surface (overall mean of 117 ± 12 ms ; $F_{2,28} = 0.12$, $p = 0.89$). It occurred a few milliseconds(-26 ± 11 ms) before reaching the maximal value of the platform acceleration for all surfaces (no significant surface effect $F_{2,28} = 0.82$, $p = 0.45$). The maximal amplitude reached by the platform acceleration did not differ significantly between surfaces ($F_{2,28} = 1.54$, $p = 0.23$).

In addition, the EMG analyses (Fig. 2a) showed that the activity of the right long fibular muscle (FL muscle, acting in the lateral direction to stabilize the ankle joint) started to increase 40 ± 20 ms after the break down point and the latencies of muscular activation were not significantly affected by the surface ($F_{2,24} = 0.64$; $p = 0.54$). The left FL activity decreased simultaneously with the right FL activation in 10 out to 13 participants. The delay of the changes in the FL muscles activities relative to the break down point suggested that the early shear forces were not muscularly induced, but rather passively evoked by the friction between the stretched skin and the platform. Besides, the fact that the muscular synergy (right FL activation/left FL inhibition) was initiated after

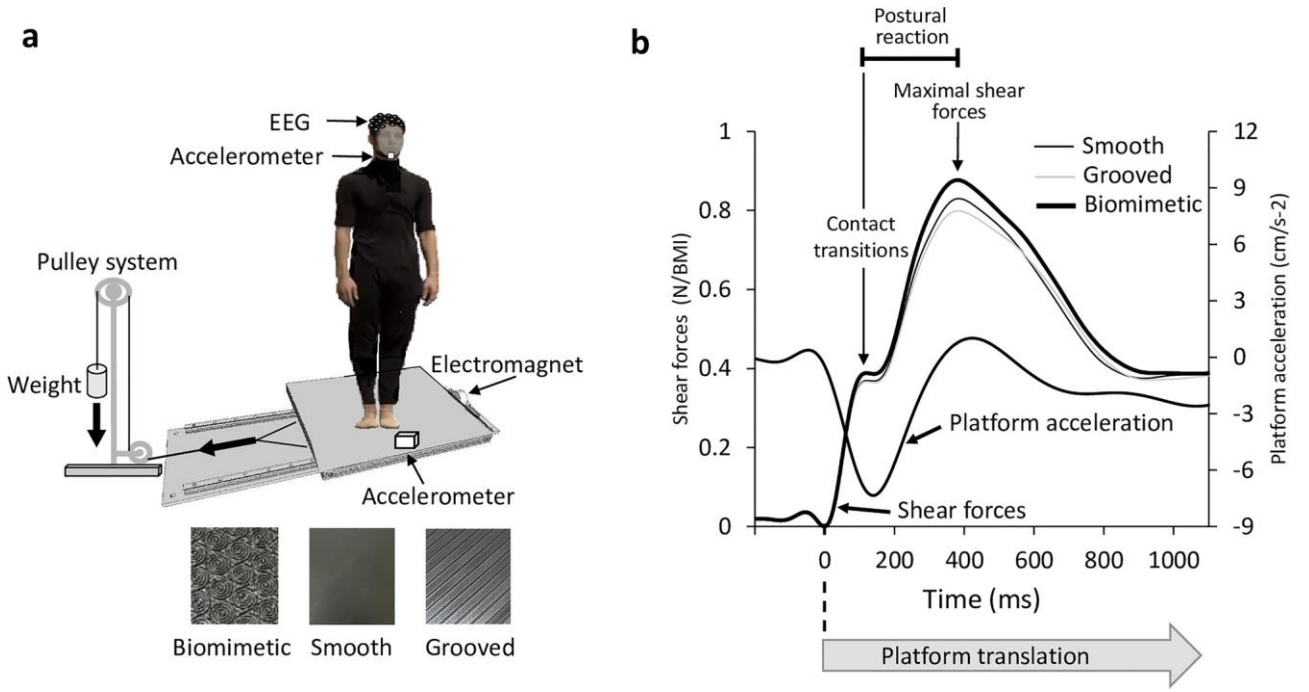


Figure 1. (a) Experimental set up. The participant stood on one of the three surfaces glued onto the force platform which, on deactivation of the electromagnet, would undergo a translation due to gravity loading. They wore a safety harness (not shown in the figure) attached to the ceiling (not shown). (**b**) Mean lateral forces and platform acceleration of the 15 participants. At the platform translation onset (broken line) two consecutive phases in lateral force were identified. The first peak force (here smoothed due to the average) corresponds to the maximal extensibility of the skin under the feet until the frictional force (i.e., shear force) cannot anymore resist the sliding leading to transient variations of the local strain distribution ("skin-surface contact transitions"). Afterwards, the force increased and corresponds to a postural reaction.

the "skin-surface contact transitions" (i.e., during the postural reaction, Fig. 2a) suggested that it was engaged in the generation of the postural reaction.

During muscle activities, the shear forces continued to increase until a second peak was reached before reducing the forces. This second increase considered as a postural reaction[27,28] was not altered by the surface textures, neither with respect to its amplitude ($F_{2,28} = 2.50$; $p = 0.10$; $\eta^2 = 0.15$, mean = 0.53 ± 0.10 N/BMI) nor its duration ($F_{2,28} = 0.20$; $p = 0.82$; $\eta^2 = 0.014$, mean = 296 ± 64 ms). During the postural reaction, the head started moving (i.e., accelerate) with a latency of 172 ± 38 ms relative to the platform motion onset (Fig. 2a). This lag, which likely resulted from the body mass inertia, was not significantly affected by the surface texture ($F_{2.28} = 1.48$; $p = 0.25$).

Cortical facilitation of sensory process when standing on a biomimetic surface

To determine whether the SEP (i.e., P_1N_1) originated from tactile and/or from vestibular peripheral inputs, we compared the latencies of P_1 and N_1 relative to the vestibular stimulation onset. The vestibular stimulation threshold was defined as the first instance head acceleration exceeded 0.048 m s^{-2} (i.e., threshold for vestibular stimulation[29]). This latency was not significantly affected by the surface texture ($F_{2,28} = 1.75$; $p = 0.19$). Paired t-tests showed that P_1 and N_1 latencies significantly preceded vestibular stimulation onset for all the surfaces (see Table 1). This indicated that the SEP was not evoked by vestibular inputs, but more likely by tactile inputs originated from the early shear forces (i.e., skin strain) evoked by the platform motion.

Importantly, the latency of P_1 was shorter and the amplitude of the P_1N_1 greater for the biomimetic surface than for the smooth and grooved surfaces (Fig. 3, $F2.28 = 8.06$, $p = 0.002$; $\eta^2 = 0.37$ and $F_{2,28} = 3.56$, $p = 0.04$; $\eta^2 = 0.20$, for latency and amplitude respectively). The P_1 latency and P_1N_1 amplitude did not differ between the control surfaces ($p = 0.75$ and $p = 0.65$, for latency and amplitude respectively). It is worth noting that P1 occurred on average 11 ± 10 ms after the early peak force was reached for the biomimetic surface. The P_1 short lag relative to the peak force suggests that the SEP is not evoked by the behavioral change (i.e., greater amplitude of the shear forces) when standing on the biomimetic surface. This is confirmed by the t-test of means against a reference value of 40 ms ($t_{14} = -10.40$, $p = 5.76 \times 10^{-8}$), considered as the minimum lag required for a tactile stimulus to evoke a cortical response[30]. Rather this suggests that P_1 was evoked by tactile afferent inflow occurring before the peak was reached.

To verify if the SEP facilitation (i.e., shorter P_1 latency and greater P_1N_1 amplitude) observed with the biomimetic surface could be linked to a change in leg muscle activity, we compared the general muscle activation (i.e., iEMG, see methods) of the right and left FL during the N_1 latency interval (i.e., from the onset of the surface motion). The ANOVA did not show a surface texture effect on the iEMG ($F_{2.24} = 0.57$; $p = 0.57$ and $F_{2.24} = 1.11$; $p = 0.34$, for the right and left FL, respectively). These results suggest that the changes in the SEP observed over the

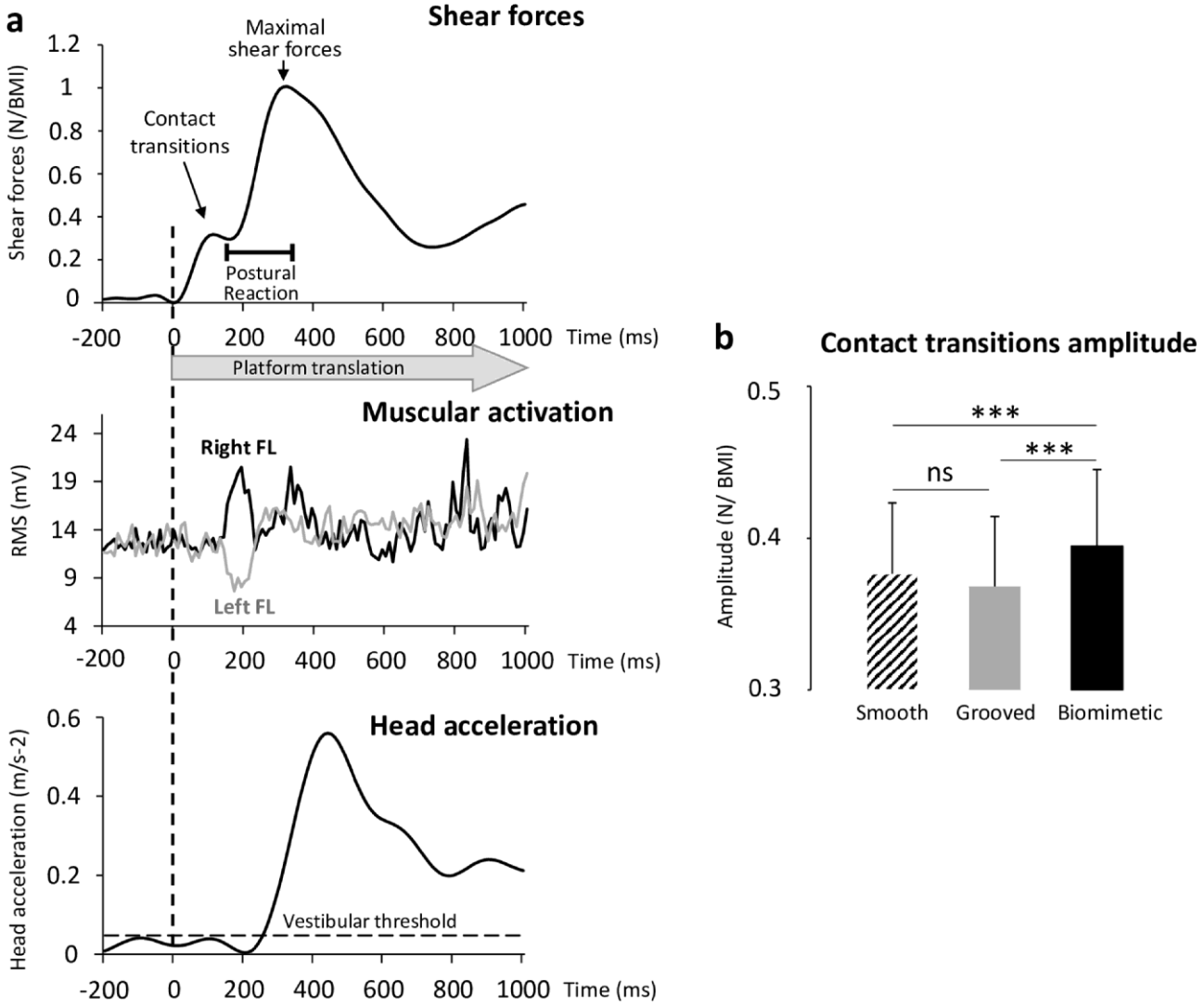


Figure 2. (**a**) Shear forces (top panel), muscular activities (middle panel) and head acceleration (bottom panel),of all trials of one typical participant standing on the smooth surface. The time 0 (broken line) corresponds to the onset of the platform translation. (**b**) Mean contact transitions Force amplitudes /BMI for all 15 participants computed on the three surfaces (smooth, grooved, biomimetic). Error bars represent standard deviation
across participants ; ***p < 0.001, *ns* not significant. Note that the 1000 ms time window encompasses both the somatosensory-evoked potential and the postural reaction in response to the tactile stimulation (i.e., therightward platform motion).

Smooth		**Grooved**		**Biomimetic**	
Vestibular threshold					
211 ms (± 40)		225 ms (± 27)		207 ms (± 32)	
P1	**N1**	**P1**	**N1**	**P1**	**N1**
138 ms (± 11)	186 ms (± 15)	137 ms (± 13)	184 ms (± 18)	128 ms (± 10)	187 ms (± 13)
T test					
t = 7.90 ; p < 0.001	t = 2.79 ; p = 0.01	t = 12.12 ; p < 0.001	t = 5.50 ; p < 0.001	t = 10.26 ; p < 0.001	t = 2.68 ; p = 0.02

Table 1. Mean latencies of all participants (n = 15) and inter participant standard deviation (SD) for the P1, N1 and the time when the head reached the vestibular threshold as a function of the surfaces on which participants were standing. The paired t test corresponds to the comparison between the P1 or N1 and the vestibular threshold.

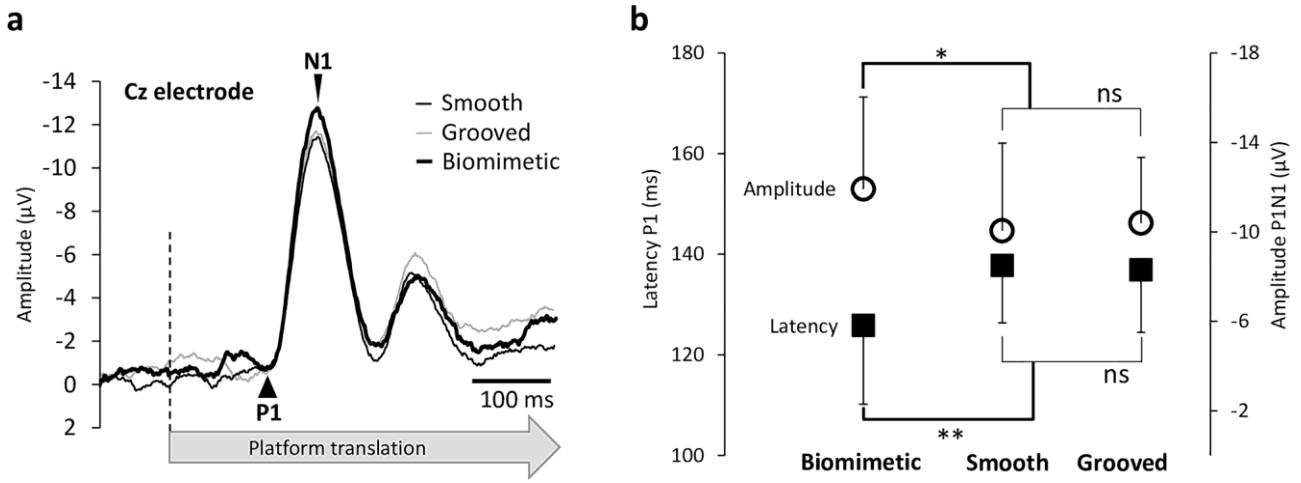


Figure 3. (**a**) Grand average (n = 15) of the SEP recorded over Cz electrode for the 3 surfaces (biomimetic, smooth, grooved). The broken line indicates the start of the stimulation (i.e., translation onset). (**b**) Mean P1 latency and amplitude of the averaged P1N1 SEP for all participants on the three surfaces (biomimetic, smooth,grooved). Error bars represent standard deviation across participants, *p < 0.05 ; **p < 0.01 ; *ns* not significant.

somatosensory cortex when the participants stood on the biomimetic surface stemmed from an increased afferent volley from the foot sole mechanoreceptors rather than from an altered motor command (i.e., muscle activity).

Neural sources of the SEPs (see methods for their computation) revealed significant greater activation in the left precuneus (medial extent of Brodmann area 7 of the PPC, Fig. 4 warm colour) for the biomimetic sur- face for both the biomimetic/smooth (Fig. 4a) and biomimetic/grooved (Fig. 4b) contrasts. The same contrastsalso showed significantly greater activity of the extrastriate body areas (EBA, BA19). On the other hand, thesecontrasts revealed greater activities of the left premotor (PM) and anterior cingular (ACC) cortices (see cold colors in Fig. 4a) for the smooth surface and greater activation of the right inferior PPC (BA39) for the grooved surface (Fig. 4b, cold colour).

Modulation of theta (5–7 Hz) oscillations

The time–frequency analysis was computed over the first 400 ms of the platform translation (which included the P1N1 SEP) in the PPC because this region activity is considered as a neural signature of imminent loss of balance (Fig. 5a). The results showed that theta power specifically in the left PPC (Fig. 5b) was significantly modulated by the type of surface on which the participants were standing ($F_{2.28} = 3.99$; $p = 0.03$). Post-hoc analyses revealed that it was significantly smaller for the biomimetic than for the smooth and grooved surfaces ($p = 0.04$ and $p = 0.03$, respectively), with no significant difference between the two control surfaces ($p = 0.67$) (Fig. 5c). This effect was lateralized to the left hemisphere as it was not observed in the right PPC ($F_{2.28} = 1.32$; $p = 0.28$) (Fig. 5c).

Results of experiment 2

To identify the magnitude of the interference in the dual task paradigm we analysed cognitive and balance-related motor task performances. For the cognitive task, participants were instructed to silently count the number of times that 7 was part of a series of ten different three-digit numbers that were spelled out at high speed and an error was counted each time that the participant reported an incorrect number of occurrences of the number 7. A paired t-test did not reveal significant difference in the percentage of errors between the biomimetic and the grooved surfaces ($t_{20} = -0.20$; $p = 0.85$; $24 \pm 11.5\%$). As shown in Fig. 6a, 2 out of 21 participants exhibited values three times above the standard deviation of the mean (i.e., 59% and 66% of errors). These large errors suggest that the task was too difficult for these participants or that they did not allocate enough attentional resources to the cognitive task. These participants were excluded from the analyses. Furthermore, the activity observed over both the anterior prefrontal and orbito-frontal cortices during the last part of the counting (i.e., over a 2000 ms interval before the platform motion) was greater in the dual task than in the single task (Fig. 6b). This confirmed the participants' engagement in the cognitive task[31]. Note that no such activities of the frontal lobe were observed in the 2 participants that were discarded from the analyses, due to their high error rate.

For the balance-related motor task, the ANOVA indicated that the maximal force during the postural reaction was of greater magnitude when performing the dual task (combined cognitive and motor tasks) than the single motor task ($F_{1,18} = 4.78$; $p = 0.04$; $\eta^2 = 0.21$), and when standing on the biomimetic as compared to the grooved surface ($F_{1,18} = 5.92$, $p = 0.03$; $\eta^2 = 0.25$) (Fig. 6c). No significant interaction was observed between Task and Surface texture ($F_{1,18} = 0.76$; $p = 0.39$; $\eta^2 = 0.04$). The ANOVA also revealed that the duration of the postural reaction was shorter when performing a dual task ($F_{1,18} = 21.18$; $p = 2.21 \times 10^{-4}$; $\eta^2 = 0.54$) and when standing on the biomimetic surface ($F_{1,18} = 6.95$; $p = 0.02$; $\eta^2 = 0.28$) (Fig. 6d). The interaction Task × Surface texture was not significant ($F_{1,18} = 0.43$; $p = 0.51$; $\eta^2 = 0.02$). Although the ANOVAs performed on the variables relating to the postural reaction did not reveal significant Task × Surface texture interactions, the results of planned contrasts post-hoc tests revealed that the postural reaction was of greater amplitude ($F_{1,18} = 10.51$; $p = 4.52 \times 10^{-3}$) and

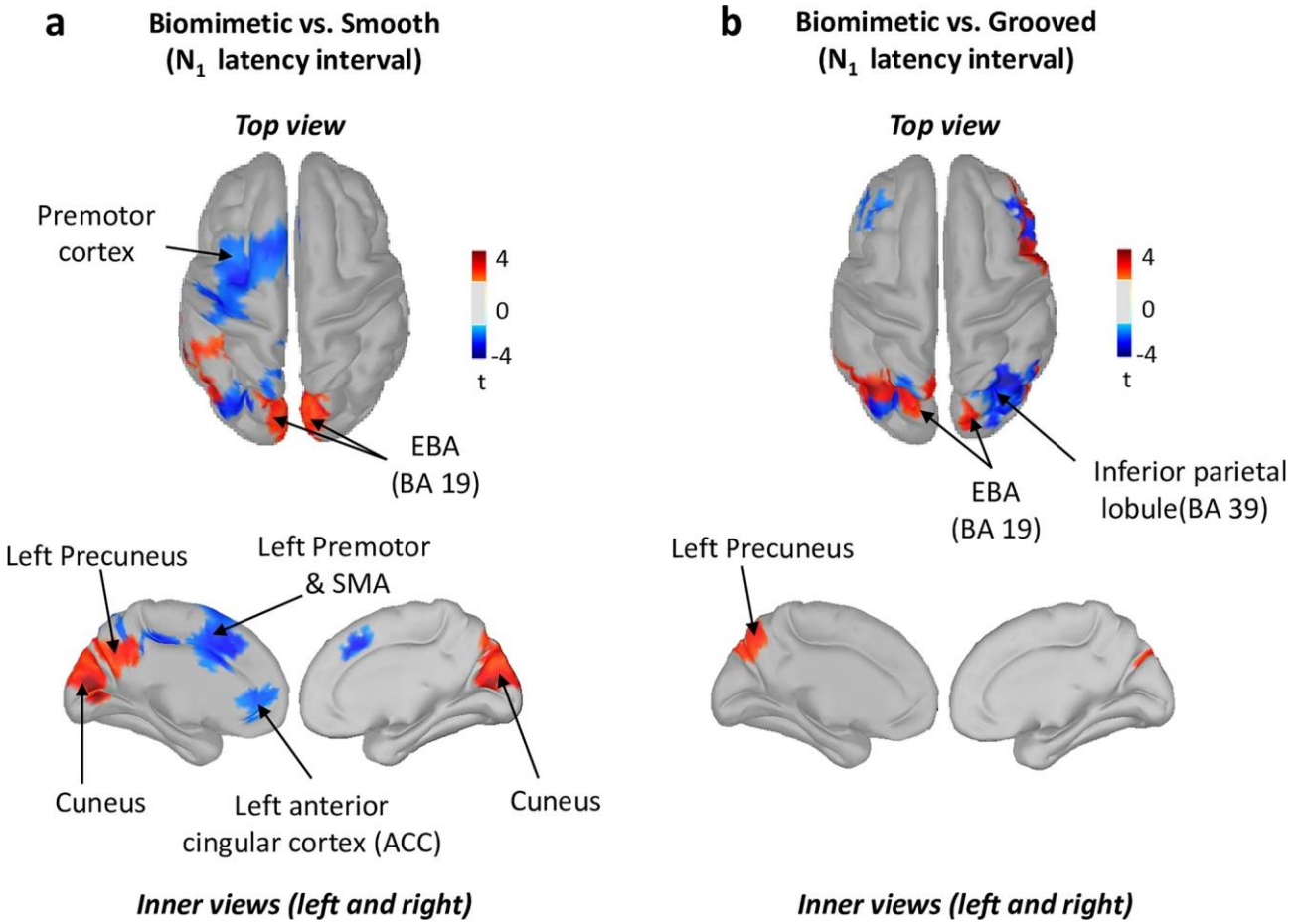


Figure 4. Statistical source estimation maps for biomimetic versus smooth (**a**), biomimetic versus grooved (**b**)contrasts. Significant t-values ($p \leq 0.05$, $n = 15$) of the source localization were shown during the time window from 0 ms to N1 latency. Sources are projected on a cortical template (MNI's Colin 27). For each contrast, we display the top, and the left and right inner cortical views.

smaller duration ($F_{1,18} = 37.70$; $p = 8 \times 10^{-6}$) when standing on a biomimetic surface and performing the dual task than the in the other conditions (Fig. 6). This suggest greater efficiency of the postural reaction when participants stood on the biomimetic surface in the dual-task condition (i.e., greater amplitude, Fig. 6c and smaller duration, Fig. 6d of the postural reaction).

Discussion

Complying with both dermatoglyphs and mechanoreceptors characteristics, the biomimetic surface in contact with the feet evoked faster and greater cortical response to the platform lateral motion (i.e., P_1N_1), with respect to both control surfaces (i.e., smooth and grooved). The greater amplitude of the SEP, when standing on the biomimetic surface, suggests augmented cutaneous afferent processes[16–18]. The increase P_1N_1 amplitude and the shortening of the evoked response latency (i.e., P_1) could be due to an accentuation of the deformation of the compliant skin when interacting with the biomimetic surface. One could argue that the increase P_1N_1 amplitude and the shortening of the evoked response latency (i.e., P_1) could be due to the increase amplitude of the peak force. However, the latency of P_1 relative to this peak (about ~ 10 ms) suggests that the inputs come from the skin/surface contact before the peak of the transient skin deformation was reached. This reduces the possibility for a significant role of the peak force in generating the SEP. Nevertheless, the larger peak amplitude represents the enhanced skin deformations while no concomitant change of its duration was observed. This is in line with a study showing that a greater deformation of the fingers' skin generates greater friction force, and stress that induce stronger tactile stimulation of the mechanoreceptors[32]. Similarly, the interaction of the foot and the biomimetic surface increased the intensity of the skin mechanoreceptors stimulation, which in turn boosted the transmission of tactile signals to the primary somatosensory cortex (SI) where neurons respond to various tactile stimulations[33,34].

The source analyses showed that changing the standing surface texture significantly altered the current in the left PPC but had no significant effect on the current recorded in SI. This suggests that the sensory facilitation observed with the biomimetic surface may have involved direct thalamocortical projections to the PPC. The basis for this suggestion is twofold. First, neuroanatomical studies in the macaque have shown direct projections of cutaneous information from the thalamus to the PPC[35,36]. Secondly, our results showed an increased activation

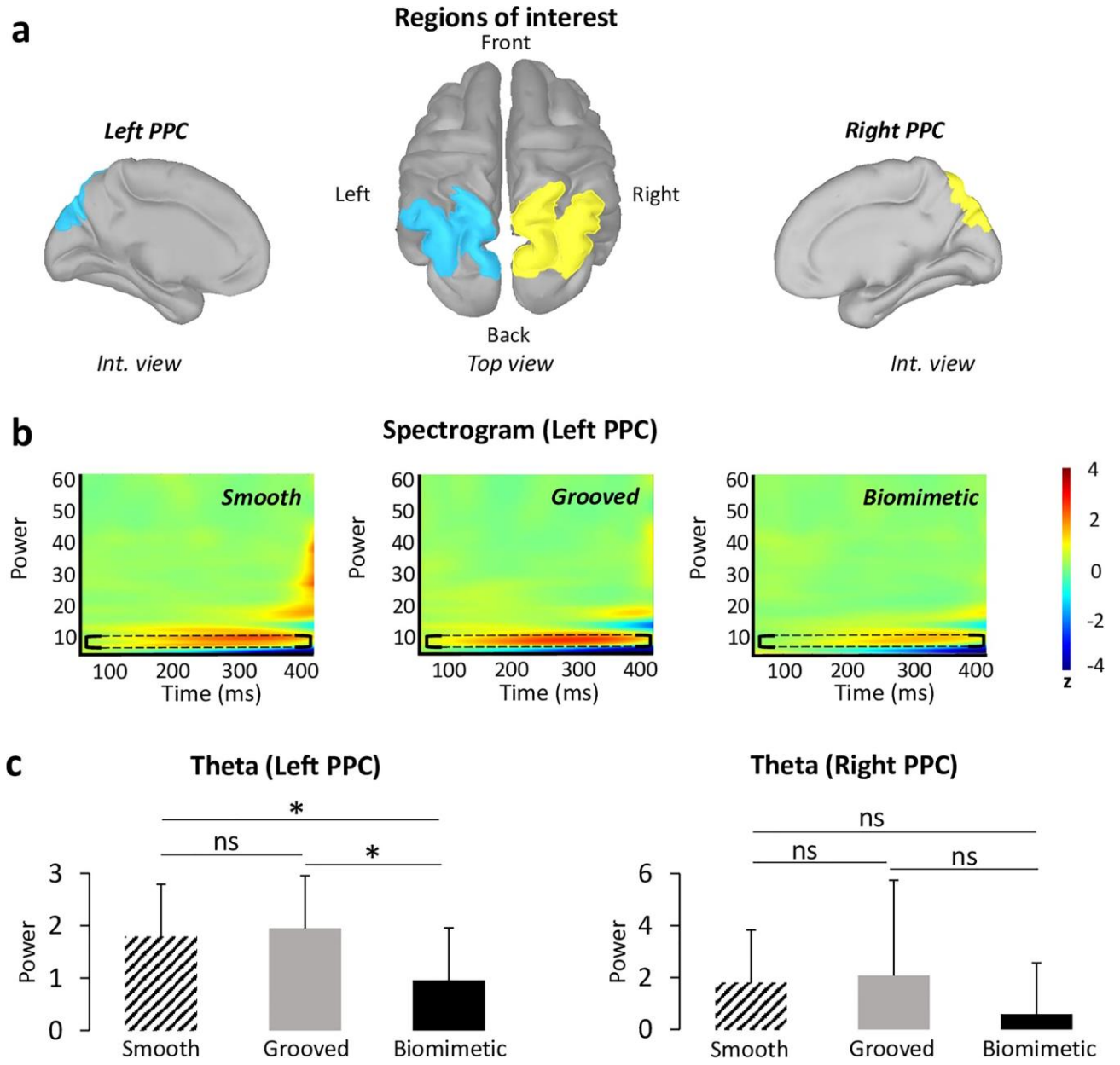


Figure 5. (**a**) Localization of the regions of interest (ROIs) on the anatomical MRI Colin 27 brain template that was used to compute cortical activations. Note that similar ROIs were defined for the left and right parietalposterior cortex (PPC). (**b**) Time–frequency power (ERS/ERD) of the signals by means of a complex Morlet's
wavelet transform applied on the ROIs for each surface of each participant then averaged. Cooler colors indicateERD and warmer colors, indicates ERS. Frequency bands from 1 to 60 Hz were provided to have an overview of the full spectral content of cortical neural oscillations. We have shown the spectrum from 0 to 400 ms to focus on the analyzed time window of the ERS/ERD (thereby removing edge effects). The theta band has been circled by a black dotted line for each surface. (**c**) Mean of theta (5–7 Hz) frequency band computed during (0 ; 400 ms) time window in the left and right PPC for each surfaces (smooth, grooved, biomimetic). Error bars are standard error across participants, * $p < 0.05$, *ns* not significant.

of the medial extent of the SPL (i.e., precuneus) for the biomimetic surface, with respect to both control surfaces, in line with functional interactions (e.g., somatomotor function) between the precuneus and the thalamus[36,37]. In this light, the shared connectivity between the precuneus and the extrastriate body area (EBA)[38], which showed an enhanced activity with the biomimetic surface texture, is consistent with the role of the EBA in enhancing the local spatial processing of body information on the direction of a stimuli out of view[39], such as the skin stretch under the feet in the current study.

The shorter latencies of the SEP observed when the participants stood on the moving biomimetic surface could suggest some contribution of muscle-stretch receptors, as it is well-established that muscle spindle endings are extremely sensitive stretch receptors [40,41]. However, the evoked potentials that arise from the stimulation of

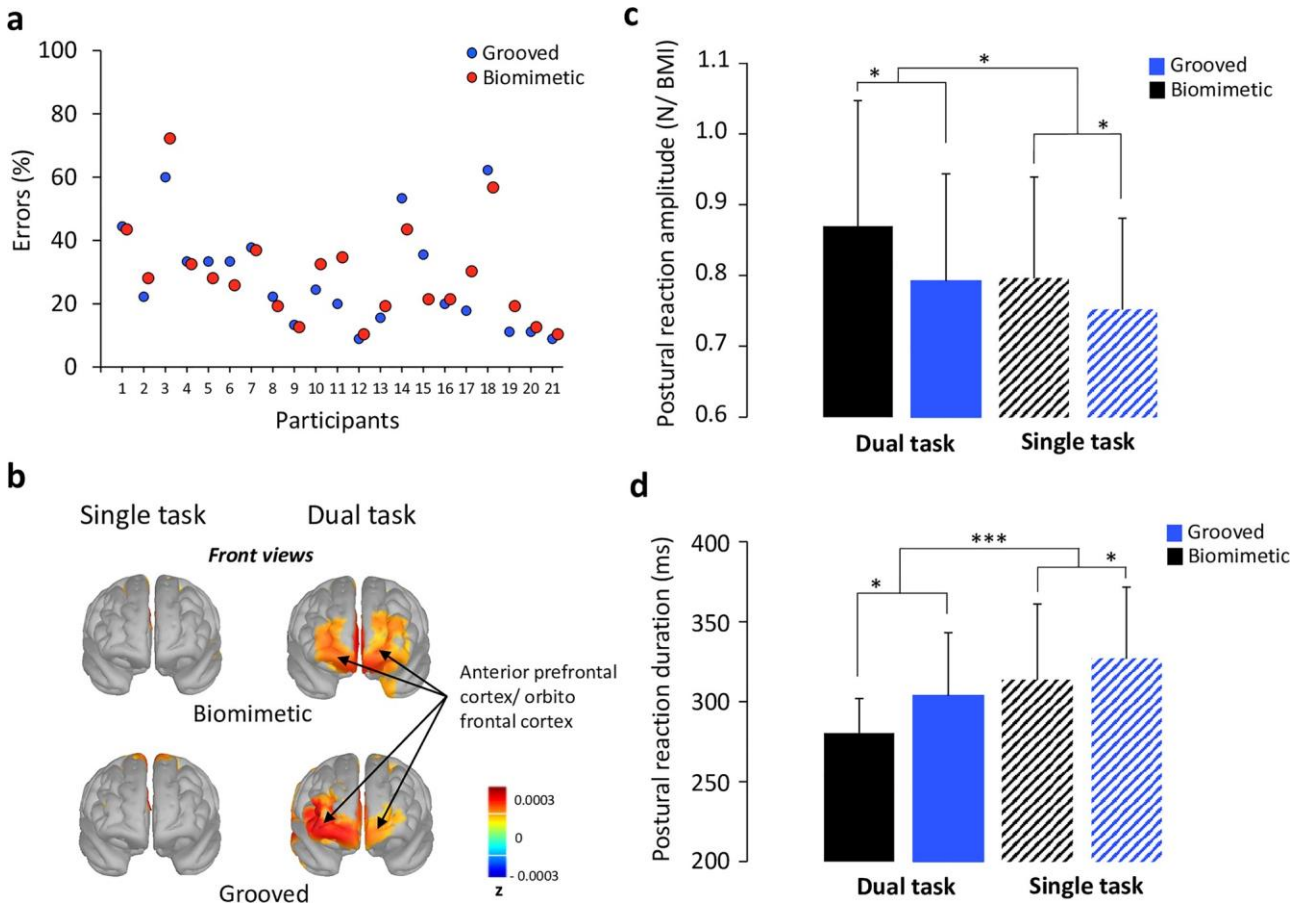


Figure 6. (**a**) Percentage of errors for the cognitive task of each participant on both surfaces (grooved, biomimetic). (**b**) Source localization during the time window from -2000 to 0 ms latency interval on both surfaces (grooved, biomimetic) during solely the motor task (i.e., single task) and the dual task. We display the front view of the sources projected on a cortical template (MNI's Colin 27). (**c**) Mean postural reaction amplitude normalized by the BMI for all participants computed on both surfaces (grooved, biomimetic) during solely the motor task (i.e., single task) and the dual task. Error bars represent standard deviation acrossparticipants ; *p < 0.05) (**d**) Mean postural reaction duration for all participants (n = 21) computed on both surfaces (grooved, biomimetic) during solely the motor task (i.e., single task) and the dual task. Error bars represent standard deviation across participants ; *** p < 0.001).

the lower limb nerve endings exhibit much shorter latencies (i.e., 20–65 ms[40,41]) than those observed in the current study (126 ms, for the biomimetic surface). Furthermore, the increased activity of the leg muscles induced by the translation of the biomimetic surface occurred ~ 160 ms after the onset of the translation, i.e., after the P_1 occurrence. This reduces the possibility for a significant role of muscle-stretch receptors in generating the SEP when the participants stood on the translating surface, irrespectively of the supporting surface texture. Vestibular input is also an unlikely candidate for evoking the cortical response, as P_1 and N_1 had shorter latencies than the latency with which the head reached the acceleration threshold for activating vestibular receptors (i.e., 207 ms, for the biomimetic surface).

Finally, the results of theta oscillations analyses were consistent with the likely role of the left PPC in attentional processes[21,22]. Our participants showed a significant decrease in the power of theta oscillations in the left PPC when they stood on the biomimetic surface compared to the control surfaces (i.e., smooth and grooved). Since theta oscillations are considered as a neural correlate of a need for attentional demand in challenging balance tasks (i.e., theta power increases with increased attentional demand[19,21], the significant decrease of theta-band power with the biomimetic surface may reflect a decrease in the attentional demand and a down modulation in the difficulty of the task[42]. Alternatively, the increased theta power, observed when standing on both control surfaces, may witness the increase attentional and cognitive demands. This is consistent with the greater activities observed within the pre-motor cortex (e.g., SMA) and ACC of the left hemisphere observed when the tactile salience of the surface decreases, as when standing on a smooth surface (as compared to either the biomimetic or grooved surfaces). Previous studies have suggested that the SMA plays an important role in the control of demanding balance tasks[43]. This was notably evidenced by the significant structural and functional adaptation of the SMA activity after balance training[43]. Therefore, the enhanced activity of the SMA, found when individuals stood on the smooth surface (i.e., with less friction making slipping more likely) may suggest that the

standing task was more demanding with this surface than with textured surfaces (biomimetic or grooved). The increased activity observed in the ACC would also be consistent with this suggestion as the role of this cortical region is well-recognized when individuals are uncertain about fulfilling the required task appropriately[44] or in error-recognition[45]. These interpretations are also supported by the proposed function of the ACC in the regulation of attention and cognitive control[46]. Enhancing the need for attention when standing on a smooth surface could be a mean for withholding potentially erroneous responses due to impoverished tactile cues related to platform motion until other sensory modalities (e.g., vestibular, visual) can resolve the ambiguity of the support displacement. In addition to the increased theta oscillations power for the control grooved surface, the source analyses revealed an increased activation of the right PPC. This findings are consistent with the crucial role of this cortical area in the processing of somaesthetic gravitational information for postural control, as shown in neglect patients after right hemispheric strokes[47].

Overall, our results point to a reduced difficulty of the balance task when standing on a biomimetic surface. By increasing the attentional load of the balance task, *Experiment 2* confirmed this interpretation. Based on the premise that postural control requires attention[25], the postural perturbation observed when performing a simultaneous cognitive task would be due to the sharing of limited attentional resources[48,49]. However the intriguing result of *Experiment* 2 is that the postural reaction observed during the platform motion rather complied with the spatiotemporal characteristics of an efficient postural reaction in the dual task than in the single task (i.e., shorter duration and greater magnitude[50,51]). These behavioral features were observed to a greater extent when the participants stood on the biomimetic surface. Therefore, the participants' engagement in the cognitive task did not have a deleterious consequence on the postural control as often reported in previous studies[52,53]. The greatest efficiency of the postural reaction observed in participants standing on the biomimetic surface could stem from a greater capacity to shift the attentional focus from the primary motor task to the secondary cognitive task. Such external focus is known to diminish motor-related conscious attentional processes[42,54] compared to an internal focus of attention[55], and improve motor performance. This has been clearly demonstrated in a study in which participants had to make oscillatory movements (ski-type slalom movements) when standing of platform mounted on wheels that ran laterally on two bowed rails[56]. Elastic rubber belts attached to the platform ensured that the platform returned to the center position during the oscillatory movements. The authors showed that the motor performance decreased when the participants' attention was focused on the force that the feet should exert on the supporting platform (i.e., internal focus) as compared to when their attention was focused on the wheels of the platform (external focus). Overall, the results of *experiment* 2, combined with those of *Experiment* 1 showing similar postural reactions between the different surfaces, suggest that during small accelerations of the standing platform, the advantage of standing on a biomimetic surface to safeguard stability is solely expressed when one is involved in a dual task (*Experiment* 2). Although it is often the case that one is engaged in a cognitive task while standing (e.g., listening to people, singing while showering, etc.), greater platform accelerations could be needed for the biomimetic surface to express an improvement of the postural reactions compared to other types of surface.

It is possible that the equilibrium demands in response to support motion decreased when standing on a biomimetic surface, as also suggested by the smaller theta power observed in *Experiment* 1 with this surface. The biomimetic surface may therefore facilitate the use of low-level sensorimotor loops, which are less permeable to cognitive load, and which enable speedy performance[54]. As mentioned, thalamic projections to the left pre-cuneus[36,37], which has dense interconnections with the motor and premotor cortices[57] may have contributed to the facilitation of the neural responses to the tactile stimulation observed with the biomimetic surface (i.e., increased P1N1 SEP). These thalamocortical connections areas could constitute the neural underpinning of the efficient spatiotemporal pattern of the postural reaction when standing on the biomimetic surface.

A limitation of the present study is that it does not provide information as to whether the behavioral and neurophysiological changes observed when standing barefoot on the biomimetic surface occur when wearing shoes. Even though Chander and colleagues[58] demonstrated that the barefoot condition exhibited a quicker and more efficient balance response than wearing conventional shoes, the shoe sole material might convey as does barefoot, the friction induced vibration generated by the contacted surfaces. For example, Formula-1 footwear was able to dampen the low frequency (30 Hz) vibration transmitted to the foot and to transfer high-frequency stimuli (200 Hz) into the skin[59]. This particular frequency was reported to be generated by the shear stresses between the foot skin and surface when standing barefoot on the biomimetic surface[60].

Methods

Experiment 1—participants and task

Fifteen participants (9 women) without any known neurological and motor disorders participated in the experiment (mean age 26 ± 3 years, mean weight 64 ± 10 kg). All participants, except two, characterized themselves as right footed. All participants gave their written informed consent to take part in this study, which conformed to the ethical standards set out in the Declaration of Helsinki and all experimental protocols were approved by the STAPS (Science and Technique of Physical and Sports Activities) Research Ethics Committee (CERSTAPS, no. IRB00012476-2021-09-12-140).

Participants were requested to stand barefoot with their feet at a natural distance apart on different types of surfaces (see below), fixed in the middle of a movable force platform. They wore a safety harness attached to the ceiling. We ensured that the feet position remained the same throughout the experimental conditions. As the morphology of the foot (i.e., flat, hollow, standard) can have an impact on body stability[61], we verified that none of them had any foot morphological particularities. This was done by measuring the width of the forefoot (i.e., metatarsal band from the first to the 5th toe) and the isthmus width localized in the middle of the foot and connecting the forefoot with the rearfoot. Computing the percentage ratio ((isthmus width)/(forefoot width) × 100)

allowed us to identify hollow feet (< 33%), standard feet (33% to 50%) and flat feet (> 50%)[61]. All participants showed standard feet, therefore none were excluded from the analyses.

We used a set-up employed in previous studies for stimulating foot tactile afferents[27]. A movable force platform is placed on two parallel rails and is held stationary by an electromagnet (Fig. 1a). A cable is attached to the platform and runs laterally through a pulley system with a load fixed to its extremity. The platform translation is triggered by deactivating the electromagnet. The load is adapted to the weight of the participants, such that switching off the electromagnet allowed the platform to accelerate to the right of the participants, without endangering their balance. A triaxial accelerometer (MEMS, model 4630, Measurement Specialities, USA ; 1000 Hz, filtered with a 4th order Butterworth low-pass filter with 10 Hz cut-off frequency) was used to assess the platform acceleration. The peak acceleration reached by the platform did not differ between surfaces ($F_{2,28} = 1.54$, $p = 0.23$) and was 8.34 ± 0.74 cm s^{-2}. In addition, the latency to reach the peak did not differ between surface ($F_{2,28} = 3.27$, $p = 0.06$) and was 196 ± 15 ms. These results suggest that stimulation intensity was similar across all surfaces.

At the start of a trial, the participants looked at a fixation point positioned at eye level, 2 m directly ahead. They were asked to close their eyes upon receiving the verbal information on the nature of the upcoming condition, and to remain still. This information indicated one of these two conditions: platform translation (37 trials) or platform steady (8 trials), which were pseudo-randomly distributed. The later set of trials reduces the possibility of adopting a stereotyped postural set linked to the forthcoming body translations (e.g., slightly leaning). These trials were also used to measure and model the noise contaminating the EEG data (see below). In all trials, the participants had to maintain an upright steady posture during 5 s (i.e., duration of trial recording). The platform translation occurred at any time between 2 and 4 s after providing the information about the platform translation to avoid anticipating the instant of the translation onset. The trials without translation also lasted 5 s. A short break was frequently proposed to the participants during the experiment.

Surfaces

Participants stood on three different surfaces which were glued onto the platform: a biomimetic surface, a surface with parallel grooves (i.e., no bioinspired features characteristics and a smooth surface (the last two surfaces, grooved and smooth were used as controls). These surfaces were created with a 3D printer (Ultimaker 2+) using biopolymer thermoplastic (Polylactic acid, PLA). Three characteristics were selected to build the biomimetic surface: shape, spatial period, and depth of the ridges.

The biomimetic surface was textured with circular or oval shapes inspired from both the shape of the tactile receptors' fields that demonstrate a preferential skin strain axis and orientation of this axis, which is not the same for all units[9,62] and the forms of the dermatoglyphs, which exhibit three main circular forms (loops, whorls, and arcs[63]). We verified whether the radius of curvature of the circular shape of the biomimetic surface complied with the participants' toe prints. To do so, we used the ink dabbing method to collect the toe prints of each participant on a white sheet of paper. Contrary to fingerprints, toe prints have their characteristic features at the lower end of the phalanges[14]. Then, the rolling of the prints was taken longitudinally from lower end to the upper end of the toe (i.e., opposite direction than when collecting fingerprints). For each participant, we measured, and then averaged, the radius of curvature of the three most visible ridges from three different toes. A t-test of means against a reference value indicated that the radius of curvature on the toe surfaces (4.3 ± 1.1 mm) did not differ significantly compared to the radius of the loops printed of the biomimetic surface ($t_{13} = 1$, $p = 0.34$).

The spatial frequency of the biomimetic surface complied with the spatial frequency of the participants' toeprint ridges. This was confirmed by the result of the t-test of means against a reference value showing that the mean spatial frequency of the biomimetic surface (0.9 mm) was not significantly different from that of the toeprints ridges (0.87 ± 0.06 mm) ($t_{13} = -1.66$, $p = 0.12$). Note that the spatial period of the biomimetic surface also corresponded to the distance between the centre of adjacent receptive fields of the mechanoreceptors (from 0.9 to 3.8 mm[64]).

Finally, the depth of the valley between the ridges was computed from what we know based on finger surface exploration and balance maintenance literature. The depth to best perceive the stimulus on the finger skin is estimated as 0.1 mm with a 0.5 N normal force[65,66]. In a previous study, we found that the minimum shear forces amplitude to detect support translation beneath the feet standing in a natural position was ~ 3.5 N [2]. To the condition that normal and shear forces relationship is linear the suggestion is that a 0.7 mm depth of the valley should enable to perceive the minimal shear force when bearing our body weight.

A smooth surface also printed in PLA but without any designed patterns was used as a control surface. While the smooth surface is used as standard control surface, a grooved surface with different texture parameters from the ones of the dermatoglyphs and characterized by the same ridges direction, allows for excluding a simple effect of the local strain variation due to a general texture. The texture of the grooved surface was composed of rectilinear ridges with a depth of 0.3 mm and a spatial frequency of 7 mm. Comparing the biomimetic texture with a grooved texture can then highlight the role played by a geometrical distribution of the texture mimicking the receptive features of the foot skin. Such a biomimetic geometry can give rise to local stress and strain distributions with a specific orientation pattern, which can favour the detection of the transient strain variations by the mechanoreceptor activation.

The order of the three surfaces expositions was counterbalanced across participants. The participants were not informed prior to the experiment about the reason the standing surface was changed during the recording session. The visual appearance of the three surfaces exhibited slight variation, however when the participants were asked after the experiment was completed whether they had perceived that they stood on surfaces having different textures, none of them reported having done so. A reason for the absence of tactile discrimination between the surfaces could be the lack of voluntary motor interaction with the surfaces. Indeed, our haptic sense relies heavily on the active exploratory movements with the object surfaces[13]. During the experiments, we

devoted special attention to prevent voluntary exploratory movements of the feet with the surface during the whole experimental session.

Recordings and analyses

Electroencephalography (EEG) activity was continuously recorded from 64 Ag/AgCl surface electrodes embedded in an elastic cap (BioSemi ActiveTwo system: BioSemi, Netherlands). Specific to the BioSemi system, "ground" electrodes were replaced by Common Mode Sense active and Driven Right Leg passive electrodes. The signals were pre-amplified at the electrode sites, post amplified with DC amplifiers, and digitized at a sampling rate of 1024 Hz (Actiview acquisition program). The signals of each electrode were referenced to the mean signal of all electrodes. Four Ag/AgCl electrodes placed near the canthus of each eye and under/over the left eye orbital allowed us to control for blinks, and horizontal and vertical eye movements.

The continuous EEG signal was segmented into epochs synchronized relative to the onset of the platform translation, which was identified at the onset of the monotonic increase of the shear force. After artefact rejections based on visual inspection, for each participant and surface, a minimum of 96% of the trials were included in the analyses. The signals were filtered off-line with a 50 Hz digital notch filter (24 dB/octave) and with a 0.1–48 Hz band-pass digital filter (48 dB/octave) implemented in BrainVision Analyzer 2 software (Brain Products, Germany). For each participant, the SEPs were obtained by averaging all epochs of each surface for each participant. The average amplitude computed 50 ms prior to the platform translation served as baseline. Consistent with studies recording cortical potentials evoked by lower limb stimulation, the SEPs were found to be maximal over the vertex (Cz electrode)[67]. Therefore, this electrode was used to assess the SEPs. We primarily based our analyses on the P_1N_1 wave evoked by the sensory stimulation induced by the platform translation. The amplitude of P_1N_1 was measured peak to peak, and its latency was assessed measuring the P_1 latency.

Cortical sources

Neural sources of the SEPs were estimated with the dynamical Statistical Parametric Mapping (dSPM[68]) implemented in the Brainstorm software. A boundary element model (BEM) with three realistic layers (scalp, inner skull, and outer skull) was used to compute the forward model on the anatomical MRI brain template from the Montreal Neurological Institute (MNI Colin27). Using a realistic model has been shown to provide more accurate solution than a simple three concentric spheres model[69]. We used of a high number of vertices (i.e., 15,002 vertices) to enhance the spatial resolution of the brain template. Such EEG source reconstruction has proved to be suited to investigating the activity of outer and inner cortical surfaces with 64 sensors[70]. Measuring and modelling the noise contaminating the EEG data is beneficial to source estimation. Noise covariance matrices were computed using the eight trials with the platform steady condition, while the participants stood still. The current maps were averaged from the start of the shear forces to N1, for each participant and surface texture.

The data were transformed into time–frequency domain using Morlet wavelet transforms. We used a 1 Hz central frequency (full width at half maximum FWHM tc = 3 s) which offers a good compromise between temporal and spectral resolutions[71]. The power of theta (5–7 Hz) was computed for each trial in the source space in a region of interest (ROI, 589 vertices) encompassing the left inferior and superior PPC (based on the Destrieux cortical atlas[72]). Then, the signal was expressed as a change of theta power computed over the first 400 ms of the platform translation (which included the P1N1 SEP) with respect to a 350 ms window baseline taken before the translation (−400 to −50 ms). For each participant, the resulting event-related synchronization/desynchronization (ERS/ERD) was then averaged across trials and surface textures. The same procedure was applied with the signals computed in a control ROI (650 vertices) encompassing the inferior and superior PPC of the right hemisphere.

Behavioural recordings and analyses

The ground reaction forces and moments were recorded with an AMTI force platform (60 × 120 cm, Advanced Mechanical Technology Inc., USA) at a sampling rate of 1000 Hz (filtered with a 4th order Butterworth low-pass filter with 10 Hz cut-off frequency). The analysis focused on the shear forces along the mediolateral (M/L) axis. M/L shear forces are horizontal forces that act in parallel to the contact surface, resulting in the relative sliding or friction between contacting surfaces (i.e., foot skin-surface interaction). The onset of the shear forces provided a reliable temporal landmark to determine the onset of the cutaneous stimulation evoked by the platform translation. The onset of this stimulation was defined as the first instant the M/L shear forces started to increase monotonically. Figure 1b shows the dynamics of the M/L shear forces resulting from the platform acceleration.

A general pattern of events emerged:

(i) The first phase shows a ramp of the platform acceleration (constant jerk) corresponding to a ramp in the traction force ; this phase lasted on average 196 ± 15 ms leading to a platform displacement of about 0.54 ± 0.05 mm. Due to the inertia of the body, this displacement is accommodated mainly by the skin deformation. The peak amplitude of this force was measured with respect to its baseline value (i.e., computed during a period of 200 ms prior to the translation onset).

(ii) In a following transition phase the jerk decreases and eventually becomes negative. This is a crucial phase, where the contact between the skin and the surface is characterized by high superficial shearing, leading to transient variations of the local strain distribution ("*skin-surface contact transitions*"), which are directly affected by the topography of both the skin and the surface itself ; moreover, local detachments and slipping can occur, leading to transient deformations and waves propagating in the skin, which are likely to activate the mechanoreceptors ("*contact stimuli*") ; a similar phenomenon has been observed in literature, when considering the motion of a surface under a stationary fingertip, showing that the deformation of the skin increases until the frictional force (i.e., shear force) cannot anymore resist the

sliding (i.e., stick/slip phenomenon[73]) ; within this phase, the shear forces result from a balance between inertia effects and contact accommodation.

(iii) Afterwards the shear forces continued to increase until a second peak was reached before decreasing. This second increase can be considered as predominantly a postural reaction[27,28]. The duration of the postural reaction was defined as the time elapsed between these peaks.

The amplitudes of both peaks of the shear forces were normalized to the body mass index (BMI) of each participant.

Head acceleration was measured with a triaxial accelerometer (model 4630, Measurement Specialities, USA ; 1000 Hz, filtered with a 2nd order Butterworth low-pass filter with 10 Hz cut-off frequency) placed on the participants' chin. We measured head acceleration to evaluate the latency of the vestibular stimulation induced by the platform translation. The onset of the vestibular stimulation was defined at the first instant head acceleration exceeded 0.048 m s^{-2} (i.e., threshold for vestibular stimulation[29]). We measured the lag between this threshold and shear forces onset to determine if the vestibular stimulation occurred after the stimulation of the foot mechanoreceptors.

Bipolar surface electromyography (EMG, Bortec AMT-8 system, Bortec Bomedical, Canada) was used to record the activity of the long fibular muscle (FL) of both legs. The FL muscles are responsible (with other muscles) for controlling stance. They contribute to the eversion movement of the foot, and also to the maintenance of the arch of the foot to ensure optimal postural stability[74]. The FL EMG signals were pre-amplified at the skin site (1000×), sampled at 1000 Hz, band pass filtered from 20 to 250 Hz, and rectified. Two participants were excluded from the EMG analyses due to noisy EMG signals. To quantify the muscle activity, we computed the integral of the EMG activity (iEMG) over two intervals. The first corresponded to the "resting interval". It lasted 1 s and ended at the onset of the platform translation. The second interval covered the time elapsed between the platform onset and the N1 component of the SEP. The duration of this second period was specific to each participant. In order to be able to compare muscle activities between the two intervals, we normalized, for each participant, the EMG activity of the resting interval prior translation onset, to the duration of the second interval "N1 latency" (~ 180 ms). We also calculated the latencies of EMG changes relative to the onset of the platform translation. This was done by first computing the mean and standard deviation of the muscle background activity (i.e., during the resting interval) for each participant and surface. The onsets of the changes in EMG activity were defined as the instant at which the EMG activity increased above or decreased below a threshold level set at twice the standard deviation of the mean background activity.

Experiment 2—participants and task

The goal of *Experiment* 2 was to test whether the attentional demand required for equilibrium maintenance is reduced when standing on the biomimetic surface, compared to a control surface. To further compare the effect between standing on a biomimetic and standing on a non-biomimetic textured surfaces, the grooved surface used in *Experiment* 1 was selected as the control surface. The choice of the grooved surface was motivated by the fact that its comparison with the biomimetic surface allows for excluding a simple effect of the presence of texture on the surface and can then highlight the role played by a geometrical distribution of the texture mimicking the receptive features of the foot skin.

Twenty-one new participants (7 women) without any known neurological and motor disorders participated in the experiment (mean age 22 ± 2 years, mean weight 67 ± 10 kg). All participants gave their written informed consent to take part in this study, which conformed to the ethical standards set out in the Declaration of Helsinki and all experimental protocols were approved by the STAPS (Science and Technique of Physical and Sports Activities) Research Ethics Committee (CERSTAPS, no. IRB00012476-2021-09-12-140).

The procedure was identical to that in *Experiment* 1 with one exception that pertained to the dual task (DT) paradigm. We used a demanding cognitive task to increase the participants' attentional load while their supporting surface was translated as in *Experiment* 1. Participants were asked to listen to a series of ten different three-digit numbers spelled out at high speed (presented orally by a computer at a frequency of 1 Hz) which ended at any time before the platform translation. The series of numbers varied across trials but were the same for both surface textures and participants. Participants were instructed to silently count the number of times that 7 was part of the three-digit numbers and to provide their response at an auditory tone occurring 3 s after the platform translation onset (i.e., well after the data analysed intervals). The same procedure was used for the trials in the steady platform condition. We counterbalanced the presentation of the different conditions (i.e., biomimetic or grooved surfaces, with or without translation ; single or dual tasks) across participants but prevented the occurrence of two successive textures involving the dual task for fatigue prevention.

The participants' performance in the cognitive task was assessed by computing, for each surface texture, the average percentage of errors ((number of errors/10 numbers) × 100). An error was counted each time that the participant reported an incorrect number of occurrences of the number 7.

Statistical analyses

The behavioural and EEG data were submitted to separate analysis of variance (ANOVA) with repeated measurements. In *Experiment 1*, one-way ANOVAs were used for mean comparisons with the support surface (Smooth, Grooved, Biomimetic) as the intra-participants factor. We computed statistical maps by contrasting the current maps (i.e., each vertex) computed when standing on a biomimetic surface and control surfaces using t-tests (significance threshold $p < 0.05$)[75]. We applied an FDR (False Discovery Rate) correction for multiple comparisons across regions[76].

In *Experiment* 2, a 2 × 2 ANOVA was used for mean comparisons with the support surface (Grooved, Biomimetic) and task (single or dual task) as intra-participants factors. Significant effects (statistical threshold of $p \leq 0.05$) were further analysed using Newman-Keuls post-hoc tests.

We provided the partial eta squared values (η^2) to estimate the effect size of the different effects that had the independent variables on the dependent variables (i.e., shear forces, postural reaction and cortical activity)[77].

Data availability

The datasets generated and analyzed during the current study are available from the corresponding author on reasonable request.

Received: 16 January 2023 ; Accepted: 18 October 2023
Published online: 09 November 2023

References

1. Morasso, P. G. et Schieppati, M. Can muscle stiffness alone stabilize upright standing?. *J. Neurophysiol.* **82**, 1622–1626 (1999).
2. Mouchnino, L. et Blouin, J. When standing on a moving support, cutaneous inputs provide sufficient information to plan the anticipatory postural adjustments for gait initiation. *PLoS ONE* **8**, 55081 (2013).
3. Latash, M. L., Ferreira, S. S., Wieczorek, S. A. et Duarte, M. Movement sway: Changes in postural sway during voluntary shifts of the center of pressure. *Exp. Brain Res.* **150**, 314–324 (2003).
4. Carpenter, M. G., Murnaghan, C. D. et Inglis, J. T. Shifting the balance: Evidence of an exploratory role for postural sway. *Neuroscience* **171**, 196–204 (2010).
5. Bouyer, L. J. G. et Rossignol, S. Contribution of cutaneous inputs from the hindpaw to the control of locomotion I. Intact cats. *J. Neurophysiol.* **90**, 3625–3639 (2003).
6. Menz, H. B., Lord, S. R., St George, R. et Fitzpatrick, R. C. Walking stability and sensorimotor function in older people with diabetic peripheral neuropathy. *Arch. Phys. Med. Rehabil.* **85**, 245–252 (2004).
7. Stapley, P. J., Ting, L. H., Hulliger, M. et Macpherson, J. M. Automatic postural responses are delayed by pyridoxine-induced somatosensory loss. *J. Neurosci.* **22**, 5803–5807 (2002).
8. Fabre, M. *et al.* Cortical facilitation of somatosensory inputs using gravity-related tactile information in humans with vestibular hypofunction. *J. Neurophysiol*. https://doi.org/10.1152/jn.00406.2022 (2023).
9. Kennedy, P. M. et Inglis, J. T. Distribution and behaviour of glabrous cutaneous receptors in the human foot sole. *J. Physiol.* **538**, 995–1002 (2002).
10. Scheibert, J., Leurent, S., Prevost, A. et Debregeas, G. The role of fingerprints in the coding of tactile information probed with a biomimetic sensor. *Science* **323**, 1503–1506 (2009).
11. Prevost, A., Scheibert, J. et Debrégeas, G. Effect of fingerprints orientation on skin vibrations during tactile exploration of textured surfaces. *Commun. Integr. Biol.* **2**, 422–424 (2009).
12. Hollins, M. et Risner, S. R. Evidence for the duplex theory of tactile texture perception. *Percept. Psychophys.* **62**, 695–705 (2000).
13. Lederman, S. J. et Klatzky, R. L. Haptic perception: A tutorial. *Attent. Percept. Psychophys.* **71**, 1439–1459 (2009).
14. Sarma, H. *A Comparative Study of the Toe Print and Fingerprint Distribution in Indo Mongolian Race*. (2020).
15. Cornuault, P.-H., Carpentier, L., Bueno, M.-A., Cote, J.-M. et Monteil, G. Influence of physico-chemical, mechanical and morphological fingerpad properties on the frictional distinction of sticky/slippery surfaces. *J. R. Soc. Interface* **12**, 20150495 (2015).
16. Desmedt, J. E. et Robertson, D. Differential enhancement of early and late components of the cerebral somatosensory evoked potentials during forced-paced cognitive tasks in man. *J. Physiol.* **271**, 761–782 (1977).
17. Hämäläinen, H., Kekoni, J., SSMA, M., Reinikainen, K. et Näätänen, R. Human somatosensory evoked potentials to mechanical pulses and vibration: Contributions of SI and SII somatosensory cortices to P50 and P100 components. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* **75**, 13–21 (1990).
18. Lin, Y.-Y. *et al.* Differential effects of stimulus intensity on peripheral and neuromagnetic cortical responses to median nerve stimulation. *NeuroImage* **20**, 909–917 (2003).
19. Sipp, A. R., Gwin, J. T., Makeig, S. et Ferris, D. P. Loss of balance during balance beam walking elicits a multifocal theta band electrocortical response. *J. Neurophysiol.* **110**, 2050–2060 (2013).
20. Solis-Escalante, T. *et al.* Cortical dynamics during preparation and execution of reactive balance responses with distinct postural demands. *NeuroImage* **188**, 557–571 (2019).
21. Hülsdünker, T., Mierau, A., Neeb, C., Kleinöder, H. et Strüder, H. K. Cortical processes associated with continuous balance control as revealed by EEG spectral power. *Neurosci. Lett.* **592**, 5 (2015).
22. Mierau, A. *et al.* Cortical correlates of human balance control. *Brain Topogr.* **30**, 434–446 (2017).
23. de Lafuente, V. et Romo, R. Neural correlate of subjective sensory experience gradually builds up across cortical areas. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. Am. PNAS* **103**, 14266–14271 (2006).
24. Romo, R. et de Lafuente, V. Conversion of sensory signals into perceptual decisions. *Prog. Neurobiol.* **103**, 41–75 (2013).
25. Lajoie, Y., Teasdale, N., Bard, C. et Fleury, M. Attentional demands for static and dynamic equilibrium. *Exp. Brain Res.* **97**, 139 (1993).
26. Redfern, M. S., Muller, M. L. T. M., Jennings, J. R. et Furman, J. M. Attentional dynamics in postural control during perturbations in young and older adults. *J. Gerontol. A. Biol. Sci. Med. Sci.* **57**, B298–B303 (2002).
27. Saradjian, A. H., Teasdale, N., Blouin, J. et Mouchnino, L. Independent early and late sensory processes for proprioceptive integration when planning a step. *Cereb. Cortex* **29**, 2353–2365 (2019).
28. Lhomond, O. *et al.* Learned overweight internal model can be activated to maintain equilibrium when tactile cues are uncertain: evidence from cortical and behavioral approaches. *Front. Hum. Neurosci.* **15**, 635611 (2021).
29. Gianna, C., Heimbrand, S. et Gresty, M. Thresholds for detection of motion direction during passive lateral whole-body acceleration in normal subjects and patients with bilateral loss of labyrinthine function. *Brain Res. Bull.* **40**, 443–447 (1996).
30. Dietz, V., Quintern, J. et Berger, W. Afferent control of human stance and gait: Evidence for blocking of group I afferents during gait. *Exp. Brain Res.* **61**, 153–163 (1985).
31. McGuire, J. T. et Botvinick, M. M. Prefrontal cortex, cognitive control, and the registration of decision costs. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **107**, 7922–7926 (2010).
32. Tang, W. *et al.* From finger friction to brain activation: Tactile perception of the roughness of gratings. *J. Adv. Res.* **21**, 129–139 (2020).
33. Bensmaia, S. J., Denchev, P. V., Dammann, F. J., Craig, J. C. et Hsiao, S. S. The representation of stimulus orientation in the early stages of somatosensory processing. *J. Neurosci.* **28**, 776–786 (2008).
34. Weber, A. I. *et al.* Spatial and temporal codes mediate the tactile perception of natural textures. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **110**, 17107–17112 (2013).

35. Padberg, J. *et al.* Thalamocortical connections of parietal somatosensory cortical fields in macaque monkeys are highly divergent and convergent. *Cereb. Cortex* **19**, 2038–2064 (2009).
36. Gamberini, M. *et al.* Thalamic afferents emphasize the different functions of macaque precuneate areas. *Brain Struct. Funct.* **225**, 853–870 (2020).
37. Cunningham, S. I., Tomasi, D. et Volkow, N. D. Structural and functional connectivity of the precuneus and thalamus to the default mode network. *Hum. Brain Mapp.* **38**, 938–956 (2017).
38. Zeharia, N., Hofstetter, S., Flash, T. et Amedi, A. A whole-body sensory-motor gradient is revealed in the medial wall of the parietal lobe. *J. Neurosci. Off. J. Soc. Neurosci.* **39**, 7882–7892 (2019).
39. Striem-Amit, E. et Amedi, A. Visual cortex extrastriate body-selective area activation in congenitally blind people "seeing" by using sounds. *Curr. Biol.* **24**, 687–692 (2014).
40. Starr, A., Mckeon, B., Use, N. S. et Burke, D. Cerebral potentials evoked by muscle stretch in man. *Brain* **104**, 149–166 (1981).
41. Cohen, L. G., Starr, A. et Pratt, H. Cerebral somatosensory potentials evoked by muscle stretch, cutaneous taps and electrical stimulation of peripheral nerves in the lower limbs in man. *Brain* **108**, 103–121 (1985).
42. Vuillerme, N. et Nafati, G. How attentional focus on body sway affects postural control during quiet standing. *Psychol. Res.* **71**, 192–200 (2007).
43. Taubert, M., Lohmann, G., Margulies, D. S., Villringer, A. et Ragert, P. Long-term effects of motor training on resting-state networks and underlying brain structure. *NeuroImage* **57**, 1492–1498 (2011).
44. Gemba, H., Sasaki, K. et Brooks, V. B. 'Error' potentials in limbic cortex (anterior cingulate area 24) of monkeys during motor learning. *Neurosci. Lett.* **70**, 223–227 (1986).
45. Holroyd, C. B. et Coles, M. G. H. The neural basis of human error processing: Reinforcement learning, dopamine, and the error-related negativity. *Psychol. Rev.* **109**, 679–709 (2002).
46. Botvinick, M. M., Braver, T. S., Barch, D. M., Carter, C. S. et Cohen, J. D. Conflict monitoring and cognitive control. *Psychol. Rev.***108**, 624–652 (2001).
47. Pérennou, D. Postural disorders and spatial neglect in stroke patients: a strong association. *Restor. Neurol. Neurosci.* **24**, 319–334 (2006).
48. Chen, H.-C. *et al.* Stepping over obstacles: Dividing attention impairs performance of old more than young adults. *J. Gerontol. A. Biol. Sci. Med. Sci.* **51A**, 116–122 (1996).
49. Woollacott, M. et Shumway-Cook, A. Attention and the control of posture and gait: A review of an emerging area of research. *Gait Posture* **16**, 1–14 (2002).
50. Horak, F. B., Henry, S. M. et Shumway-Cook, A. Postural perturbations: New insights for treatment of balance disorders. *Phys. Ther.* **77**, 517–533 (1997).
51. Ikai, T., Kamikubo, T., Takehara, I., Nishi, M. et Miyano, S. Dynamic postural control in patients with hemiparesis. *Am. J. Phys. Med. Rehabil.* **82**, 463–469 (2003).
52. Rankin, J. K., Woollacott, M. H., Shumway-Cook, A. et Brown, L. A. Cognitive influence on postural stability: A neuromuscular analysis in young and older adults. *J. Gerontol. A. Biol. Sci. Med. Sci.* **55**, M112–M119 (2000).
53. Melzer, I., Benjuya, N. et Kaplanski, J. Age-related changes of postural control: Effect of cognitive tasks. *Gerontology* **47**, 189–194 (2001).
54. Wulf, G. et Prinz, W. Directing attention to movement effects enhances learning: A review. *Psychon. Bull. Rev.* **8**, 648–660 (2001).
55. Sherwood, D. E., Lohse, K. R. et Healy, A. F. The effect of an external and internal focus of attention on dual-task performance. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* **46**, 91–104 (2020).
56. Wulf, G., Höß, M. et Prinz, W. Instructions for motor learning: Differential effects of internal versus external focus of attention. *J. Mot. Behav.* **30**, 169–179 (1998).
57. Krubitzer, L. et Disbrow, E. *The Evolution of Parietal Areas Involved in Hand Use in Primates*. Vol. 33 (2008).
58. Chander, H., Wade, C. et Garner, J. C. The influence of occupational footwear on dynamic balance perturbations. *Footwear Sci.* **7**, 115–126 (2015).
59. Schlee, G., Sterzing, T. et Milani, T. L. Effects of footwear on plantar foot sensitivity: A study with Formula 1 shoes. *Eur. J. Appl. Physiol.* **106**, 305–309 (2009).
60. Sutter, C. *et al.* Cortical facilitation of tactile afferents during the preparation of a body weight transfer when standing on a bio-mimetic surface. *Front. Neurol.* **14**, 1175667 (2023).
61. Klein, P., Sommerfeld, P. et Meddeb, G. *Biomécanique des Membres Inférieures*. (2008).
62. Valbo, A. B., Olausson, H., Wessberg, J. et Kakuda, N. Receptive field characteristics of tactile units with myelinated afferents in hairy skin of human subjects. *J. Physiol.* **483**, 783–795 (1995).
63. Cummins, H. et Midlo, C. Palmar and plantar epidermal ridge configurations (dermatoglyphics) in European–Americans. *Am. J. Phys. Anthropol.* **9**, 471–502 (1926).
64. Johansson, R. S. et Vallbo, Å. B. Tactile sensory coding in the glabrous skin of the human hand. *Trends Neurosci.* **6**, 27–32 (1983).
65. Camillieri, B. *et al.* From finger friction and induced vibrations to brain activation: Tactile comparison between real and virtual textile fabrics. *Tribol. Int.* **126**, 283–296 (2018).
66. Peyre, K., Tourlonias, M., Bueno, M.-A. et Rossi, R. *Conception d'un Doigt Artificiel à Fibre Optique Polymérique Pour Application du Toucher de Surface Textile*. Vol. 9 (2017).
67. Altenmüller, E., Berger, W., Prokop, T., Trippel, M. et Dietz, V. Modulation of sural nerve somatosensory evoked potentials during stance and different phases of the step-cycle. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. Potentials Sect.* **96**, 516–525 (1995).
68. Dale, A. M. *et al.* Dynamic statistical parametric mapping: Combining fMRI and MEG for high-resolution imaging of cortical activity. *Neuron* **26**, 55–67 (2000).
69. Sohrabpour, A., Yunfeng, L. et Bin, H. Estimating underlying neuronal activity from EEG using an iterative sparse technique. *Annu. Int. Conf. IEEE Eng. Med. Biol. Soc.* 634–637 (2015). https://doi.org/10.1109/EMBC.2015.7318442.
70. Chand, G. B. et Dhamala, M. Interactions between the anterior cingulate-insula network and the fronto-parietal network during perceptual decision-making. *NeuroImage* **152**, 381–389 (2017).
71. Allen, D. P. et MacKinnon, C. D. Time-frequency analysis of movement-related spectral power in EEG during repetitive movements: a comparison of methods. *J. Neurosci. Methods* **186**, 107–115 (2010).
72. Destrieux, C., Fischl, B., Dale, A. et Halgren, E. Automatic parcellation of human cortical gyri and sulci using standard anatomical nomenclature. *NeuroImage* **53**, 1–15 (2010).
73. Rabinowicz, E. When two substances rub against each other, they frequently stick and then slip: The phenomenon accounts for the squeak of bearings, the music of violins and many other sounds of our daily experience. *Sci. Am.* **194**, 109–119 (1956).
74. Jeon, W., Griffin, L. et Hsiao, H.-Y. Effects of initial foot position on postural responses to lateral standing surface perturbations in younger and older adults. *Gait Posture* **90**, 449–456 (2021).
75. Tadel, F., Baillet, S., Mosher, J. C., Pantazis, D. et Leahy, R. M. Brainstorm: A user-friendly application for MEG/EEG analysis. *Comput. Intell. Neurosci.* **2011**, 1–13 (2011).
76. Benjamini, Y. et Hochberg, Y. Controlling the false discovery rate: A practical and powerful approach to multiple testing. *J. R. Stat. Soc. Ser. B Methodol.* **57**, 289–300 (1995).
77. Cohen, J. *Statistical Power Analysis for the Behavioral Sciences* (Academic Press, 1988).

Acknowledgements
We thank Frédéric Pous (Institut des Sciences du Mouvement, Marseille) for his assistance in the fabrication of the supporting surfaces.

Author contributions
C.S. conceived the idea, designed the method, performed experiments, analysed the data and wrote the manuscript ; M.F. conceived the idea and contributed to data acquisition ; F.M. contributed to data analysis and revisedthe manuscript ; J.B. contributed to data analysis and discussion, revised the manuscript ; L.M. conceived the idea, contributed to data analysis and revised the manuscript.

Competing interests
The authors declare no competing interests.

Additional information
Correspondence and requests for materials should be addressed to C.S. or L.M.

Reprints and permissions information is available at www.nature.com/reprints.

Publisher's note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Open Access This article is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License, which permits use, sharing, adaptation, distribution and reproduction in any medium or format, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons licence, and indicate if changes were made. The images or other third party material in this article are included in the article's Creative Commons licence, unless indicated otherwise in a credit line to the material. If material is not included in the article's Creative Commons licence and your intended use is not permitted by statutory regulation or exceeds the permitted use, you will need to obtain permission directly from the copyright holder. To view a copy of this licence, visit http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/.

© The Author(s) 2023

Etude 2

Dans la première étude, nous avons mis en lumière que la surface biomimétique présente la remarquable capacité d'optimiser la mécanique de l'interaction avec le pied. Cette amélioration significative de la mécanique d'interaction a conduit à une augmentation notable de la transmission des informations sensorielles, de la périphérie jusqu'au niveau cortical.

Cette découverte revêt une importance majeure, car elle suggère que la surface biomimétique pourrait jouer un rôle crucial dans la réduction de l'atténuation sensorielle qui se met en place lors de mouvements volontaires. En effet, en permettant une transmission plus efficace des informations sensorielles, nous avons émis l'hypothèse que la surface biomimétique pourrait fournir à l'individu des données plus riches et pertinentes. Cette hypothèse s'est appuyée sur des travaux précédents qui ont mis en évidence que, lorsque les informations étaient pertinentes pour la tâche, l'atténuation pouvait être réduite au cours du mouvement (Cybulska et al., 2011 ; Duysens et al., 1995). D'autres études ont également mis en évidence que ce processus peut se mettre en place en amont, en facilitant les informations lors de la phase de planification (Mouchnino et al., 2015). Phase qui va jouer un rôle central pour la réalisation de mouvements volontaires en assurant leur précision et également en contribuant à la construction d'une représentation précise de la position du corps dans l'espace.

Dans contexte, une réduction de l'atténuation sensorielle devrait se produire pendant l'exécution d'un mouvement volontaire, associée à une facilitation des informations sensorielles pendant la phase de planification. Cette dynamique prometteuse a fait l'objet d'une étude approfondie, que nous allons maintenant explorer.

frontiers | Frontiers in Neurology

TYPE Original Research
PUBLISHED 19 June 2023
DOI 10.3389/fneur.2023.1175667

Check for updates

OPEN ACCESS

EDITED BY
Joyce Fung,
McGill University, Canada

REVIEWED BY
Vassilia Hatzitaki,
Aristotle University of Thessaloniki, Greece
Saeed Bahrami Moqadam,
Tsinghua University, China

*CORRESPONDENCE
Laurence Mouchnino

✉ laurence.mouchnino@univ-amu.fr

RECEIVED 27 February 2023
ACCEPTED 30 May 2023
PUBLISHED 19 June 2023

CITATION
Sutter C, Moinon A, Felicetti L, Massi F, Blouin J and Mouchnino L (2023) Cortical facilitation of tactile afferents during the preparation of a body weight transfer when standing on a biomimetic surface. *Front. Neurol.* 14:1175667. doi: 10.3389/fneur.2023.1175667

COPYRIGHT

© 2023 Sutter, Moinon, Felicetti, Massi, Blouin and Mouchnino. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY). The use, distribution or reproduction in other forums is permitted, provided the original author(s) and the copyright owner(s) are credited and that the original publication in this journal is cited, in accordance with accepted academic practice. No use, distribution or reproduction is permitted which does not comply with these terms.

Cortical facilitation of tactile afferents during the preparation of a body weight transfer when standing on a biomimetic surface

Chloé Sutter[1], Alix Moinon[1], Livia Felicetti[2,3], Francesco Massi[2], Jean Blouin[1] and Laurence Mouchnino[1,4]*

[1]Laboratoire de Neurosciences Cognitives, FR 3C, CNRS, Aix Marseille Université, Marseille, France, [2]Department of Mechanical and Aerospace Engineering, Sapienza University of Rome, Rome, Italy, [3]LAMCOS, INSA Lyon, CNRS, UMR5259, Université Lyon, Villeurbanne, France, [4]Institut Universitaire de France, Paris, France

Self-generated movement shapes tactile perception, but few studies have investigated the brain mechanisms involved in the processing of the mechanical signals related to the static and transient skin deformations generated by forces and pressures exerted between the foot skin and the standing surface. We recently found that standing on a biomimetic surface (i.e., inspired by the characteristics of mechanoreceptors and skin dermatoglyphics), that magnified skin–surface interaction, increased the sensory flow to the somatosensory cortex and improved balance control compared to standing on control (e.g., smooth) surfaces. In this study, we tested whether the well-known sensory suppression that occurs during movements is alleviated when the tactile afferent signal becomes relevant with the use of a biomimetic surface. Eyes-closed participants (n = 25) self-stimulated their foot cutaneous receptors by shifting their body weight toward one of their legs while standing on either a biomimetic or a control (smooth) surface. In a control task, similar forces were exerted on the surfaces (i.e., similar skin–surface interaction) by passive translations of the surfaces. Sensory gating was assessed by measuring the amplitude of the somatosensory-evoked potential over the vertex (SEP, recorded by EEG). Significantly larger and shorter SEPs were found when participants stood on the biomimetic surface. This was observed whether the forces exerted on the surface were self-generated or passively generated. Contrary to our prediction, we found that the sensory attenuation related to the self-generated movement did not significantly differ between the biomimetic and control surfaces. However, we observed an increase in gamma activity (30–50 Hz) over centroparietal regions during the preparation phase of the weight shift only when participants stood on the biomimetic surface. This result might suggest that gamma-band oscillations play an important functional role in processing behaviorally relevant stimuli during the early stages of body weight transfer.

KEYWORDS

plantar sole afferents, voluntary movement, sensory gating, biomimetic surface, balance, EEG, somatosensory evoked potentials (SEPs), gamma oscillations

Introduction

Inputs from the foot cutaneous receptors provide information on the body's position in space while standing or walking. Our brain has the ability to control the amount of these cutaneous cues that will be processed by filtering out or increasing their transmission. Since the seminal study of Chapin and Woodward (1) in rats, and later ones in humans (2–5), the transmission of cutaneous inputs from the periphery to the cortical level has been probed by assessing the brain areas' sensitivity to electric skin stimulation. Sensory inputs can undergo the so-called movement- related sensory gating (6, 7). This suppression or attenuation of sensory inputs corresponds to a top-down filtering of the afferent information and is hypothesized to be linked to motor prediction: an efferent signal from motor areas canceling out the predicted sensory reafferences that arise during voluntary movements (8, 9). It has been proposed that this sensory gating's role is to differentiate between sensations created by one's own movements and sensations resulting from external stimuli thereby assigning greater weight to less predictable external sensory inputs (9, 10). While the movement is accompanied by sensory gating, it is also generally acknowledged that when sensory information is relevant to behavior, the movement-related sensory gating can be partially alleviated (11–13). For example, using electric stimulation of the tibial nerve containing mainly afferents from the sole of the foot, Duysens et al. (3) demonstrated that during locomotion, there was a phase-dependent modulation of the sensory suppression. The gating was partly alleviated before footfall, that is likely to anticipate the need for cutaneous information for the forthcoming foot placement. The use of electrical stimulation ensures that stimulation remains rather constant throughout the movement, but this has a drawback since the stimulation is without informational contents and non-selective for the types of cutaneous afferents activated. Hence, the richness of information provided by the four functionally distinct types of tactile sensors encoding skin mechanical deformation is lost (i.e., information on the time course, magnitude, direction, and spatial distribution of contact forces, skin stretches, and the friction between contacted surfaces and the skin ; see [(14, 15) for reviews].

On the basis of previous behavioral and electrophysiological studies which show that movement-related gating can be partly alleviated when sensory information is relevant to the task (3, 13), we tested whether the enhancement of relevant information for balance control enabled by specific skin-biomimetic surface contact interaction would help counteract the movement-related sensory suppression. To test this hypothesis, we recorded the cortical responses to skin/surface interaction (i.e., somatosensory- evoked potential, SEP) because it represents the amount of sensory transmission and the early sensory processes (16–18). This was done when standing participants voluntarily shifted their body weight laterally toward one foot (hereafter named "active task"). The body weight shift is known to be initiated by exerting forces onto the supporting surface [e.g., (19)], which in turn stimulates the cutaneous receptors of the plantar sole. We compared the SEP recorded when the participants stood either on a biomimetic or a smooth surface (i.e., surfaces enhancing or impoverishing relevant tactile information, respectively). Indeed, a recent study showed faster and greater responses of the somatosensory cortex when the participants were resting upright on a translating biomimetic surface than on a smooth surface (20). We also measured the SEP in a passive task, where the participants were standing motionless and similar forces as in the active task were passively generated by translating the surfaces under the participants' feet (i.e., similar skin–surface contact interaction as in the active task). Since there was no voluntary movement of the participant that could have induced sensory suppression (at the time of the SEP measurement), this passive task allowed us to normalize, for both types of surfaces, the amount of sensory gating during the self-generated movement. In most of the studies, the SEP was found to be reduced by ∼55 to 70% with respect to the SEP measured in a "resting condition" [e.g., (3, 5, 7, 21)]. We expected that executing the voluntary body weight transfer on a biomimetic surface providing relevant tactile cues might suppress or at least lessen the sensory gating observed during movement execution.

Moreover, to move the whole body safely while standing, the brain must be informed about the body's position relative to the support surface prior to body motion (22–25). The foot sole's cutaneous receptors are thought to contribute to this information because, while the body is motionless, the foot sole undergoes pressure variations due to postural sways that stimulate the cutaneous receptors (26). For instance, Mouchnino et al. (5) [see also (27)] observed that the transmission of foot cutaneous inputs to the cortex (following electric stimulation of the foot sole) was facilitated during the preparation stage of a step movement (∼700 ms before motor execution) compared to a standing condition without step preparation. This sensory facilitation during the preparation of the upcoming stepping movement could contribute to building up an accurate representation of the body's position in space. We hypothesized that the biomimetic surface that enhances the stimulation of foot mechanoreceptors should increase the efficiency of the sensory processing during the preparation of the body weight shift. To test this hypothesis, we analyzed gamma event-related synchronization (ERS) during the preparation phase preceding the body weight transfer toward the supporting leg. Indeed, previous studies show that movement preparation is accompanied by an increased synchronization of cyclical fluctuations in neuronal excitability across populations of neurons over the sensorimotor cortex in the gamma bandwidth (30–50 Hz), before the start of the movement (28, 29). The current knowledge on the functional significance of gamma event-related synchronization (ERS) is largely related to the preparation of the movement characteristics [e.g., increased ERS was scaled with movement distance and peak velocity (29)]. However, converging lines of observations point to the critical role of gamma ERS to increase the efficiency of sensory processing during the movement preparation period. Indeed, Tatti et al. (29) found greater synchronization over the posterior regions known to integrate motor signals with proprioceptive and visual information (30–32), and Palmer et al.'s study (33) showed a relationship between increased gamma ERS and enhanced perception for the forthcoming force reproduction (i.e., fewer errors). Based on the abovementioned studies, we expected that participants who are preparing to shift their body weight to one leg will show greater gamma activity in the somatosensory and parietal cortices

when they are standing on a biomimetic surface compared to a smooth surface.

Materials and methods

Participants and task

Twenty-five participants (13 women) without any known neurological and motor disorders participated in the experiment (mean age 23 ± 2 years, mean weight 68 ± 12 kg). All participants gave their written informed consent to take part in this study, which conformed to the ethical standards set out in the Declaration of Helsinki and which was approved by the research ethics committee CERSTAPS (IRB00012476-2021-09-12-140).

Participants were requested to stand barefoot with their feet at a natural distance apart on different types of surfaces (see below), fixed in the middle of a movable force platform. They wore a safety harness attached to the ceiling. The feet's position was kept constant across the experimental session. We used a setup employed in previous studies for stimulating foot tactile afferents (34). The platform was positioned on two guide rails (Bosh Rexroth) with a ball-bearing system to reduce friction. The platform was held stationary by an electromagnet and could be translated to the right by deactivating the electromagnet. A cable attached to this platform (at the opposite side of the electromagnet) was connected at the other end to a pulley system with a load fixed to its extremity (Figure 1A). The load was adapted to the participants' weight, such that switching off the electromagnet allowed the platform to accelerate to the participants' right, without endangering their balance.

At the start of a trial, the participants looked at a fixation point which was positioned at the eye level, 2 m directly in front of them. They were asked to close their eyes upon receiving verbal instructions on the upcoming task and to remain still. The instruction indicated one of these three tasks: active (40 trials), passive (40 trials), and stationary (10 trials). The experimental session, therefore, included 90 trials which were randomly distributed.

During the active task, participants had to shift their body weight toward their right foot, while keeping both feet on the surface. This body weight shift was initiated by propulsive forces (vigorous pressure onto the ground) in the leftward direction (Figure 1B). The participants were instructed to perform their body movement ~2 s after receiving the instruction on the upcoming task. For the passive task, the electromagnet was deactivated ~2 s after this instruction. This released the platform which translated to the right of the participants, thereby triggering passive shear forces in the leftward direction. The participants were asked to remain upright during the translations. The stationary trials were used to analyze vibration and EEG signals (see below). During these trials, the participants had to remain still during 20 s.

To make the shear forces comparable between the active and passive tasks (Figure 1B), before the experimental session, we measured for each participant the lateral forces that were passively elicited by the platform translation in three trials. Afterward, we asked the participants to shift their body weight in a rapid and accurate manner to reproduce the same forces as those produced in these "passive" trials. The experimenter controlled for the potential difference (e.g., forces rise time and amplitude) between these forces. Verbal corrective instructions were provided to the participant if necessary. The participants needed ~3 to 10 trials to match the initial passive forces (i.e., those evoking the SEPs) in a satisfactory manner. During these trials, the participants were standing on the surface (i.e., biomimetic or smooth, see below for their description) on which they were standing at the start of their experimental session (see below). Note that this training session, which lasted ~3 min, unlikely altered the sensory gating [see (35), for evidence of unaltered SEP gating during repetitive practice]. The analyses showed that, for both types of surfaces, the amplitude of the shear forces exerted by participants on the platform in the active task was fairly similar to those recorded in the passive task (see Figure 2A). An ANOVA indicated that the peak shear forces

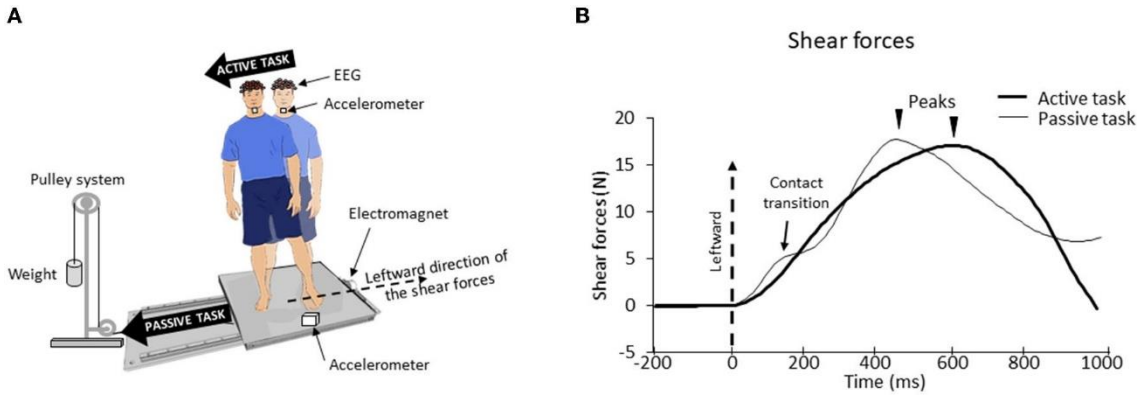


FIGURE 1

(A) Experimental setup. The participant stood barefoot on a force platform which, on deactivation of the electromagnet, would undergo a translation due to gravity loading. (B) Mean lateral forces for one representative participant for both surfaces (biomimetic, smooth) during active and passive tasks. The time 0 (vertical dotted line) corresponds to the onset of the shear forces change. For the passive task, the first peak force (here smoothed due to the average) corresponds to the maximal extensibility of the skin under the feet until the frictional force (i.e., shear force) can no longer resist the sliding leading to transient variations of the local strain distribution ("skin–surface contact transitions"). Afterward, a second force peak occurred, corresponding to a voluntary postural reaction.

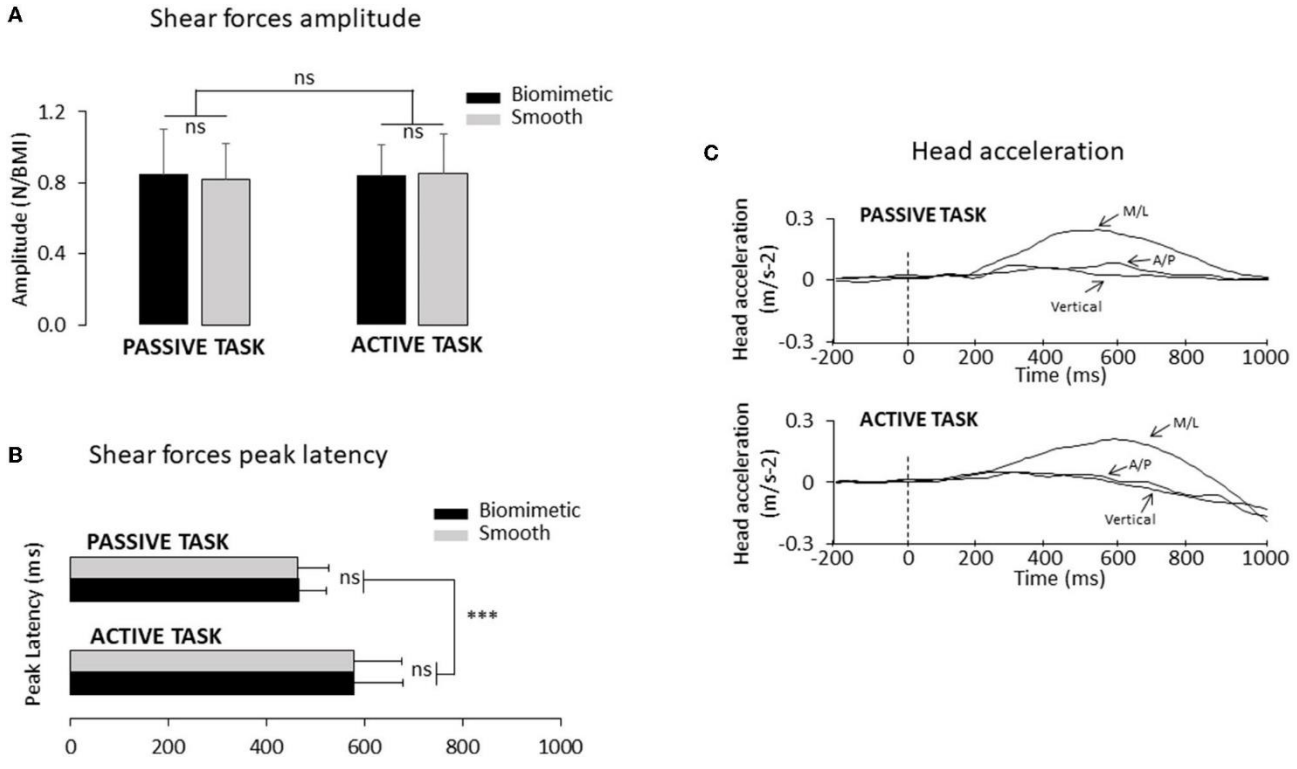


FIGURE 2

(A) Mean mediolateral forces amplitude normalized to the BMI for all participants ($n = 25$). Error bars represent standard deviation across participants ; ns, not significant. (B) Mean time to peak duration for all participants (***$p < 0.001$). (C) Mean head acceleration computed for one representative participant using the biomimetic and the smooth surfaces, in the passive task (top panel) and in the active task (bottom panel). *Three* axes of the head acceleration: M/L corresponds to the mediolateral axis, A/P corresponds to the anteroposterior axis, and vertical corresponds to the vertical axis. The time 0 (vertical dotted line) corresponds to the onset of the shear forces change.

were not significantly affected by the tasks ($F_{1,24} = 0.74$; $p = 0.40$) although the peak force was reached later for the active task (578 ± 98 ms) than for the passive task (465 ± 60 ms) (significant task effect, $F_{1,24} = 28.77$; $p = 1.7^{*}10^{-5}$, Figure 2B). Finally, neither the peak amplitudes ($F_{1,24} = 0.21$; $p = 0.65$) nor their latencies ($F_{1,24} = 1.19^{*}10^{-5}$; $p = 0.99$) were significantly affected by the type of surface on which the participants were standing.

Surfaces

Participants stood on two different surfaces which were glued onto the platform: a biomimetic surface and a smooth surface. These surfaces were created with a 3D printer (Ultimaker 2+) using biopolymer thermoplastic (polylactic acid, PLA). Three characteristics were selected to build the biomimetic surface: shape, spatial period, and depth of the ridges. Circular shapes were inspired by both the shape of the tactile receptors' fields that demonstrate a preferential skin strain axis and the orientation of this axis, which was not the same for all units (36, 37) and the circular forms of the dermatoglyphics (38). For instance, Scheibert et al. (39) showed that when scanning a surface with a fake finger, friction-induced vibrations (FIVs), whose characteristics depend not only on the surface texture but also on the fingerprints (40– 42), were amplified when the fake finger had the main geometrical characteristics of human fingerprints compared to when it had a smooth surface (i.e., no ridges). The power spectrum issued from the finger exploration showed an amplification of the signal around the frequency pertaining to the optimal sensitivity range of the Pacinian receptors [i.e., ranging between 100 and 300 Hz (43)].

The spatial period of the biomimetic surface corresponded to the distance between the center of adjacent receptive fields of the mechanoreceptors (43). Finally, the depth of the valley between the ridges was computed from what we know based on finger surface exploration (44, 45) and balance maintenance literature (22). A smooth surface, also printed in PLA but without any designed patterns, was used as a control surface.

Behavioral recordings and analyses

The ground reaction forces and moments were recorded with an AMTI force platform (60 × 120 cm, Advanced Mechanical Technology Inc., USA) at a sampling rate of 1,024 Hz and low pass filter (Butterworth 4th-order, 10 Hz cutoff frequency). In our study, the shear forces were analyzed only along the mediolateral (ML) axis as they were in the same direction as the platform translation and body weight transfer. The shear forces were normalized to each participant's body mass index (BMI) which takes into account both their height and their weight.

Head acceleration was recorded at a frequency of 1,024 Hz using a triaxial accelerometer (4630 Model: Measurement Specialties, USA) placed on the participants' chin. We measured the delay between the shear forces change onset and lateral head acceleration to verify if vestibular stimulation occurred well after the mechanoreceptor's stimulation. The vestibular stimulation threshold was defined when the lateral head acceleration exceeded $0.048\ m.s^{-2}$ [i.e., threshold for vestibular stimulation (46)]. We paid particular attention to the two other axes (i.e., vertical and anteroposterior axis) before the platform displacement to be sure that no head tilt occurred along these axes (Figure 2C).

Another accelerometer (PCB 352A24, PCB Piezotronics, Inc.) was glued with wax onto the participant's right first toenail to measure the friction-induced vibrations (FIV), i.e., the vibrations induced by the transient local phenomena (local sticking, sliding, and detachments) occurring at the skin–surface contact interface. Eight out of twenty-five participants were excluded from the accelerometric analyses due to noisy accelerometer signals. Providing information related to the frequencies and intensities of the foot vibration, this highly sensitive monoaxial accelerometer (sensitivity of 100 mV/g and measurement range of ±50 g peak) allows us to get an estimate of the stimulation of the tactile receptors of the foot sole. From the measurement of these FIVs, we computed the power spectral density (PSD). These power spectra describe the distribution of power into frequency components composing the signal and give information on the frequencies excited during the frictional contact interaction when the foot skin interacts with the surface. The sampling frequency of the acquisition system was 1,024 Hz with an average analysis time window of 183 ± 72 ms. One hundred twenty-eight samples were used for the calculation of the NFFT (i.e., a type of Fourier transform). The period considered was defined from the shear forces onset to the breakdown in the curve observed during the passive task (i.e., contact transition) as this period was considered to be at the origin of the response of the somatosensory cortex to the stimulation of the cutaneous receptors of the foot sole [see Figure 1B and (20)]. The same period was used for the active task even though no such breakdown was observed.

Data transmitted by the accelerometer fixed on the toenail could also include noise (e.g., electromagnet activation/deactivation) or contain signals that arose from vibrations that were not linked to the skin–surface interaction (friction of the platform on the ball-bearing system). To test for such possibilities, we ran a series of trials in which the participants stood on either the biomimetic or the smooth surface while the accelerometer was glued on either of the surfaces or directly on the platform. The signals were recorded when the platform was held stationary with the electromagnet and when it translated sideways. To translate the platform, we either used the activation/deactivation of the magnet (as in the main experiment) or manually held the platform (rather than using the electromagnet) before releasing it. This series of tests allowed us to isolate the vibrations that are generated by the experimental setup from those generated by skin–surface interaction. These tests showed that the ball-bearing system produced very negligible vibrations and that the vibrations recorded at the level of the biomimetic and smooth surfaces were very similar. However, a clear peak emerged at ∼100 Hz when using the deactivation of the electromagnet to trigger the platform translation (Figure 5C). This peak was absent during the stationary trials and when the translations were manually triggered. We conducted a t-test on the power of the peak (which is evoked only by the deactivation of the electromagnet) against a reference value of 100 Hz. This test revealed that the emerging peak of nearly 100 Hz is too closely related to the deactivation of the electromagnet because no significant difference appeared from the reference value ($t_{13} = 1.29$; $p = 0.22$). As a result, this peak has not been treated as a characteristic vibrational signature of the smooth surface. For each surface, we calculated a mean PSD of the 15 test trials. The time window for this analysis was similar to the one mentioned above, and it is the one that corresponds to the initial skin–surface interaction (20). Because the low frequencies, under 20 Hz, are mainly due to the macroscopic vibrations (overall motion) of the mechanical system composed by the platform and the participant's body, and because these low frequencies are far from the sensitive range of cutaneous receptors, we considered for the analyses the (20–500 Hz) bandwidth frequency vibrations propagating through tissues [see (14) for a review]. For example, Pacini endings (fast-adapting type II) are extremely sensitive to mechanical transient high-frequency vibrations (∼40–400 Hz), and Meissner endings (fast-adapting type I) are sensitive to dynamic skin deformation with a peak of response at ∼30–40 Hz.

For the FIV analyses, we normalized (with subtraction) the PSD measured in both the active and passive tasks with respect to the PSD measured in the stationary condition (i.e., no movement during 20 s). Furthermore, for the passive task, to eliminate the noise associated with the deactivation of the electromagnet, we subtracted, for each surface, the mean PSD which was calculated in the 15 test trials (see above).

Electrophysiological recordings and analyses

Electroencephalographic (EEG) activity was continuously recorded from 64 Ag/AgCl surface electrodes embedded in an elastic cap (BioSemi ActiveTwo system: BioSemi). Specific to the BioSemi system, "ground" electrodes were replaced by common mode sense (CMS) active and driven right leg (DRL) passive electrodes. The signals were pre-amplified at the electrode sites, post-amplified with DC amplifiers, and digitized at a sampling rate of 1,024 Hz (ActiView acquisition program). The signals of each electrode were referenced to the mean signal of all electrodes. Four Ag/AgCl electrodes placed near the outer canthus of each eye and under/over the left eye orbit allowed us to control blinks and horizontal and vertical eye movements. We primarily based our analyses on the P_1N_1 wave extracted from the SEP evoked by the tactile stimulation induced by the weight transfer (active task) or the platform translation (passive task). Consistent with studies on cortical potentials evoked by lower limb stimulation (23, 47), the SEPs were found to be maximal over the vertex (Cz electrode). The cortical SEP (P_1N_1) was obtained by averaging, for each participant, all synchronized epochs relative to the onset of the mechanical stimulus (i.e., shear force). For both the active and passive tasks, the stimulus onset was identified at the onset of the increase of the lateral shear forces (see Figure 1B). The average amplitude

computed 50 ms prior to this onset served as the baseline. The amplitude of P_1N_1 was measured from peak to peak, and its latency was assessed by measuring the P_1 latency.

The cortical sources were reconstructed using Brainstorm software [(48), freely available at http://neuroimage.usc.edu/brainstorm]. We employed the minimum-norm technique to resolve the inverse problem with unconstrained dipole orientations. The forward models were computed using a boundary element method [BEM, (49)] on the anatomical MRI Colin 27 high- resolution brain template (306,716 vertices) provided by the Montreal Neurological Institute (MNI). We opted for a model with three realistic layers (scalp, inner skull, and outer skull) which yields more accurate solutions compared to a simple three concentric sphere model (50). We used the trials of a stationary task in which the participants stood still as a baseline to compute the co-variance matrices.

Single-trial EEG data were transformed in the time–frequency domain using Morlet wavelet transforms. We used a 1 Hz central frequency [full width at half maximum (FWHM) $t_c = 3$ s], which offers a good compromise between temporal and spectral resolutions (51). The analyses of the time–frequency distribution were performed in the source space. For both types of surface, we computed the mean amplitude envelope (i.e., power) of gamma (mean 30–50 Hz, step: 1 Hz) bandwidth computed between −1 and 0 s [i.e., the planning phase of the body shift (52)]. The power was normalized with respect to the motionless baseline period (−4 to −2 s) and then averaged for each task. To control whether a change in gamma power observed between the biomimetic and the smooth surface conditions was related to the planning of the body weight transfer movement, the same analyses were performed in the passive task.

Statistics

The behavioral and EEG data were submitted to separate analyses of variance (ANOVA). A 2 × 2 ANOVA was used for mean comparisons of shear forces and SEP with the support surface (biomimetic, smooth) and task (active or passive) as intra-participant factors. Significant effects (statistical threshold of $p < 0.05$) were further analyzed using Tukey *post-hoc* tests. A paired *t*-test was used when necessary. We assessed the effect of the type of surface on the topography of the normalized gamma-band power (30–50 Hz) computed during the preparation phase of the body weight transfer [i.e., by contrasting the source of gamma-band power estimated in the biomimetic and smooth surface conditions (significance threshold $p < 0.05$, Bonferroni correction test for multiple corrections)].

Results

Effect of the surface on the preparation phase of the body weight transfer

Since the body weight transfer is prepared well in advance of its execution (52), we analyzed the cortical processing of sensory information over the 1,000-ms period preceding shear force production (Figure 3). The statistical cortical maps (Figure 3A) revealed significantly greater power (warm color) in gamma- band oscillations (30–50 Hz) in the primary somatosensory cortex (SI) and superior parietal lobule (SPL) when standing on the biomimetic than on the smooth surface. Greater activity of the extrastriate body area (EBA) in the occipital cortex (BA19, cold color) was observed when participants stood on the smooth surface. For comparison, the topography of gamma power was compared between the biomimetic and the smooth surface conditions in the passive task, which did not involve preparation for a body weight shift. For these analyses, we used the same time window as that used in the active task with respect to the onset of the shear forces, which were passively generated by the platform's translation in the passive task. The statistical source map did not reveal any significant difference between the gamma power computed in the biomimetic and smooth surfaces (Figure 3B).

Somatosensory potentials evoked by the feet/surface interaction

To assess whether the surface and/or the task altered the response of the somatosensory areas to plantar sole cutaneous stimulation, we compared the amplitude of the P1N1 between surfaces (i.e., biomimetic and smooth) and tasks (i.e., active and passive, Figure 4A). The ANOVA showed significant surface ($F_{1,24} = 67.47$, $p = 1.98^{*}10^{-8}$) and task ($F_{1,24} = 15.78$, $p = 5.7^{*}10^{-4}$) effects with no significant interaction between the surface and the task ($F_{1,24} = 1.83$, $p = 0.19$). The amplitude of the P_1N_1 was greater when standing on a biomimetic than on a smooth surface and greater in the passive than in the active tasks (Figure 4B). However, contrary to our predictions (i.e., less movement-related sensory gating for the biomimetic surface in the active task), the percentage of decrease of the SEP amplitude (i.e., gating) between the passive and the active tasks did not differ between the surfaces ($t_{24} = -1.76$; $p = 0.09$). On average, the overall movement-related sensory suppression was 61.4 ± 18%. The surface ($F_{1,24} = 19.86$, $p = 1.65^{*}10^{-4}$) and the task ($F_{1,24} = 24.16$, $p = 5.2^{*}10^{-5}$) had significant effects on P1 latency, but the ANOVA did not reveal significant task × surface interaction ($F_{1,24} = 0.002$, $p = 0.96$). The P1 latency was shorter when participants were standing on a biomimetic (125 ± 21 ms and 150 ± 18 ms for active and passive tasks, respectively) than when they were standing on a smooth surface (respectively, 135 ± 26 ms ; 160 ± 18 ms for active and passive tasks) (see Figure 4C).

We compared P1 latency and the time at which head acceleration reached the vestibular threshold during the translation to determine whether the vestibular inputs evoked by head acceleration could have been at the origin of early changes in brain activity (i.e., P1). Paired *t*-tests showed that P_1 latencies significantly preceded vestibular stimulation onset for both surfaces in the active and passive tasks (see Table 1). This indicates that the SEP was more likely evoked by tactile inputs originating from the skin–surface interaction than by vestibular inputs. Note that the participants complied with the instruction to remain still before the task-induced changes in the shear forces as attested by head accelerometric analyses (see Figure 2C).

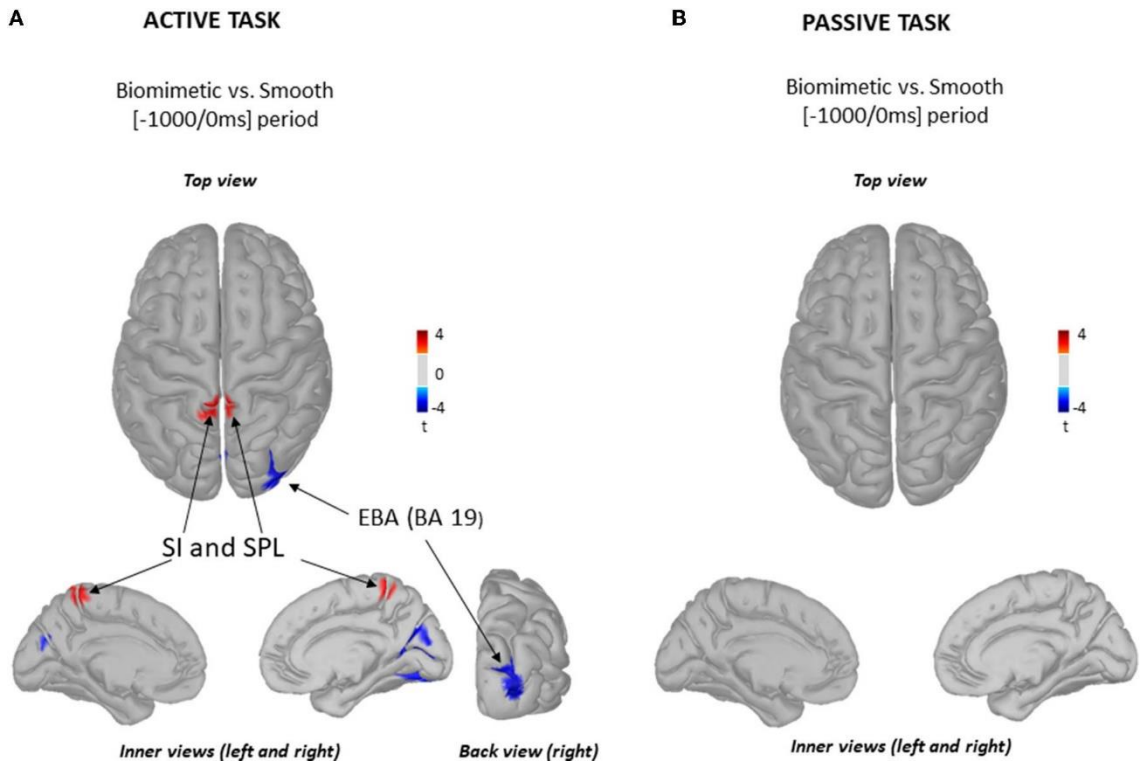


FIGURE 3

Source localization of gamma (30–50 Hz) frequency band oscillations. Statistical source localization maps for biomimetic vs. smooth contrast in the active task (A) and in the passive task (B). Significant *t*-values ($p < 0.05$, $n = 25$) of the source localization were shown for the primary somatosensory areas (SI), superior parietal lobule (SPL), and extrastriate body area (EBA) during the time window from −1,000 ms to the onset of the mediolateral shear forces. Sources are projected on a cortical template (MNI's Colin 27). For each contrast, we display the top, left, and right inner cortical views. The back view of the right hemisphere for biomimetic vs. smooth contrast is displayed solely for the active task (A).

In addition to the movement-related sensory gating, the smaller SEP amplitude observed for the active task relative to the passive task could partly stem from the weaker feet- surface interaction. The impulse (i.e., the integral of the shear force over a time interval) was analyzed over a short 100- ms period (starting from the onset of the lateral shear forces change) prior to P1 SEP for all participants, surfaces, and tasks. The results showed that it was significantly more vigorous for the passive task ($F_{1,24} = 244$; $p = 4.43^{*}10^{-14}$) than for the active task, but the ANOVA did not reveal a significant surface effect ($F_{1,24} = 1.47$; $p = 0.23$). The ANOVA revealed that the interaction task x surface just reached the conventional level of significance ($F_{1,24} = 4.57$; $p = 0.04$). However, Tukey's pairwise comparisons failed to explain this marginal global reciprocal influence of task and surface factors [see (53) for a discussion on this issue].

The vibrations arising from the feet–surface interaction were also investigated to get an estimate of the cutaneous stimulation during the active and passive tasks, in both the biomimetic and smooth surface conditions. In the active task, no characteristic vibration signature emerged, the mean PSD being close to 0 in all frequencies for both tested surfaces (Figure 5A). In the passive task, however, clear and pronounced PSD peaks were observed at ∼200 and ∼300 Hz for most participants with the biomimetic surface (see Figure 5B). Several participants also showed PSD peaks at these frequencies with the smooth surface, but with markedly less power (see Figure 5C). These results suggest greater stimulation of vibratory-sensitive mechanoreceptors in the passive than in the active task. To determine whether the PSD significantly differed, in the passive task, between the biomimetic and smooth surfaces, we submitted to separate *t*-tests the maximal PSD values computed for each participant and surface, between 190 and 230 Hz (referred as 200 Hz frequency) and between 290 and 330 Hz (referred as 300 Hz frequency). The results from these *t*-tests showed that the PSD was significantly greater for the biomimetic than for the smooth surface conditions at both 200 Hz ($t_{16} = 3.06$; $p = 0.007$) and 300 Hz ($t_{16} = 3.46$; $p = 0.003$).

Discussion

The aim of this study was to determine whether the well-known movement-related sensory suppression during self- generated motor actions is partly alleviated when foot cutaneous stimulation is shaped to be relevant for balance control [e.g., FIV that enhances subcutaneous stress vibrations in a way that facilitates their processing by the Pacinian corpuscles channel (54)]. Designed with a texture inspired by the characteristics of human mechanoreceptors and dermatoglyphics (i.e., toeprints), the biomimetic surface used in the present study has been found to enhance the cortical processing of foot cutaneous information and to decrease standing task difficulty as compared to a smooth surface

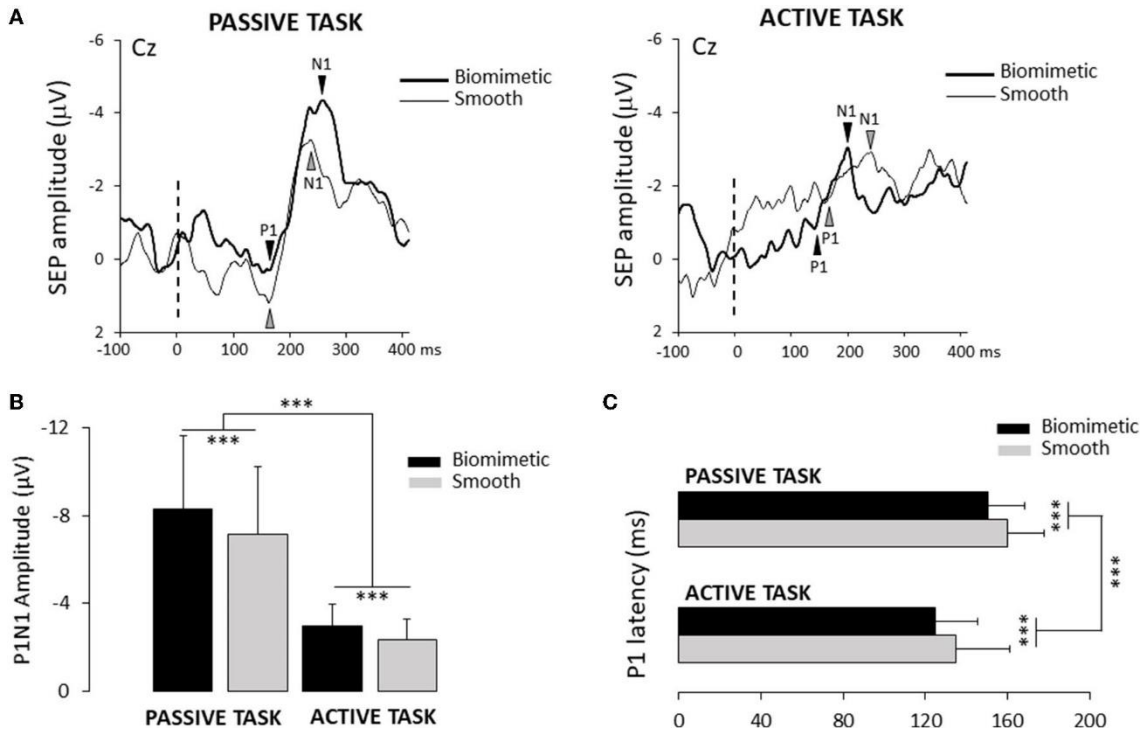


FIGURE 4

(A) Average of one participant of the SEP recorded over the Cz electrode for the two surfaces (biomimetic and smooth) and two tasks (passive and active). The broken line indicated the onset of the leftwards shear force. (B) Mean amplitude of the average P1N1 SEP on the two surfaces (biomimetic and smooth) and two tasks (passive and active). Error bars represent standard deviation across participants, ***$p < 0.001$. (C) Mean P1 latency for all participants. Error bars represent standard deviation across participants, ***$p < 0.001$.

TABLE 1 Mean latencies of all participants ($n = 25$) and standard deviation across participants (SD) for P_1, N_1 and the time when the head reached the vestibular threshold as a function of the tasks and surfaces on which participants were standing.

Biomimetic				Smooth			
Vestibular threshold							
Passive task		Active task		Passive task		Active task	
248 ms (±34)		167 ms (±59)		233 ms (±23)		163 ms (±58)	
P1	**N1**	**P1**	**N1**	**P1**	**N1**	**P1**	**N1**
150 ± 18 ms	211 ± 24 ms	125 ± 21 ms	168 ± 33 ms	160 ± 18 ms	215 ± 22 ms	135 ± 26 ms	167 ± 33 ms
T-test							
$t = 17.75$; $p < 0.001$	$t = 5.14$; $p < 0.001$	$t = 3.37$; $p = 0.003$	$t = -0.09$; $p = 0.92$	$t = 15.45$; $p < 0.001$	$t = 4.94$; $p < 0.001$	$t = 2.07$; $p = 0.04$	$t = -0.28$; $p = 0.78$

The paired *t*-test corresponds to the comparison between P_1 or N_1 and the vestibular threshold.

(20). In Sutter et al.'s study (20), foot receptors were stimulated by translating the supporting surface on which the participants were standing motionless. The same task was used here as a baseline for controlling for the movement-related sensory suppression when the cutaneous stimulation was evoked by a voluntary body weight shift (i.e., self-generated motor action) while the participants were standing on either a smooth or a biomimetic surface.

Contrary to our predictions, when executing a body weight transfer on a biomimetic surface, the well-known movement-related gating of somatosensory information was not alleviated as shown in other studies when information is relevant to the behavior (12, 55–58). For both surfaces, the sensory suppression led to a 60% reduction when compared to the SEP amplitude measured in the passive task. This sensory gating is then comparable to the sensory gating observed during electric stimulation of the tibial nerve during walking [as compared to standing, e.g., 64–69% in (3)].

Although the amount of sensory suppression was similar between the surface textures when participants performed a voluntary weight shift, the SEP amplitude remained greater when standing on the biomimetic surface in both active and passive tasks. The greater amplitude of the SEP suggests augmented stimulus intensities for activating somatosensory cortical responses. Unexpectedly, the biomimetic surface resulted in greater FIV only in the passive task wherein two pronounced

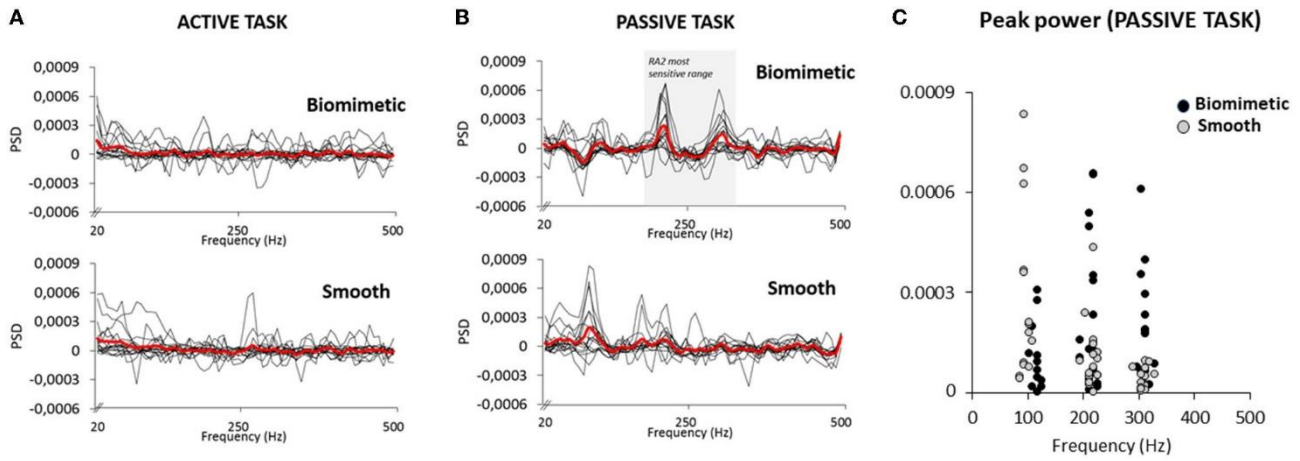


FIGURE 5

Power spectral density (PSD) of the accelerometer signal for 17 participants in active task (A) and the passive task (B). The thick red lines represent the averaged PSD of all participants. The shaded area (B top panel) corresponds to the RA 2 (i.e., Pacinian corpuscles) most sensitive range. (C) Peak PSD for all participants exhibited at their own frequency in the passive task. Note that the peak observed around 100 Hz was likely due to the deactivation of the electromagnet to trigger the platform translation.

PSD peaks were observed at ~200 and ~300 Hz. These frequency peaks have been observed by Scheibert et al. (39) when sliding a fake finger with ridges on a surface, but not when sliding a smooth fake finger. Based on the microneurography literature, these frequencies targeted the preferred frequencies of Pacini skin mechanoreceptors responses. Indeed, the Pacini corpuscles (RA2) respond to mechanical transitions and vibrations with the highest sensitivity around 300 Hz (59) and respond to very small skin motion (≈10 nanometers) at 200 Hz (60).

While the greater SEP observed in the active task when standing on a biomimetic surface could not be explained by an increase in skin vibrations, the augmented contribution of other peripheral stimuli with this surface cannot be dismissed [e.g., lateral skin stretch stimulating slow-adapting type II, (41)]. Indeed, the biomimetic surface with circular patterns, similar to finger- or toeprints, could enhance the encoding of variations in the skin strain distributions, thanks to the multidirectional deformation of the skin in contact with the ridges of the biomimetic surface. This has been observed by Prevost et al. (54) when the fingerprints are oriented perpendicular to the scanning direction. A spatially variable distribution of the stress–strain fields in the skin, following the surface ridges along the overall spatial directions, could also increase the detectability of its variation and provide additional information on the directionality of the causes (e.g., direction of platform/body motion). In the passive task, the shear stresses between skin and surface were directly generated by the tangential rigid motion of the platform, inducing local sliding (i.e., relative motion) between skin and surface asperities, which are at the origin of FIV. Inversely, in the active task, the load was applied by the weight redistribution operated by the participant, without a direct tangential relative displacement between the foot sole and the platform (i.e., lower impulse for the shear force), explaining the FIV's low-frequency content.

The fact that the sensory gating was not alleviated in the active task may also suggest that the biomimetic surface enhanced the sensory processing at an earlier stage, i.e., during the preparation period of the body weight shift. Indeed, previous studies have shown that somatosensory information from the lower limb is crucial for shaping, before their execution, the postural adjustments (i.e., shear forces) responsible for initiating the body weight shift (22, 24, 25). This sensory information is thought to have less importance after the postural adjustment onset (24). In line with this interpretation, we observed increased gamma rhythms in somatosensory and SPL areas during the preparation period of the body shift when the participants stood on the biomimetic surface. An increase in gamma power reflects cortical activation (61, 62). Our spectral analyses of the EEG activity, therefore, corroborate the results of previous studies supporting the idea that gamma oscillations correlate better with movement preparation than with movement execution (61, 63–65). This was also confirmed in the present study by the absence of surface-modulation of gamma activity in the passive task, wherein no movement was prepared. It should be noted that the translation of the supporting surface evoked a postural reaction (on average 126 ± 15 ms after the platform started to move) that helped the participants keeping their center of mass within their base of support (66, 67). The fact that we did not observe increased gamma power when the participants stood on the biomimetic surface in the passive task despite the presence of self-generated movements (as in the active task), albeit without a preparation period, rules out the possibility that the gamma modulation observed in the biomimetic/active condition was linked to movement execution *per se*.

A striking result of the present study is that the amplitude of the gamma activity was spatially modulated as a function of the supporting surface during the preparation period. A topographical gamma expression over centroparietal regions (SI and SPL) was observed when standing on a biomimetic surface, whereas it was observed over occipitotemporal areas (EBA) with the smooth surface. Overall, these results suggest that gamma- band oscillations play an important functional role in differentially

processing tactile stimuli from the foot soles. The increased power of gamma oscillations in SI and SPL for the biomimetic surface is consistent with the hypothesis that gamma may modulate the gain of incoming tactile information in preparation for the upcoming execution of the body weight transfer. Supporting this interpretation, Palmer et al. (33) showed a high correlation between an increase gamma ERS during the preparation period and increased accuracy of upcoming tactile perception during a force-matching paradigm. Interestingly, this interpretation is also supported by studies showing that gamma-band synchronization can promote the transfer of relevant information between different regions of the cortex (68, 69). The increased gamma activity observed over S1 and SPL cortical areas accounts for this possibility as both cortical areas receive tactile afferents. Indeed, the somatosensory nature of these two areas has been suggested by neuroanatomical studies (70–72). Interestingly, the different nuclei of the "somatosensory thalamus", conveying tactile afferents from the periphery to cortical areas, project in different combinations and with different densities directly to the postcentral somatosensory areas 3b, 1, or 5 (part of the SPL) which respond to cutaneous stimuli (72). Area 5, which is traditionally considered to be a high-order area positioned after the information process in areas 3b and 1, was identified by Impieri et al. (71) to have direct projections from nuclei composing the "sensory thalamus" and to receive strong afferences from the distal part of the limb (in particular the legs). Based on electrophysiological and neuroanatomical studies, gamma activity in both S1 and SPL could constitute the neural underpinning of the facilitation process of relevant tactile information on foot skin–surface interaction during the preparation period of motor execution. By contrast, when the relevance of tactile cues decreases as when participants stood on the smooth surface, the EBA was engaged, likely to estimate the current state of the body in space, a necessary requirement for specifying a motor plan (73). The localization of gamma activity over the EBA points to a visual representation of body and limb position in space (74, 75) probably used when there is low confidence in relying on sensory cues (here, irrelevant cutaneous inputs).

Data availability statement

The raw data supporting the conclusions of this article will be made available by the authors, without undue reservation.

Ethics statement

The studies involving human participants were reviewed and approved by Research Ethics Committee CERSTAPS (IRB00012476-2021-09-12-140). The patients/participants provided their written informed consent to participate in this study.

Author contributions

CS conceived the idea, designed the method, performed experiments, analyzed the data, and wrote the manuscript. AM conceived the idea, designed the method, and contributed to data acquisition. LF, FM, and JB contributed to the analysis, interpretation of data, and the writing and critical revision of the study. LM conceived the idea and contributed to data acquisition, the analysis, interpretation of data, and the writing and critical revision of the study. All authors contributed to the article and approved the submitted version.

Funding

This study was supported by the project COMTACT (ANR 2020-CE28-0010-03) and funded by the French Agence Nationale de la Recherche (ANR).

Acknowledgments

We thank Franck Buloup for developing the software Docometre, used for data acquisition, Marcel Kaszap for developing the software Analyse, used for data processing.

Conflict of interest

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

Publisher's note

All claims expressed in this article are solely those of the authors and do not necessarily represent those of their affiliated organizations, or those of the publisher, the editors and the reviewers. Any product that may be evaluated in this article, or claim that may be made by its manufacturer, is not guaranteed or endorsed by the publisher.

References

1. Chapin JK, Woodward DJ. Somatic sensory transmission to the cortex during movement: gating of single cell responses to touch. *Exp Neurol.* (1982) 78:654–69. doi: 10.1016/0014-4886(82)90082-6

2. Bolton DAE, McIlroy WE, Richard Staines W. The impact of light fingertip touch on haptic cortical processing during a standing balance task. *Exp Brain Res.* (2011) 212:279–91. doi: 10.1007/s00221-011-2728-6

3. Duysens J, Tax AAM, Nawijn S, Berger W, Prokop T, Altenmüller E. Gating of sensation and evoked potentials following foot stimulation during human gait. *Exp Brain Res.* (1995) 105:423–31. doi: 10.1007/BF00233042

4. Fabre M, Antoine M, Robitaille MG, Ribot-Ciscar E, Ackerley R, Aimonetti J-M, et al. Large postural sways prevent foot tactile information from fading: neurophysiological evidence. *Cereb Cortex Commun.* (2021) 2:1–10. doi: 10.1093/texcom/tgaa094

5. Mouchnino L, Fontan A, Tandonnet C, Perrier J, Saradjian AH, Blouin J, et al. Facilitation of cutaneous inputs during the planning phase of gait initiation. *J Neurophysiol.* (2015) 114:301–8. doi: 10.1152/jn.00668.2014

6. Chapman CE, Bushnell MC, Miron D, Duncan GH, Lund JP. Sensory perception during movement in man. *Exp Brain Res.* (1987) 68:516–24. doi: 10.1007/BF00249795

7. Seki K, Perlmutter SI, Fetz EE. Sensory input to primate spinal cord is presynaptically inhibited during voluntary movement. *Nat Neurosci.* (2003) 6:1309–16. doi: 10.1038/nn1154

8. Haggard P, Whitford B. Supplementary motor area provides an efferent signal for sensory suppression. *Cogn Brain Res.* (2004) 19:52– 8. doi: 10.1016/j.cogbrainres.2003.10.018

9. Wolpert DM, Ghahramani Z, Jordan MI. An internal model for sensorimotor integration. *Science.* (1995) 269:1880–2. doi: 10.1126/science.7569931

10. Miall RC, Wolpert DM. Forward models for physiological motor control. *Neural Netw.* (1996) 9:1265–79. doi: 10.1016/S0893-6080(96)00035-4

11. Blouin J, Saradjian AH, Lebar N, Guillaume A, Mouchnino L. Opposed optimal strategies of weighting somatosensory inputs for planning reaching movements toward visual and proprioceptive targets. *J Neurophysiol.* (2014) 112:2290– 301. doi: 10.1152/jn.00857.2013

12. Confais J, Kim G, Tomatsu S, Takei T, Seki K. Nerve-specific input modulation to spinal neurons during a motor task in the monkey. *J Neurosci.* (2017) 37:2612– 26. doi: 10.1523/JNEUROSCI.2561-16.2017

13. Cybulska-Klosowicz A, Meftah E-M, Raby M, Lemieux M-L, Chapman CE. A critical speed for gating of tactile detection during voluntary movement. *Exp Brain Res.* (2011) 210:291–301. doi: 10.1007/s00221-011-2632-0

14. Johansson RS, Flanagan JR. Coding and use of tactile signals from the fingertips in object manipulation tasks. *Nat Rev Neurosci.* (2009) 10:345–59. doi: 10.1038/nrn2621

15. Lederman SJ, Klatzky RL. Haptic perception: a tutorial. *Atten Percept Psychophys.* (2009) 71:1439–59. doi: 10.3758/APP.71.7.1439

16. Desmedt JE, Robertson D. Differential enhancement of early and late components of the cerebral somatosensory evoked potentials during forced-paced cognitive tasks in man. *J Physiol.* (1977) 271:761– 82. doi: 10.1113/jphysiol.1977.sp012025

17. Hämäläinen H, Kekoni J, SSMA M, Reinikainen K, Näätänen R. Human somatosensory evoked potentials to mechanical pulses and vibration: contributions of SI and SII somatosensory cortices to P50 and P100 components. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol.* (1990) 75:13–21. doi: 10.1016/0013-4694(90)90148-D

18. Lin Y-Y, Shih Y-H, Chen J-T, Hsieh J-C, Yeh T-C, Liao K-K, et al. Differential effects of stimulus intensity on peripheral and neuromagnetic cortical responses to median nerve stimulation. *Neuroimage.* (2003) 20:909–17. doi: 10.1016/S1053-8119(03)00387-2

19. Mouchnino L, Aurenty R, Massion J, Pedotti A. Coordination between equilibrium and head-trunk orientation during leg movement: a new strategy build up by training. *J Neurophysiol.* (1992) 67:1587–98. doi: 10.1152/jn.1992.67.6.1587

20. Sutter C, Fabre M, Massi F, Blouin J, Mouchnino L. When mechanical engineering inspired from physiology improves postural-related somatosensory processes. *bioRxiv* (2022). doi: 10.1101/2022.07.20.500443

21. Bernier P-M, Burle B, Vidal F, Hasbroucq T, Blouin J. Direct evidence for cortical suppression of somatosensory afferents during visuomotor adaptation. *Cerebral Cortex.* (2009) 19:2106–13. doi: 10.1093/cercor/bhn233

22. Mouchnino L, Blouin J. When standing on a moving support, cutaneous inputs provide sufficient information to plan the anticipatory postural adjustments for gait initiation. *PLoS ONE.* (2013) 8:e0055081. doi: 10.1371/journal.pone.0055081

23. Saradjian AH, Tremblay L, Perrier J, Blouin J, Mouchnino L. Cortical facilitation of proprioceptive inputs related to gravitational balance constraints during step preparation. *J Neurophysiol.* (2013) 110:397–407. doi: 10.1152/jn.00905.2012

24. Timmann D, Horak F. Perturbed step initiation in cerebellar subjects: 2. Modification of anticipatory postural adjustments. *Exp Brain Res.* (2001) 141:110–20. doi: 10.1007/s002210100858

25. Timmann D, Horak FB. Perturbed step initiation in cerebellar subjects. *Experimental Brain Research.* (1998) 119:73–84. doi: 10.1007/s002210050321

26. Morasso PG, Schieppati M. Can muscle stiffness alone stabilize upright standing? *J Neurophysiol.* (1999) 82:1622–6. doi: 10.1152/jn.1999.82.3.1622

27. Fabre M, Chavet P, Fornerone T, Juan B, Abossolo O, Pardo F, et al. Somatosensory cortical facilitation during step preparation restored by an improved body representation in obese patients. *Gait Post.* (2020) 80:246–52. doi: 10.1016/j.gaitpost.2020.06.002

28. Gunduz A, Brunner P, Sharma M, Leuthardt EC, Ritaccio AL, Pesaran B, et al. Differential roles of high gamma and local motor potentials for movement preparation and execution. *Brain Comp Interfaces.* (2016) 3:88– 102. doi: 10.1080/2326263X.2016.1179087

29. Tatti E, Ferraioli F, Cacciola A, Chan C, Quartarone A, Ghilardi MF. Modulation of gamma spectral amplitude and connectivity during reaching predicts peak velocity and movement duration. *Front Neurosci.* (2022) 16:836703. doi: 10.3389/fnins.2022.836703

30. Bernier P-M, Grafton ST. Human posterior parietal cortex flexibly determines reference frames for reaching based on sensory context. *Neuron.* (2010) 68:776– 88. doi: 10.1016/j.neuron.2010.11.002

31. Mountcastle VB, Lynch JC, Georgopoulos A, Sakata H, Acuna C. Posterior parietal association cortex of the monkey: command functions for operations within extrapersonal space. *J Neurophysiol.* (1975) 38:871–908. doi: 10.1152/jn.1975.38.4.871

32. Wolpert DM, Goodbody SJ, Husain M. Maintaining internal representations: the role of the human superior parietal lobe. *Nat Neurosci.* (1998) 1:529– 33. doi: 10.1038/2245

33. Palmer CE, Davare M, Kilner JM. Physiological and perceptual sensory attenuation have different underlying neurophysiological correlates. *J Neurosci.* (2016) 36:10803–12. doi: 10.1523/JNEUROSCI.1694-16.2016

34. Saradjian AH, Teasdale N, Blouin J, Mouchnino L. Independent early and late sensory processes for proprioceptive integration when planning a step. *Cerebral Cortex.* (2019) 29:2353–65. doi: 10.1093/cercor/bhy104

35. Akaiwa M, Matsuda Y, Saito H, Shibata E, Sasaki T, Sugawara K. Effects of repetitive practice of motor tasks on somatosensory gating. *Front Hum Neurosci.* (2023) 17:1131986. doi: 10.3389/fnhum.2023.1131986

36. Kennedy PM, Inglis JT. Distribution and behaviour of glabrous cutaneous receptors in the human foot sole. *J Physiol.* (2002) 538:995– 1002. doi: 10.1113/jphysiol.2001.013087

37. Valbo AB, Olausson H, Wessberg J, Kakuda N. Receptive field characteristics of tactile units with myelinated afferents in hairy skin of human subjects. *J Physiol.* (1995) 483:783–95. doi: 10.1113/jphysiol.1995.sp020622

38. Cummins H, Midlo C. Palmar and plantar epidermal ridge configurations (dermatoglyphics) in European-Americans. *Am J Phys Anthropol.* (1926) 9:471– 502. doi: 10.1002/ajpa.1330090422

39. Scheibert J, Leurent S, Prevost A, Debregeas G. The role of fingerprints in the coding of tactile information probed with a biomimetic sensor. *Science.* (2009) 323:1503–6. doi: 10.1126/science.1166467

40. Dacleu Ndengue J, Cesini I, Faucheu J, Chatelet E, Zahouani H, Delafosse D, et al. Tactile perception and friction-induced vibrations: discrimination of similarly patterned wood-like surfaces. *IEEE Trans Haptics.* (2017) 10:409– 17. doi: 10.1109/TOH.2016.2643662

41. Fagiani R, Massi F, Chatelet E, Berthier Y, Sestieri A. Experimental analysis of friction-induced vibrations at the finger contact surface. *Proc Inst Mech Eng Part J.* (2010) 224:1027–35. doi: 10.1243/13506501JET722

42. Felicetti L, Chatelet E, Latour A, Cornuault P-H, Massi F. Tactile rendering of textures by an electro-active polymer piezoelectric device: mimicking friction-induced vibrations. *Biotribology.* (2022) 31:100211. doi: 10.1016/j.biotri.2022.100211

43. Johansson RS, Vallbo ÅB. Tactile sensory coding in the glabrous skin of the human hand. *Trends Neurosci.* (1983) 6:27–32. doi: 10.1016/0166-2236(83) 90011-5

44. Camillieri B, Bueno M-A, Juan B, Lemaire-Semail B, Mouchnino L, Fabre M. From finger friction and induced vibrations to brain activation: Tactile comparison between real and virtual textile fabrics. *Tribol Int.* (2018) 126:283– 96. doi: 10.1016/j.triboint.2018.05.031

45. Peyre K, Tourlonias M, Bueno M-A, Rossi R. Conception d'un doigt artificiel à fibre optique polymérique pour application du toucher de surface textile. *23eme Congres Francais de Mecanique* (2017).

46. Gianna C, Heimbrand S, Gresty M. Thresholds for detection of motion direction during passive lateral whole-body acceleration in normal subjects and patients with bilateral loss of labyrinthine function. *Brain Res Bull.* (1996) 40:443– 7. doi: 10.1016/0361-9230(96)00140-2

47. Altenmüller E, Berger W, Prokop T, Trippel M, Dietz V. Modulation of sural nerve somatosensory evoked potentials during stance and different phases of the step-cycle. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol.* (1995) 96:516– 25. doi: 10.1016/0013-4694(95)00093-E

48. Tadel F, Baillet S, Mosher JC, Pantazis D, Leahy RM. Brainstorm: a user- friendly application for MEG/EEG Analysis. *Comput Intell Neurosci.* (2011) 2011:1– 13. doi: 10.1155/2011/879716

49. Gramfort A, Papadopoulo T, Olivi E, Clerc M. OpenMEEG: opensource software for quasistatic bioelectromagnetics. *BioMed Eng OnLine.* (2010) 9:45. doi: 10.1186/1475-925X-9-45

50. Sohrabpour A, Yunfeng L, Bin H. Estimating underlying neuronal activity from EEG using an iterative sparse technique. *Annu Int Conf IEEE Eng Med Biol Soc* (2015) 634–637. doi: 10.1109/EMBC.2015.7318442

51. Allen DP, MacKinnon CD. Time-frequency analysis of movement-related spectral power in EEG during repetitive movements: a comparison of methods. *J Neurosci Methods.* (2010) 186:107–15. doi: 10.1016/j.jneumeth.2009.10.022

52. MacKinnon CD, Bissig D, Chiusano J, Miller E, Rudnick L, Jager C, et al. Preparation of anticipatory postural adjustments prior to stepping. *J Neurophysiol.* (2007) 97:4368–79. doi: 10.1152/jn.01136.2006

53. Garofalo S, Giovagnoli S, Orsoni M, Starita F, Benassi M. Interaction effect: are you doing the right thing? *PLoS ONE.* (2022) 17:1–19. doi: 10.1371/journal.pone.0271668

54. Prevost A, Scheibert J, Debrégeas G. Effect of fingerprints orientation on skin vibrations during tactile exploration of textured surfaces. *Commun Integr Biol.* (2009) 2:422–4. doi: 10.4161/cib.2.5.9052

55. Fink AJP, Croce KR, Huang ZJ, Abbott LF, Jessell TM, Azim E. Presynaptic inhibition of spinal sensory feedback ensures smooth movement. *Nature.* (2014) 509:43–8. doi: 10.1038/nature13276

56. Gilbert CD, Sigman M. Brain states: top-down influences in sensory processing. *Neuron.* (2007) 54:677–96. doi: 10.1016/j.neuron.2007.05.019

57. Lee S, Carvell GE, Simons DJ. Motor modulation of afferent somatosensory circuits. *Nat Neurosci.* (2008) 11:1430–8. doi: 10.1038/nn.2227

58. Staines WR, Brooke JD, McIlroy WE. Task-relevant selective modulation of somatosensory afferent paths from the lower limb. *NeuroReport.* (2000) 11:1713– 9. doi: 10.1097/00001756-200006050-00024

59. Bolanowski SJ, Gescheider GA, Verrillo RT, Checkosky CM. Four channels mediate the mechanical aspects of touch. *J Acoust Soc Am.* (1988) 84:1680– 94. doi: 10.1121/1.397184

60. Brisben AJ, Hsiao SS, Johnson KO. Detection of vibration transmitted through an object grasped in the hand. *J Neurophysiol.* (1999) 81:1548– 58. doi: 10.1152/jn.1999.81.4.1548

61. Pfurtscheller G, Neuper C, Kalcher J. 40-Hz oscillations during motor behavior in man. *Neurosci Lett.* (1993) 164:179–82. doi: 10.1016/0304-3940(93)90886-P

62. Spydell JD, Ford MR, Sheer DE. Task dependent cerebral lateralization of the 40 hertz EEG rhythm. *Psychophysiology.* (1979) 16:347–50. doi: 10.1111/j.1469-8986.1979.tb01474.x

63. Donoghue JP, Sanes JN, Hatsopoulos NG, Gaál G. Neural discharge and local field potential oscillations in primate motor cortex during voluntary movements. *J Neurophysiol.* (1998) 79:159–73. doi: 10.1152/jn.1998.79.1.159

64. Pfurtscheller G, Neuper C. Simultaneous EEG 10 Hz desynchronization and 40 Hz synchronization during finger movements. *Neuroreport.* (1992) 3:1057– 60. doi: 10.1097/00001756-199212000-00006

65. Sanes JN, Donoghue JP. Oscillations in local field potentials of the primate motor cortex during voluntary movement. *Proc Natl Acad Sci USA.* (1993) 90:4470– 4. doi: 10.1073/pnas.90.10.4470

66. Horak FB, Henry SM, Shumway-Cook A. Postural perturbations: new insights for treatment of balance disorders. *Phys Ther.* (1997) 77:517–33. doi: 10.1093/ptj/77.5.517

67. Nashner LM, Cordo PJ. Relation of automatic postural responses and reaction-time voluntary movements of human leg muscles. *Exp Brain Res.* (1981) 43:395– 405. doi: 10.1007/BF00238382

68. Engel AK, Senkowski D, Schneider TR. Multisensory integration through neural coherence. In: Murray MM, Wallace MT, editors. *The Neural Bases of Multisensory Processes*. Boca Raton, FL: CRC Press/Taylor et Francis (2012). Available online at: http://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK92855/ (accessed February 13, 2023).

69. Tallon-Baudry C, Bertrand O. Oscillatory gamma activity in humans and its role in object representation Catherine Tallon-Baudry and Olivier Bertrand. *Trends Cogn Sci.* (1999) 3:151–62. doi:10.1016/S1364-6613(99)01299-1

70. Chung JM, Lee KH, Surmeier DJ, Sorkin LS, Kim J, Willis WD. Response characteristics of neurons in the ventral posterior lateral nucleus of the monkey thalamus. *J Neurophysiol.* (1986) 56:370–90. doi: 10.1152/jn.1986.56.2.370

71. Impieri D, Gamberini M, Passarelli L, Rosa MGP, Galletti C. Thalamo-cortical projections to the macaque superior parietal lobule areas PEc and PE. *J Comp Neurol.* (2018) 526:1041–56. doi: 10.1002/cne.24389

72. Padberg J, Cerkevich C, Engle J, Rajan AT, Recanzone G, Kaas J, et al. Thalamocortical connections of parietal somatosensory cortical fields in Macaque monkeys are highly divergent and convergent. *Cerebral Cortex.* (2009) 19:2038–64. doi: 10.1093/cercor/bhn229

73. Shadmehr R, Krakauer JW. A computational neuroanatomy for motor control. *Exp Brain Res.* (2008) 185:359–81. doi: 10.1007/s00221-008-1280-5

74. Astafiev SV, Stanley CM, Shulman GL, Corbetta M. Extrastriate body area in human occipital cortex responds to the performance of motor actions. *Nat Neurosci.* (2004) 7:542–8. doi: 10.1038/nn1241

75. Urgesi C, Candidi M, Ionta S, Aglioti SM. Representation of body identity and body actions in extrastriate body area and ventral premotor cortex. *Nat Neurosci.* (2007) 10:30–1. doi: 10.1038/nn1815

Etude 3

La dernière étude s'est penchée sur un intermédiaire entre un mouvement passif (étude 1) et un mouvement actif (étude 2) en utilisant un modèle d'imagerie motrice, pendant lequel les participants ont reçu un retour tactile correspondant à la tâche qu'ils imaginaient.

Les analogies fonctionnelles et computationnelles entre l'exécution d'un mouvement réel et l'imagerie motrice sont maintenant bien établies. Une question émergente concerne à présent la possibilité de potentialiser l'imagerie motrice grâce à des stimulations externes. La majorité des études réalisées en ce sens se sont pour le moment intéressé plus largement à la restitution de la composante motrice du mouvement, en utilisant par exemple des stimulations électriques (Kaneko et al., 2014). Mais de manière surprenante, la plupart de ces études ont ignoré la composante sensorielle, en particulier le rôle des **réafférences sensorielles pendant le mouvement**. Ces réafférences sont pourtant essentielles à la perception et également à la mise à jour des modèles internes.

Dans ce contexte, l'idée de fournir un retour sensoriel correspondant à une exploration réelle pendant l'imagerie de cette même tâche pourrait faciliter les processus sensoriels liés au mouvement.

C'est précisément cette idée qui a été explorée dans cette troisième étude. En résumé, cette étude 3 cherche à comprendre comment le retour sensoriel pendant une tâche d'imagerie va influencer les processus d'intégration et de traitement sensoriel, en prenant en compte les capacités d'imagerie des participants.

In preparation

Reconnecting mental imagery with our own touch-related feedback alleviates sensory gating

Chloé Sutter[1]*, Livia Felicetti[2,3]*, Julie Torres[4], Etienne Louyot[5], Jenny Faucheu[6], Arnaud Witt[4], Pierre-Henri Cornuault[5], Luc Carpentier[5], Eric Chatelet[3], Jean Blouin[1], Francesco Massi[2]#, Laurence Mouchnino[1,7]#

[1] *Aix-Marseille Université/ Laboratoire de Neurosciences Cognitives*
[2] *Department of Mechanical and Aerospace Engineering, Sapienza University of Rome, Rome, Italy*
[3] *Univ. Lyon, INSA Lyon, CNRS, LAMCOS, UMR5259, 69621 Villeurbanne, France*
[4] *Université de Bourgogne/ Laboratoire d'Etude de l'Apprentissage et du Développement*
[5] *Université de Franche-Comté/ FEMTO ST, Département Mécanique Appliquée*
[6] *Ecole des Mines de Saint-Etienne*
[7] *Institut Universitaire de France, Paris, France*

* Co-first authors
# Co-last authorship: Francesco Massi and Laurence Mouchnino contributed equally to the direction of this work.

Introduction

Awareness of voluntary action is grounded on mental representation of action based on two main sources: sensory signals from skin and muscles and, the stream of motor commands. Haggard and colleagues (2002) suggested that awareness may be linked to the brain's ability to construct internal forward models (i.e., motor representations) that accurately predict future events, particularly regarding the actions and their induced sensory feedback. In a study in which they employed transcranial magnetic stimulation to inactivate the supplementary motor area (SMA) during the preparation of self-generated movement, Haggard & Whitford (2004) suggested that this area provided an efferent signal used by other brain areas to suppress somatosensory activity and conscious perception.

Because it involves action preparation in the absence of overt execution (Jeannerod, 1994), mental imagery is considered as an effective method for investigating processes related to motor representations. We hypothesized that during mental imagery, simulating our own sensory inputs that are induced during our self-generated overt execution, might help refreshing internal representations. To test this hypothesis, we took a fresh perspective by questioning what the mutual benefits of overt and covert actions are. We therefore shifted the focus off from the growing appreciation of the similarities between imagined and executed motor actions (i.e., behavioral, physiological and neural; see Guillot et al., 2012 for a review) or from the search of practical benefits of mental practice (i.e., mental rehearsal of movement) for clinical (see Malouin & Richards, 2010 for a review), or learning/training purposes (e.g., see Guillot & Collet, 2008 for a review; Kraeutner et al., 2016).

Only very few studies have questioned the role of overt movements on updating the internal representations through mental imagery and, by way of consequence, on the refinement of action. Investigating this issue, (Gueugneau et al., 2015) provided convincing evidence that movement execution was paramount to update internal representations. More specifically, these authors found a U-shape relationship between the duration of imagined movements and the time of the day. This relationship followed (inversely) the circadian variations of physical activity. Interestingly, an isochrony (i.e., duration similarities) was observed between overt and imagined arm movements in the afternoon, which was the time of the day when the participants were the most active with their arm (the authors quantified arm movements during the course of the day). The importance of movements for updating

mental representation was further evidenced by the fact that neither this isochrony nor the variation in the imagined movement duration were observed if the arm of the participants was immobilized using an arm sling (during 16 hours in their study). During such immobilization, the arm motor system remained mostly inactive and the brain received somatosensory information that was unrelated to movements. Gueugneau et al's (2015) findings therefore give an important role to physical activity for updating internal representations. However, they do not allow to disentangle the contribution of motor- or sensory-based mechanisms in this updating. Investigating the importance of sensory information for maintaining and updating internal representations, Wolpert and colleagues (1998) showed that damage to the superior parietal lobe, which is fed by somatosensory and visual inputs, and which contributes to movement planning via its connections with the premotor cortex and SMA (Bakola et al., 2010; Fang et al., 2005; Wise et al., 1997), resulted in the fading of the tactile-based internal representations. Wolpert et al.'s (1998) study therefore supports the basic assumption that sensory inputs play a leading role in updating the internal representations.

Importantly, most of studies that have examined the impact of sensory stimulation during mental imagery did not find evidence for an effect of this afferent volley on somatosensory processing, notably in terms of cortical sensory facilitation or gating. For instance, (Kaneko et al., 2014) showed that applying electrical stimulation to the ulnar mixed nerve (i.e., motor and sensory) at the wrist of participants engaged in mental imagery of wrist flexion potentiated corticospinal excitability to a level close to that observed during voluntary muscular contraction, and to a greater level than when motor imagery was performed without nerve stimulation. The results of this study therefore suggest that sensory stimulation enhanced motor imagery, and presumably internal representations, but they do not shed light on the underlying sensory mechanisms. Mizuguchi et al. (2009) investigated these sensory mechanisms but no conclusive evidence could be drawn from their results. In their study, the authors found increased corticospinal excitability during the mental imagery task of squeezing a ball when holding passively the ball as compared to performing the same imagery task without holding a ball. However, the tactile contact of the ball did not lead to a change in the responsiveness of the somatosensory cortex (as estimated by somatosensory evoked potential technique, SEP). Since information conveyed by the sensory pathways was not altered, but the descending motor drives were, holding a ball might have activated action

representations (Grèzes et al., 2003) by increasing the affordance (i.e., we perceive objects in terms of the ways in which they can be used, Gibsons, 1979) without changing in the somatosensory processes. In the Mizuguchi et al.'s (2009) study, the tactile information issued when the participants passively held the ball while imagining squeezing the ball considerably differed from the afferent message that arose during actual squeeze of the ball. In the current study, we hypothesized that during mental imagery, simulating the sensory inputs that are induced during the overt execution, might facilitate the somatosensory processes used to feed internal representations. This question is fundamental for our basic understanding of motor action because most of our interactions with the environment are based on tactile exploration of objects or surface supporting the feet. It is also a central issue for intervention programs that seek to use motor imagery in neurorehabilitation (Machado et al., 2019), for instance recovering motor functions after a stroke (Stevens & Stoykov, 2003; Zimmermann-Schlatter et al., 2008).

What appears relevant for building up and updating an internal representation of finger rubbing movements on a surface, is the afferent signal elicited by the relative motion of the skin of the finger and the contacted surface. In the current study, we recorded the friction-induced vibrations (FIV) signals generated when the participants actively rubbed their finger on one of 3 surfaces having different topographies, and reproduced the recorded signal with a vibrotactile actuator (i.e., Piezotact tactile rendering device, Felicetti et al., 2022) during mental imagery. To test the impact of tactile-based refreshments of the internal representations, the participants were asked to identify the type of surface that was simulated during the motor imagery task. One surface was characterized as ‘Smooth’ (high frequency content), one as ‘Rough’ (low frequency content, multiple harmonics) (Faucheu et al., 2019; Massimiani et al., 2020). The third surface, hereafter referred to as the Biomimetic surface, complied with the skin dermatoglyphs and tactile receptors characteristics and proved to facilitate the sensory cortical process when the skin is in contact with it (Sutter et al., 2023).

The processing of tactile information was assessed using time-frequency analyses of the EEG signals. The existence of a clear relationship between frequency power and somatosensory inputs processing has now been firmly established during the preparation and execution of both overt and imagined movements (Neuper et al., 2010; Pfurtscheller & Aranibar, 1977; Pfurtscheller & Lopes da Silva, 1999). Indeed, a decreased power of alpha (8-

12 Hz) cortical oscillations (i.e., event-related desynchronization, ERD) is commonly observed in the contralateral sensorimotor area to the moving limb. Particularly relevant for the current study, the processing of tactile information is associated with an augmented desynchronization (ERD) of the alpha-band in the somatosensory cortex (Genna et al., 2017; Yakovlev et al., 2023). Accordingly, the power of sensorimotor rhythms has been extensively employed to probe sensorimotor processing (Neuper et al., 2006; Pfurtscheller et al., 1997). We expected greater ERD when the tactile sensory feedback experimented during covert rubbing movements will be simulated during mental imagery than during active touch which is normally characterized by sensory suppression (for movement-induced sensory gating, see Voss et al., 2006). Moreover, we expected that alleviating, at least partly, the gating observed during active touch would enable to improve motor-based tactile representations and enhance the recognition of the surfaces.

Results

The participants were asked to rub their right index finger (disto-proximal direction) on 3 different surfaces (61 x 23 mm) in a self-paced manner while keeping the surface stationary (i.e., referred to as “Active Touch”) (Fig.1A). We did not give instruction on the movement velocity because participants optimize their movement speed during tactile exploration to avoid speeds associated with tactile gating, thus maximizing the quality of tactile feedback (Cybulska-Klosowicz et al., 2011). As the vibratory content highly depend on the scanning speed (Fagiani et al., 2010, 2011) it's likely that, in the current study, participants selected the movement speed that provided optimal sensory inputs transmission during the active movement. In the “Motor Imagery” task, participants were instructed to imagine rubbing the surface while keeping their right finger still on the Piezotact device. During this time, the device replayed the participant’s own tactile stimulation (i.e., FIV) recorded during the Active Touch task (Fig.1B-C). In the “Passive Touch” the participants were asked to relax without doing overt or covert movement, their finger placed on the tactile device providing the recorded FIV. In each task the participants were asked to give a particular attention to the surface tactile characteristics so that they will retrieve the type of surface after the Imagine and the Passive Touch tasks. Increased surface recognition will be an index of motor-based tactile representation induced by the motor imagery.

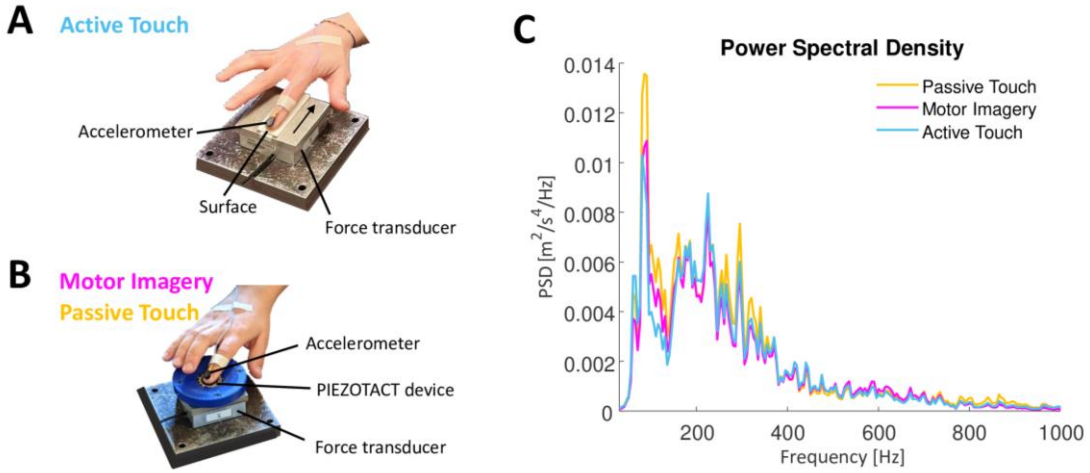


Figure 1. A. *Experimental set up for the Natural Touch task. The surface is mounted on the top of the force transducer. The FIV are measured by the accelerometer on the fingernail during the sliding of the finger on the surface.* ***B.*** *Experimental set up for the Motor Imagery and Passive Touch. The tactile rendering device allows to perceive the vibration by touching the PIEZOTACT device with the finger.* ***C.*** *Typical example of PSD spectra for Natural Touch on the Biomimetic surface and during Piezotact-reproduced vibrations (Passive Touch and Motor Imagery tasks). The device effectively mimicked tactile vibrational stimuli, the overlapping was found for all surfaces and all participants, validating the effectiveness of the device to mimic the tactile vibrational stimuli.*

The Power Spectral Density (PSD) (i.e., power of the frequency content) recorded during the Active Touch differed between each of the 3 surfaces, enabling to provide different tactile stimuli applied to the finger skin (see Fig. 2A). The Smooth surface exhibited a vibratory signal with low power amplitude and a main peak at very high frequencies (~ 500 to 700 Hz, Fig. 2B). In contrast, the Rough surface was defined by a prominent frequency band (ranging from 70 to 470 Hz) with narrow band width (≈70Hz) accompanied by multiple harmonics (second and third PSD components, Fig. 2B). The Biomimetic surface, on the other hand, was predominantly characterized by a single wide frequency band width (≈150 Hz) (Fig. 2B).

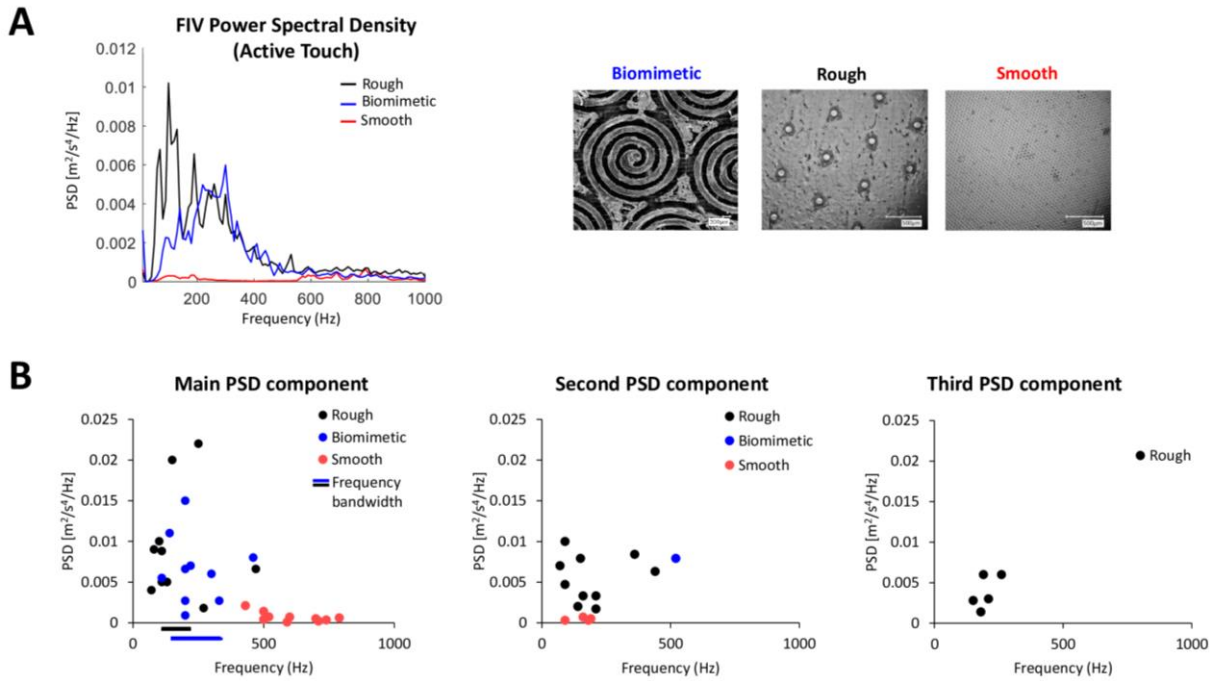


Figure 2. A. *Typical example of the Power Spectral Density signal measured on the three surfaces (left). Microscopic view of the three surfaces (right).* ***B.*** *PSD peaks for all participants exhibited at their own frequency in the Active Touch task for the three surfaces. Note that when the signals were composed of several peaks, they were decomposed according to their amplitude, for the main component the thick blue and black lines indicates the bandwidth of the peak for the Biomimetic and Rough surfaces, respectively.*

Although we did not give instruction about the force to apply on the surfaces real or simulated by the tactile device, the results showed that participants exerted similar normal forces (mean 0.36 ± 0.12N) for all tasks (all *p*s > 0.65) to the exception of the Biomimetic surface during the Active Touch movement (Fig.3B). In the later the normal force was higher (mean 0.53 ± 0.07N) as compared to all others as confirmed by the significant Surface (Smooth, Rough, Biomimetic) x Task (Active Touch, Motor Imagery, Passive Touch) interaction ($F_{4.36}$= 5.35; p= 0.002; η^2= 0.37) and Newman-Keuls post hoc test (all *p*s < 0.001). It was noteworthy

that friction evoked by the relative displacement of the finger and the surface during Active Touch, was nearly twice as low for the Biomimetic surface (see coefficient of friction, COF mean of 0.70 ± 0.08 u.a) as compared to the Rough and Smooth surfaces that did not differ (p = 0.21; COF: 1.46 ± 0.19 and 1.26 ± 0.20 u.a respectively for the Rough and Smooth surfaces, Fig. 3C). This low COF echoed the observed increase of the normal force applied on the Biomimetic surface.

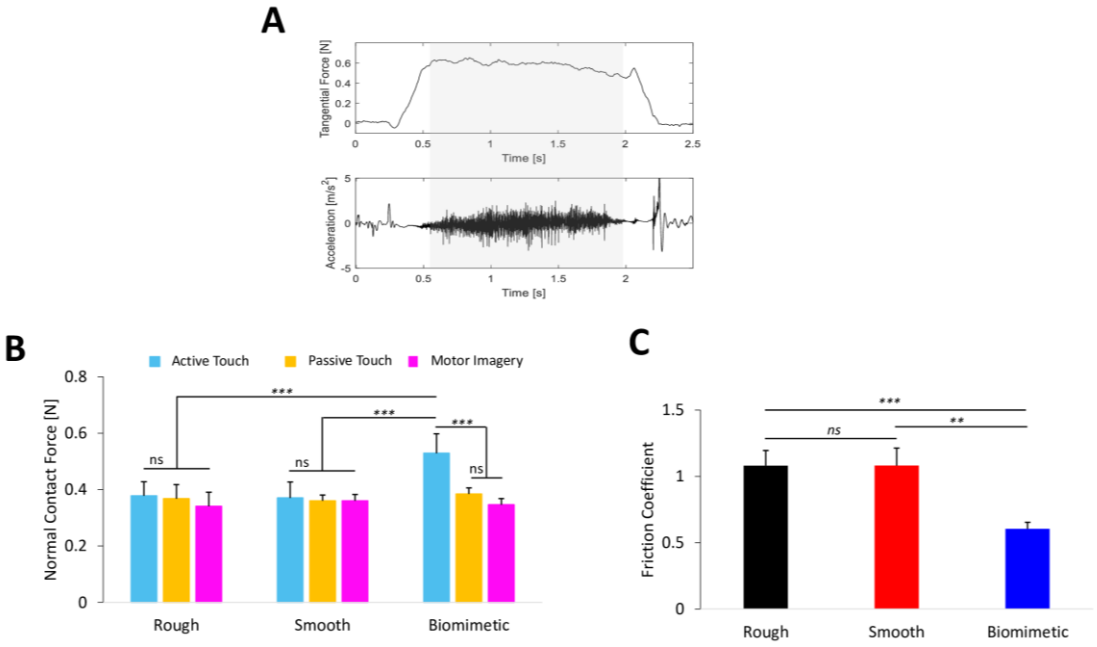


Figure 3. A. *Typical example of tangential force and FIV measured during the Active Touch task with a real surface. The shaded area corresponds to the time window analyzed, corresponding from the moment when the finger starts to move (i.e., tangential force reaches a plateau) until the finger has fully slid off.* ***B****. Mean normal contact force recorded during the three tasks for the three surfaces.* ***C.*** *Mean friction coefficient exerted by the participants during the exploration of the real surfaces (Active Touch task). Error bars are standard error across participants, **p<0.01; ***p<0.001; ns: not significant*

The source analysis of cortical activity in the primary somatosensory cortex (S1) (Fig. 4A) revealed an increase in alpha [8-12Hz] event-related desynchronization (ERD) during Motor Imagery, contrasting with the Active Touch, however smaller as compared to the Passive Touch suggesting that the movement-related attenuation is partially alleviated during the Motor Imagery with the tactile feedback (Fig. 4A). This is confirmed by the ANOVA revealing a main task effect on Alpha ERD power ($F_{2.16}$= 10.07; p= 0.001; η^2= 0.56). Greater ERD (i.e., greater excitability of the sensory areas) was observed for the Motor Imagery than for the Active Touch (p = 0.032) and smaller than the Passive Touch (p = 0.001) (Fig. 4B). These results comply with the predicted reduced amount of sensory gating (higher ERD) during Motor Imagery as compared to the self-generated movement. Interestingly, a main surface effect

without reaching the significant level ($F_{2.16}$= 2.98; p= 0.07; η^2= 0.27) indicated that the Rough surface tend to differ from the Smooth surface (p=0.07).

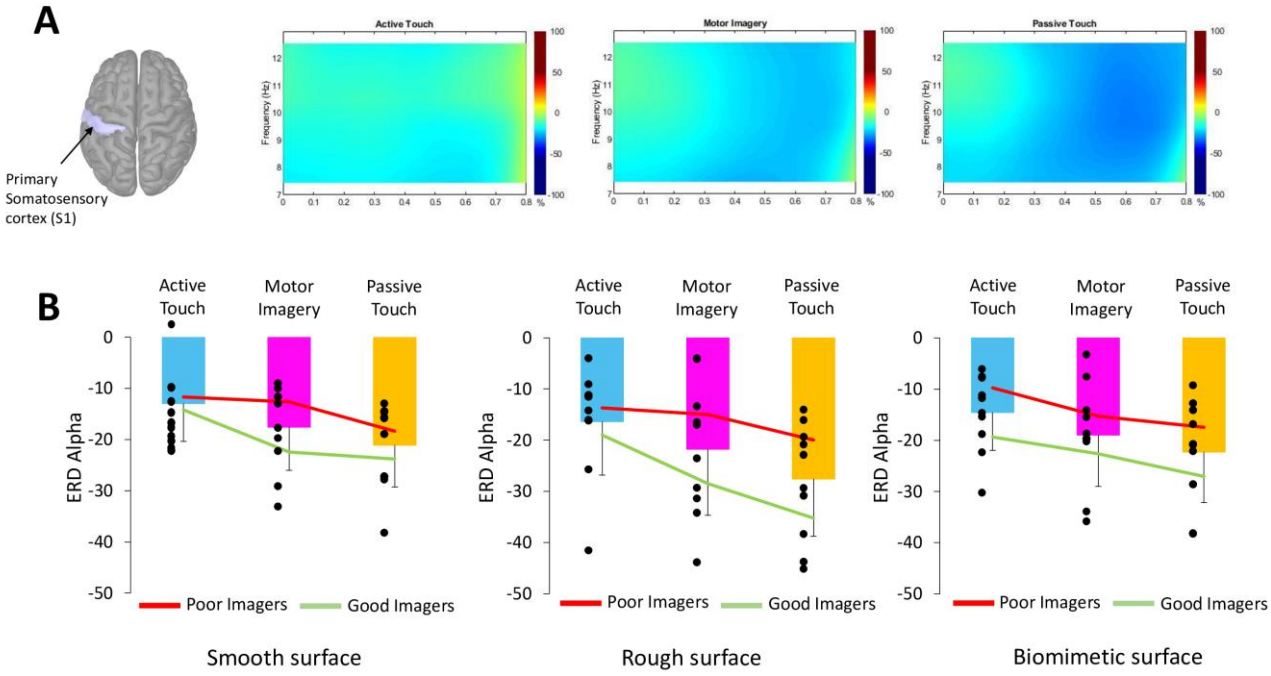


Figure 4. A. *Left: Representation of the Primary Somatosensory cortex (S1). We display the top view projected on a cortical template (MNI's Colin 27). Right: Time–frequency power (ERS/ERD) of the signals on the alpha (8-12Hz) band by means of a complex Morlet's wavelet transform applied on the ROI (i.e., S1) for each task of each participant then averaged. Cooler colors indicate ERD and warmer colors, indicates ERS. We have shown the spectrum from 0 to 800ms to focus on the analyzed time window of the ERD on the first half on the surface exploration (thereby removing edge effects).* ***B****. Mean of alpha (8–12Hz) frequency band computed during (0-800ms) time window in the primary somatosensory cortex cortices for each during the three different tasks. The thick red lines represent the averaged alpha ERD level of the Poor imagers (n=5) and green thick lines that of good imagers (n=5). Error bars are standard error across participants.*

To investigate whether the cortical findings were related to the participants' imagery abilities, two questionnaires were administered (i.e., PSIQ- Touch; VMIQ2- Kinaesthetic). The results showed that participants who were generally high for the PSIQ- Touch, scored also higher in the VMIQ2- Kinaesthetic questionnaire. Therefore, two groups were identified based on a combined mean score of the two questionnaires (mean of 83.6 ± 17.8). The good imagers (n=5) having a mean score of 97± 9.2 and poor imagers (n=5) of 70 ±12.7. The sources of activity recorded during the motor Imagery (Fig. 5) confirmed the imagery rating issued from the questionnaires. The good imagers showed greater activations (warm/red colors) mainly in the bilateral anterior prefrontal cortex (BA 10) and extended to the adjacent dorsolateral prefrontal cortex (BA 46) (Fig. 5A), regions that were known to be highly involved in motor

imagery process (Decety, 1996), as compared to the poor imagers (Fig. 5B). Furthermore, source analyses revealed increased activation of the right fusiform gyrus for good imagers - an observation that was not confirmed for poor imagers. Given that this cortical region has been associated with visual memory of the motor procedure (Olsson et al., 2008), good imagers may use visual representations during Motor Imagery.

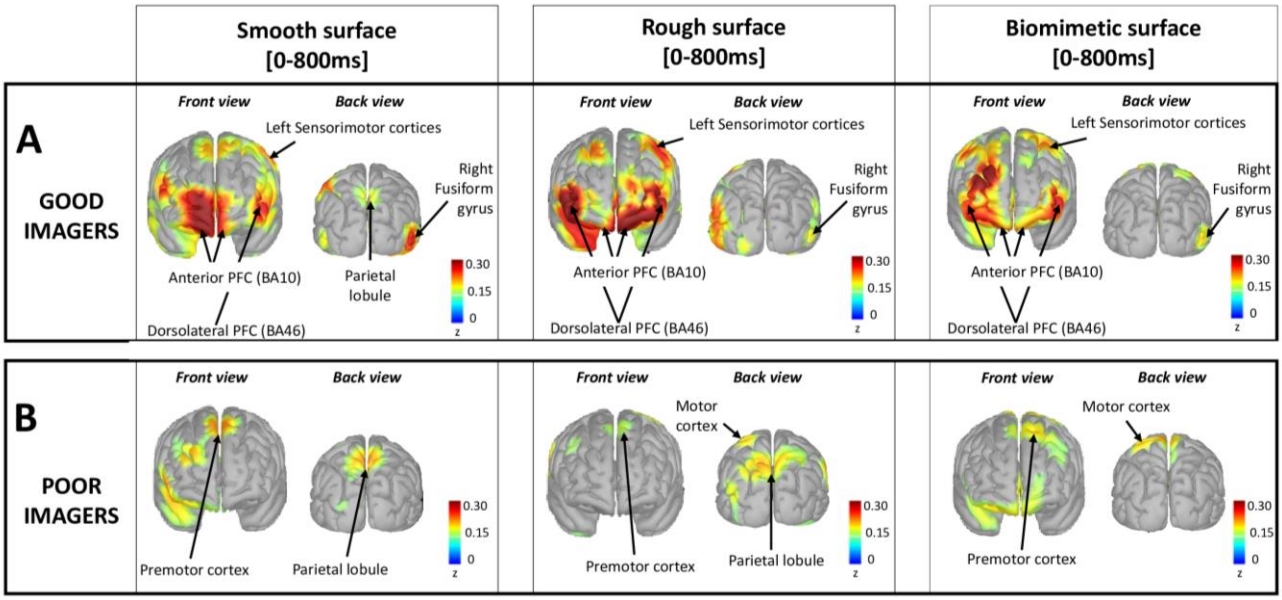


Figure 5. *Source localization during the time window from 0-800ms latency interval on the three surfaces (Smooth, Rough, Biomimetic) during the Motor Imagery task. We display the front and back views of the sources projected on a cortical template (MNI's Colin 27) for good imagers (n=4)* ***(A)*** *and poor imagers (n=4)* ***(B);*** *by excluding the best and worst imagers.*

As reported in Figure 4B, as far as imagery abilities are concerned (i.e., Motor Imagery task), the mean ERD amplitude was greater for the good than for the poor imagers for all the 3 surfaces. This is confirmed by the ANOVA revealing a main group effect on Alpha ERD power ($F_{1.8}$= 5.55; p= 0.04; η^2= 0.41). This suggests less attenuation of sensory information for good imagers. It should be noted that there appeared to be a surface-related impact, with a slight advantage for the Biomimetic surface where the poor imagers also exhibited less attenuation, as shown by the increase in ERD alpha activity during the Motor Imagery task (Fig. 4B).

The advantage to lessen the gating should be to use the sensory feedback given by the tactile device to better discriminate the different surfaces. Across all subjects engaged in the Motor Imagery task, an increase in association percentages can be discerned along the diagonal of the matrices (Fig. 6A) in comparison to Passive Touch (Fig. 6B), especially concerning Rough and Biomimetic surfaces with a mean increase of 15%. Unexpectedly, higher association percentages were found along the diagonal for the bad imagers compared to the good imagers.

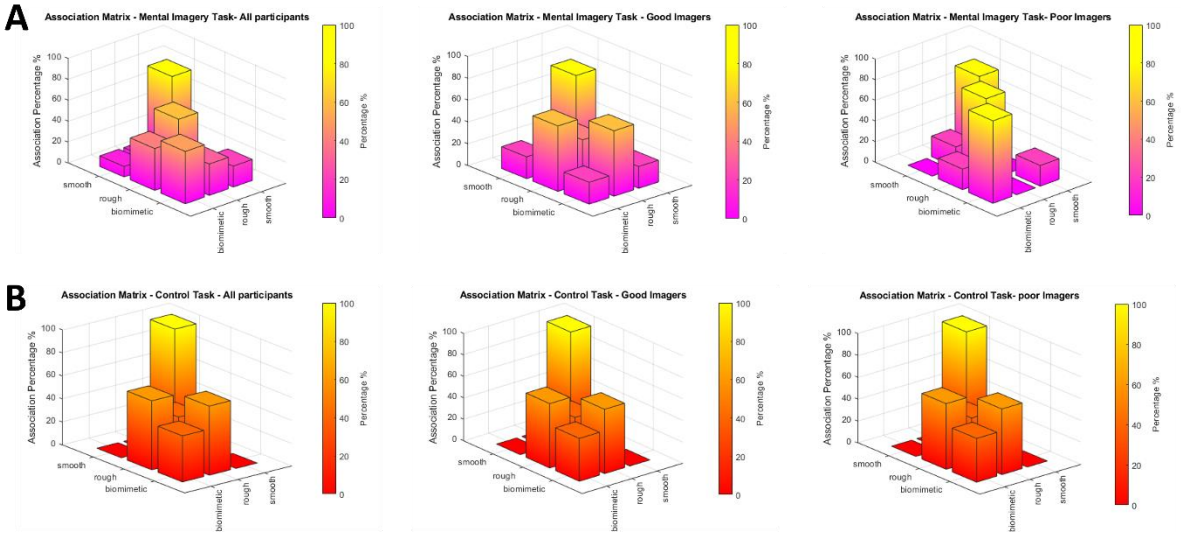


Figure 6. *Results of the discrimination task with the rendered surfaces with the PIEZOTACT.* ***A****. Association matrix obtained after the Motor Imagery task for all participants, good imagers and poor imagers (from left to right).* ***B.*** *Association matrix obtained after the control task for all participants, good imagers and poor imagers (from left to right). Note that when the association is 100%, this means that the three surfaces have been correctly matched to their respective vibration signals.*

Discussion

In combining both sensorimotor control and mechanical contact interaction fields we found that providing participants with feedback induced by their own movements during mental imagery is associated with increasing alpha desynchronization (ERD) magnitude within the sensory areas as compared to the Active Touch. The higher ERD during the mentally simulated movement is a reliable indicator of increased cortical sensory processing and sensorimotor network activation (Pfurtscheller et al., 1997; Pfurtscheller & Aranibar, 1977).

The movement-induced sensory gating that was partly alleviated during motor imagery in our study contrasts with a previous study employing tactile stimulations during mental imagery that did not change the sensory process as compared to the executed movement (Kilteni et al., 2018). For instance, Kilteni et al.'s (2018) study reported that the perception of the force delivered by the right finger pressing against a sensor placed above (but not in contact with) their left index finger that was given passively tactile sensory feedback (i.e., pressure) was comparable in both imagined and executed finger movements. These authors showed that during mental imagery, the predicted sensory feedback underwent the same sensory attenuation as that observed during self-generated movements. In their study as well in Blakemore et al., (1998) for self-produced tickle sensation, the hand movement (overt or covert) was interacting with another part of the same body and not interacting with the external environment. The discrepancy between these studies and our current results may result from the context of the motor action. In our study the movement interacts with the external world (i.e. surfaces) rather than with our own body. Our findings suggest higher engagement of brain structures (i.e., higher ERD in mental imagery than in executed rubbing movement) when demands of the task require facilitating sensory information processing. This is in agreement with the increase cortical activity of areas involved in modulated sensory processes observed in a mental simulated locomotor task when spatial adaptation to the environmental constraints increased (e.g., walking, walking with obstacles, initiating gait, Malouin et al., 2003). Interestingly Shu et al., (2017) showed that during mental imagery of a flexion extension wrist movement (without spatial requirement) the application of vibrotactile stimulation at the wrist increased significantly the contralateral sensorimotor ERD only for the non-dominant hand and not for the dominant hand as compared to a condition without sensory stimulation. This may suggest that the prediction of the sensory consequence of the

movement for the non-dominant hand during motor imagery was not as accurate as for the dominant hand. Preventing the full cancellation of the stimulated vibrotactile feedback might be a mean to improve internal motor representations. One likely structure responsible to the sensory facilitation during motor imagery is the premotor cortex and the SMA which are known to project to the sensorimotor cortex (Christensen et al., 2007; Haggard & Whitford, 2004 for the pre-motor cortex and SMA, respectively) and to regulate the transmission of somatosensory afferents to primary sensory areas according to their task relevance (Knight et al., 1999; Staines et al., 2002). Both regions have upstream connections with areas that we reported to be more activated in good imagers who also showed greater alpha ERD than in poor imagers. These areas (lateral prefrontal cortex, BA 46, and the mediopolar prefrontal cortex, BA 10) are known to be involved in carrying out predictive motor plan and to adjust this plan to the environmental demand (e.g., Koechlin et al., 2000). Particularly, the bilateral dorsolateral prefrontal cortex activation proves the engagement of our good imagers (as compared to the poor imagers) in first person motor imagery (for review Hardwick et al., 2018). In addition, the alpha ERD proved to be higher for participants with good than poor imagery skills. This is in line with Dance et al.'s study (2021) showing that people with *aphantasia* (i.e. with impoverished imagery skills) demonstrated a positive correlation between Motor Imagery and sensory sensitivity.

One unexpected result of the present study was the absence of improvement in the recognition of the surfaces for the good imagers as compared to poor imagers between the passive task and the mental imagery task. Heightened arousal levels in good imagers, as observed during motor imagery trigger sweat release, resulting in a subsequent reduction in skin resistance has demonstrated by Roure et al., (1999). The latter finding might be attributable to the excess finger skin moisture acting as a lubricant and thereby compromising the quality of vibration perception for the good imagers. Studies have demonstrated that elevated moisture levels result in a mechanical alteration of interactions, notably by causing an increase in the coefficient of friction (Cornuault et al., 2015 ; Tomlinson et al., 2011). Lessening the vibration perception with finger humidity might explain the low recognition score for the two surfaces with the highest vibrational contents (Rough and Biomimetic) and not for the Smooth surface (see association matrices fig.6). The lack of assessment of finger humidity in our study constitute a limitation to correlate higher somatosensory processes during mental imagery with motor-based tactile representations improvement.

Materials & Methods

Participants

Ten healthy young adults, nine right-handed (six women; mean age: 24 years ± 3 SD; mean height: 169 cm ± 8 SD; mean weight: 64 kg ± 13 SD) participated in the experiment. All participants gave their written informed consent to take part in this study, which conformed to the ethical standards set out in the Declaration of Helsinki and which was approved by the research ethics committee CERSTAPS (IRB00012476-2021-09-12-140).

Experimental Task

Three tasks referred as “Active Touch”, “Motor Imagery”, “Passive Touch” and three surfaces, referred as “Biomimetic”, “Rough” and “Smooth”, were tested. The surfaces have been fixed on a triaxial force transducer (Testwell K3D60) (Fig. 1A) to measure the three components of the contact force (the normal force and the two tangential forces, which allows then to compute the friction coefficient; Fig.3C).

In the first part of this experiment all the participants began with Active Touch. They were asked to rub the finger against the surfaces to explore and perceive the surface texture, in a disto-proximal direction (choice which allows to enhance mechanical stimuli avoiding stick-slip phenomena, see (Zhou et al., 2020), lifting the finger between each scan of the surface (mean of 45 ±8 rubs). Participant’s eyes were closed, and the forearm was suspended during the tactile exploration to avoid the introduction of vibrations and impacts induced by the contact between the forearm and the table (Delhaye et al., 2012). No instructions were given to the participants relative to the finger/surface boundary conditions (such as the rubbing velocity, the contact force, and the finger/surface angle). An accelerometer (PCB 352A24, PCB Piezotronics, Inc.) was fixed with wax on the fingernail of the participant to measure the global acceleration (FIV) on the finger when exploring the surface. The mechanical signals were acquired by a SIRIUSi (DeweSoft) A/D converter at a sampling frequency of 5 KHz. More details on the test bench and the signal post-processing can be found in previous works (Felicetti et al., 2022, 2023).

For the following two tasks (i.e., Motor Imagery and Passive Touch, counterbalanced across participants), the measured vibrations have been reproduced by the Piezotact tactile

rendering device, to mimic the same acceleration (FIV) signals measured when the participant's finger actively explored the real surfaces during the Active Touch. For this purpose, the measured FIV have been processed for driving the Piezotact device, as described in (Felicetti et al., 2022) and (Felicetti et al., 2023). Piezotact, consisting of a piezoelectric actuator and its driving chain, has been used to reproduce, under the participant's finger, which is placed on the surface of the actuator, the same FIV previously measured. The rendering signal considering the electromechanical Transfer Function of the device and the finger of the participants. So, in a preliminary measurement session, the same experimental setup (Fig. 1B) has been exploited to measure the Transfer Function of the electromechanical system consisting into the device and the participant's finger, which is necessary to correctly reproduce the vibration signals by the Piezotact. The target FIV signal, measured during the surface exploration, is divided by the Transfer Function to obtain the input to be sent to the Piezotact device to mimic the original FIV (Felicetti et al., 2022).

During the Motor Imagery task the participants were instructed to engage Motor Imagery of the finger exploration movement concurrently with the reproduction of the FIV signals, while holding their finger stationary on the vibrating Piezotact (Fig. 1B). It was emphasized to the participants the importance of envisioning themselves performing the movement from their own perspective and to fully immerse themselves in the sensations related to the movement, looking for kinesthetic Motor Imagery. A kinesthetic image, in which the task is experienced from the inside, seems to be a better representation than a visual image for acquiring the characteristic duration of a movement (Féry, 2003).

During Passive Touch, the participants were asked to hold their finger stationary on the vibrating Piezotact. It served as a reference task in which no sensory attenuation phenomenon would occur, since no motor action and preparation took place, while the mechanical signals by the Piezotact stimulated the afferents, reproducing the stimuli that were previously recorded from the natural tactile exploration.

For both tasks exploiting the vibratory reproduction by the Piezotact (i.e., Motor Imagery and Passive Touch tasks), participants were asked to perform a discrimination test at the end of the trials, for the 3 surfaces (Fig.6). They had to reclassify the reproduced surfaces in relation to the real surfaces they had explored during Active Touch task.

Surfaces

Three different surfaces were tested in this study, a Biomimetic surface and two microtextured surfaces with periodic topography (Fig.2A). The Biomimetic surface (Sutter et al., 2023) was created with a 3D printer (Ultimaker 2+) using a thermoplastic biopolymer (Polylactic acid, PLA). Three characteristics were selected to build the Biomimetic surface: shape, spatial period, and depth of the ridges. The two microtextured periodic surfaces (referred as 'Rough' and 'Smooth') are made of polyurethane resin (Rencast FC52) obtained through a multi-step process including photolithography and plasma etching of silicon wafers, followed by a moulding/replication process (Faucheu et al., 2019; Massimiani et al., 2020). They show a surface topography characterized by cylindrical "dots" organised in hexagonal pattern. These surfaces have been well characterized as Rough and Smooth (Faucheu et al., 2019; Felicetti et al., 2022; Massimiani et al., 2020). Their topographies, characterized by different height, diameter and inter-distance between the dots (spatial period), led one surface to be classified as 'Rough' and one as 'Smooth' (Faucheu et al., 2019; Massimiani et al., 2020), corresponding to different features of the associated mechanical stimuli (Massimiani et al., 2020). The 'Rough' surface presents a height of 18,4 µm, a diameter of 106, 3 µm and a spatial period of 609,6 µm, while the 'Smooth' presents a height of 19,2 µm diameter of 21,8 µm and a spatial period of 28,3 µm. Figure 2A shows the three surfaces, observed my means of the VHX-2000 Keyence Digital Microscope.

Electrophysiological recordings and analyses

Electroencephalographic (EEG) activity was continuously recorded from 64 Ag/AgCl surface electrodes embedded in an elastic cap (BioSemi ActiveTwo system: BioSemi). Specific to the BioSemi system, "ground" electrodes were replaced by Common Mode Sense (CMS) active and Driven Right Leg (DRL) passive electrodes. The signals were pre-amplified at the electrode sites, post amplified with DC amplifiers, and digitized at a sampling rate of 1024 Hz (ActiView acquisition program). The signals of each electrode were referenced to the mean signal of all electrodes. Four Ag/AgCl electrodes placed near the outer canthus of each eye and under/over the left eye orbit allowed us to control for blinks, and horizontal and vertical eye movements.

The cortical sources were reconstructed using Brainstorm software (Tadel et al., 2011), freely available at http://neuroimage.usc.edu/brainstorm). We employed the minimum-norm technique to resolve the inverse problem with unconstrained dipole orientations. The forward models were computed using a boundary element method (BEM, Gramfort et al., 2010) on the anatomical MRI Colin 27 high resolution brain template (306 716 vertices) provided by the Montreal Neurological Institute (MNI). We opted for a model with three realistic layers (scalp, inner skull, and outer skull) which yields more accurate solutions compared to a simple three concentric spheres model (Sohrabpour et al., 2015). For all three tasks, and surfaces, one of the trials (duration 20s) was static, the participant had to place his finger on the surface or on the Piezotact and remain still for the duration of the recording. These trials were used as baseline to compute the co-variance matrices.

The data were transformed in the time-frequency domain using Morlet wavelet transforms. We used a 1 Hz central frequency (full width at half maximum [FWHM] t_c=3s), which offers a good compromise between temporal and spectral resolutions (Allen & MacKinnon, 2010). The analyses of the time-frequency distribution were performed in the source space. The power of alpha (8-12 Hz, step: 1 Hz) was computed for each trial in the source space in a region of interest (ROI, 138 vertices) encompassing the primary somatosensory cortex (S1), based on the Destrieux cortical atlas, (Destrieux et al., 2010). The selection of this brain region was based on its well-established role in processing tactile afferents during tactile stimulation (Zainos et al., 1997). Then, the signal was expressed as a change of alpha power computed over the first mean 800ms duration of tactile exploration (see Fig. 3A). The power was normalized with respect to the motionless baseline period (-1000ms to -500ms) averaged for each task. The 500ms prior to movement onset were excluded to prevent any possibility of being in the preparatory phase of the movement (Seki et al., 2003). For each participant, the resulting event-related synchronization/desynchronization (ERS/ERD) was then averaged across trials and tasks.

Behavioral recordings

The mechanical signals of acceleration and forces measured were analysed using Matlab (The MathWorks, Inc.) software. Acceleration PSD (Power Spectral Density) and FFT (Fast Fourier Transform) spectra were calculated. The mean of the normal component of the

contact force was calculated for each task; then, its average and standard deviation among all trials and all participants were calculated. The friction coefficient was obtained, for each task, according to the Coulomb Friction Law, and then the mean of the friction coefficient was computed. The friction coefficient average and standard deviation across all participants and all trials was then calculated.

Questionnaires

Vividness of Movement Imagery Questionnaire 2 (VMIQ-2) (Roberts et al., 2008). This questionnaire assesses three different types of imagery: External visual imagery, Internal visual imagery, and Kinesthetic imagery. For the first two types (External and Internal Visual Imagery), participants were instructed to mentally visualize themselves performing 12 different movements from an internal or external point of view (such as "Swinging on a rope"). Regarding the Kinesthetic imagery component of the questionnaire, participants were asked to imagine the physical sensations associated with performing these same 12 movements. To align with our other imagery questionnaire, we reversed the scoring scale, where participants rated the vividness on a scale of 1 ("No mental image, just an awareness that you are thinking about the skill") to 5 ("As vivid and clear as the actual feeling of performing the movement"). The responses from all items were summed, resulting in possible scores ranging from 12 to 60.

Plymouth Sensory Imagery Questionnaire (Psi-Q) (Andrade et al., 2014). This imagery questionnaire encompasses various sensory domains, including Vision, Sound, Smell, Taste, Touch, Bodily Sensation, and Emotional Feeling. However, for the purposes of this study, only the items related to the sense of touch were evaluated. Participants were instructed to create a mental representation of five items associated with tactile sensations (e.g., "warm sand"). They then rated the clarity and vividness of each mental image on a scale ranging from 0 ("No mental image at all") to 10 ("Mental image as clear and vivid as real-life experience"). This questionnaire yielded a score specifically measuring the quality of tactile imagery, with possible scores ranging from 0 to 10.

Surface recognition

The results the discrimination tests have been analyzed by means of Association Matrices constructed as follows. On the horizontal plane of the matrix there are, on the

abscissa axis x, the surfaces (real or simulated) presented to the participants, and on the ordinate axis y, the corresponding real surfaces sequence, so that each pairs {x,y} represents a surfaces association declared by the participant. With this structure, the correct associations of the surfaces lie on the main diagonal of the matrix, while the discrimination errors lie outside the diagonal. The vertical axis presents the association percentages. These percentages are calculated as the ratio between the number of times that a particular association is declared by the participants and the number of times that the surface is presented to the participants in the whole discrimination test (all participants), expressed as a percentage.

Statistics

For the mechanical aspect of the tactile exploration, a three-factor analysis of variance (3x3 ANOVA) was used, using support surface (Smooth, Rough, Biomimetic) and task (Active Touch, Motor Imagery, Passive Touch) as within-participants factors. For the EEG responses (i.e., ERD alpha [8-12Hz]), the same three-factor analysis of variance (3x3 ANOVA) was employed, with the addition of group (good imagers, poor imagers) as an inter-participant factor. Effects showing statistical significance (at the threshold of $p \leq 0.05$) were subjected to Newman-Keuls post-hoc tests for further comparison analysis. We provided the partial eta squared values ($\eta 2$) to estimate the effect size of the different effects that had the independent variables on the dependent variables (i.e., shear forces, postural reaction and cortical activity) (Cohen, 1988).

Bibliography

Allen, D. P., & MacKinnon, C. D. (2010). Time-frequency analysis of movement-related spectral power in EEG during repetitive movements : A comparison of methods. Journal of Neuroscience Methods, 186(1), 107-115. https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2009.10.022

Andrade, J., May, J., Deeprose, C., Baugh, S., & Ganis, G. (2014). Assessing vividness of mental imagery : The Plymouth Sensory Imagery Questionnaire. British Journal of Psychology, 105(4), 547-563. https://doi.org/10.1111/bjop.12050

Bakola, S., Gamberini, M., Passarelli, L., Fattori, P., & Galletti, C. (2010). Cortical Connections of Parietal Field PEc in the Macaque : Linking Vision and Somatic Sensation for the Control of Limb Action. Cerebral Cortex, 20(11), 2592-2604. https://doi.org/10.1093/cercor/bhq007

Blakemore, S.-J., Wolpert, D. M., & Frith, C. D. (1998). Central cancellation of self-produced tickle sensation. Nature Neuroscience, 1(7), 635-640. https://doi.org/10.1038/2870

Christensen, M. S., Lundbye-Jensen, J., Geertsen, S. S., Petersen, T. H., Paulson, O. B., & Nielsen, J. B. (2007). Premotor cortex modulates somatosensory cortex during voluntary movements without proprioceptive feedback. Nature Neuroscience, 10(4), 417-419. https://doi.org/10.1038/nn1873

Cohen, J. (1988). Statistical power analysis for the behavioral sciences. Academic Press.

Cornuault, P.-H., Carpentier, L., Bueno, M.-A., Cote, J.-M., & Monteil, G. (2015). Influence of physico-chemical, mechanical and morphological fingerpad properties on the frictional distinction of sticky/slippery surfaces. Journal of The Royal Society Interface, 12(110). https://doi.org/10.1098/rsif.2015.0495

Cybulska-Klosowicz, A., Meftah, E.-M., Raby, M., Lemieux, M.-L., & Chapman, C. E. (2011). A critical speed for gating of tactile detection during voluntary movement. Experimental Brain Research, 210(2), 291-301. https://doi.org/10.1007/s00221-011-2632-0

Dance, C. J., Ward, J., & Simner, J. (2021). What is the Link Between Mental Imagery and Sensory Sensitivity? Insights from Aphantasia. Perception, 50(9), 757-782. https://doi.org/10.1177/03010066211042186

Decety, J. (1996). The neurophysiological basis of motor imagery. Behavioural Brain Research, 77(1-2), 45-52. https://doi.org/10.1016/0166-4328(95)00225-1

Delhaye, B., Hayward, V., Lefèvre, P., & Thonnard, J.-L. (2012). Texture-induced vibrations in the forearm during tactile exploration. Frontiers in Behavioral Neuroscience, 6(37), 1-10. https://doi.org/10.3389/fnbeh.2012.00037

Destrieux, C., Fischl, B., Dale, A., & Halgren, E. (2010). Automatic parcellation of human cortical gyri and sulci using standard anatomical nomenclature. NeuroImage, 53(1), 1-15. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.06.010

Fagiani, R., Massi, F., Chatelet, E., Berthier, Y., & Akay, A. (2011). Tactile perception by friction induced vibrations. Tribology International, 44(10), 1100-1110. https://doi.org/10.1016/j.triboint.2011.03.019

Fagiani, R., Massi, F., Chatelet, E., Berthier, Y., & Sestieri, A. (2010). Experimental analysis of friction-induced vibrations at the finger contact surface. Proceedings of the Institution of Mechanical Engineers, Part J: Journal of Engineering Tribology, 224(9), 1027-1035. https://doi.org/10.1243/13506501JET722

Fang, P.-C., Stepniewska, I., & Kaas, J. H. (2005). Ipsilateral cortical connections of motor, premotor, frontal eye, and posterior parietal fields in a prosimian primate,Otolemur garnetti. The Journal of Comparative Neurology, 490(3), 305-333. https://doi.org/10.1002/cne.20665

Faucheu, J., Weiland, B., Juganaru-Mathieu, M., Witt, A., & Cornuault, P.-H. (2019). Tactile aesthetics : Textures that we like or hate to touch. Acta Psychologica, 201, 102950. https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2019.102950

Felicetti, L., Chatelet, E., Latour, A., Cornuault, P.-H., & Massi, F. (2022). Tactile rendering of textures by an Electro-Active Polymer piezoelectric device : Mimicking Friction-Induced Vibrations. Biotribology, 31, 100211. https://doi.org/10.1016/j.biotri.2022.100211

Felicetti, L., Sutter, C., Chatelet, E., Latour, A., Mouchnino, L., & Massi, F. (2023). Tactile discrimination of real and simulated isotropic textures by Friction-Induced Vibrations. Tribology International, 184, 108443. https://doi.org/10.1016/j.triboint.2023.108443

Féry, Y.-A. (2003). Differentiating visual and kinesthetic imagery in mental practice. Canadian Journal of Experimental Psychology / Revue Canadienne de Psychologie Expérimentale, 57(1), 1-10. https://doi.org/10.1037/h0087408

Genna, C., Oddo, C. M., Fanciullacci, C., Chisari, C., Jörntell, H., Artoni, F., & Micera, S. (2017). Spatiotemporal Dynamics of the Cortical Responses Induced by a Prolonged Tactile Stimulation of the Human Fingertips. Brain Topography, 30(4), 473-485. https://doi.org/10.1007/s10548-017-0569-8

Gibsons, J., J. (1979). The theory of affordances (Hilldale, USA, Vol. 1, p. 67-82).

Gramfort, A., Papadopoulo, T., Olivi, E., & Clerc, M. (2010). OpenMEEG : Opensource software for quasistatic bioelectromagnetics. BioMedical Engineering OnLine, 9(1), 45. https://doi.org/10.1186/1475-925X-9-45

Grèzes, J., Tucker, M., Armony, J., Ellis, R., & Passingham, R. E. (2003). Objects automatically potentiate action : An fMRI study of implicit processing. European Journal of Neuroscience, 17(12), 2735-2740. https://doi.org/10.1046/j.1460-9568.2003.02695.x

Gueugneau, N., Schweighofer, N., & Papaxanthis, C. (2015). Daily update of motor predictions by physical activity. Scientific Reports, 5(1), 17933. https://doi.org/10.1038/srep17933

Guillot, A., & Collet, C. (2008). Construction of the Motor Imagery Integrative Model in Sport : A review and theoretical investigation of motor imagery use. International Review of Sport and Exercise Psychology, 1(1), 31-44. https://doi.org/10.1080/17509840701823139

Guillot, A., Di Rienzo, F., MacIntyre, T., Moran, A., & Collet, C. (2012). Imagining is Not Doing but Involves Specific Motor Commands : A Review of Experimental Data Related to Motor Inhibition. Frontiers in Human Neuroscience, 6, 247. https://doi.org/10.3389/fnhum.2012.00247

Haggard, P., Clark, S., & Kalogeras, J. (2002). Voluntary action and conscious awareness. Nature Neuroscience, 5(4), 382-385. https://doi.org/10.1038/nn827

Haggard, P., & Whitford, B. (2004). Supplementary motor area provides an efferent signal for sensory suppression. Cognitive Brain Research, 19(1), 52-58. https://doi.org/10.1016/j.cogbrainres.2003.10.018

Hardwick, R. M., Caspers, S., Eickhoff, S. B., & Swinnen, S. P. (2018). Neural correlates of action : Comparing meta-analyses of imagery, observation, and execution. Neuroscience & Biobehavioral Reviews, 94, 31-44. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2018.08.003

Jeannerod, M. (1994). The representing brain : Neural correlates of motor intention and imagery. Behavioral and Brain Sciences, 17(2), 187-202. https://doi.org/10.1017/S0140525X00034026

Kaneko, F., Hayami, T., Aoyama, T., & Kizuka, T. (2014). Motor imagery and electrical stimulation reproduce corticospinal excitability at levels similar to voluntary muscle contraction. Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation, 11(1), 1-7. https://doi.org/10.1186/1743-0003-11-94

Kilteni, K., Andersson, B. J., Houborg, C., & Ehrsson, H. H. (2018). Motor imagery involves predicting the sensory consequences of the imagined movement. Nature Communications, 9(1), 1617. https://doi.org/10.1038/s41467-018-03989-0

Knight, R. T., Richard Staines, W., Swick, D., & Chao, L. L. (1999). Prefrontal cortex regulates inhibition and excitation in distributed neural networks. Acta Psychologica, 101(2-3), 159-178. https://doi.org/10.1016/S0001-6918(99)00004-9

Koechlin, E., Corrado, G., Pietrini, P., & Grafman, J. (2000). Dissociating the role of the medial and lateral anterior prefrontal cortex in human planning. Proceedings of the National Academy of Sciences, 97(13), 7651-7656. https://doi.org/10.1073/pnas.130177397

Kraeutner, S. N., MacKenzie, L. A., Westwood, D. A., & Boe, S. G. (2016). Characterizing skill acquisition through motor imagery with no prior physical practice. Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 42(2), 257-265. https://doi.org/10.1037/xhp0000148

Machado, T. C., Carregosa, A. A., Santos, M. S., Ribeiro, N. M. D. S., & Melo, A. (2019). Efficacy of motor imagery additional to motor-based therapy in the recovery of motor function of the upper limb in post-stroke individuals : A systematic review. Topics in Stroke Rehabilitation, 26(7), 548-553. https://doi.org/10.1080/10749357.2019.1627716

Malouin, F., & Richards, C. L. (2010). Mental Practice for Relearning Locomotor Skills. Physical Therapy, 90(2), 240-251. https://doi.org/10.2522/ptj.20090029

Malouin, F., Richards, C. L., Jackson, P. L., Dumas, F., & Doyon, J. (2003). Brain activations during motor imagery of locomotor-related tasks : A PET study. Human Brain Mapping, 19(1), 47-62. https://doi.org/10.1002/hbm.10103

Massimiani, V., Benjamin, W., Eric, C., Pierre-Henri, C., Jenny, F., & Francesco, M. (2020). The role of mechanical stimuli on hedonistic and topographical discrimination of textures. Tribology International, 143, 106082. https://doi.org/10.1016/j.triboint.2019.106082

Mizuguchi, N., Sakamoto, M., Muraoka, T., & Kanosue, K. (2009). Influence of touching an object on corticospinal excitability during motor imagery. Experimental Brain Research, 196(4), 529-535. https://doi.org/10.1007/s00221-009-1875-5

Neuper, C., Pfurtscheller, G., Guillot, A., & Collet, C. (2010). Electroencephalographic characteristics during motor imagery. In The neurophysiological foundations of mental and motor imagery (p. 65-81). Oxford University Press.

Neuper, C., Wörtz, M., & Pfurtscheller, G. (2006). ERD/ERS patterns reflecting sensorimotor activation and deactivation. In Progress in Brain Research (Vol. 159, p. 211-222). Elsevier. https://doi.org/10.1016/S0079-6123(06)59014-4

Olsson, C.-J., Jonsson, B., & Nyberg, L. (2008). Learning by doing and learning by thinking : An fMRI study of combining motor and mental training. Frontiers in Human Neuroscience, 2. https://doi.org/10.3389/neuro.09.005.2008

Pfurtscheller, G., & Aranibar, A. (1977). Event-related cortical desynchronization detected by power measurements of scalp EEG. Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 42(6), 817-826. https://doi.org/10.1016/0013-4694(77)90235-8

Pfurtscheller, G., & Lopes da Silva, F. H. (1999). Event-related EEG/MEG synchronization and desynchronization : Basic principles. Clinical Neurophysiology, 110(11), Article 11. https://doi.org/10.1016/S1388-2457(99)00141-8

Pfurtscheller, G., Neuper, C., Andrew, C., & Edlinger, G. (1997). Foot and hand area mu rhythms. International Journal of Psychophysiology, 26(1-3), 121-135. https://doi.org/10.1016/S0167-8760(97)00760-5

Roberts, R., Callow, N., Hardy, L., Markland, D., & Bringer, J. (2008). Movement Imagery Ability : Development and Assessment of a Revised Version of the Vividness of Movement Imagery Questionnaire. Journal of Sport and Exercise Psychology, 30(2), 200-221. https://doi.org/10.1123/jsep.30.2.200

Roure, R., Collet, C., Deschaumes-Molinaro, C., Delhomme, G., Dittmar, A., & Vernet-Maury, E. (1999). Imagery Quality Estimated by Autonomic Response Is Correlated to Sporting Performance Enhancement. Physiology & Behavior, 66(1), 63-72. https://doi.org/10.1016/S0031-9384(99)00026-8

Seki, K., Perlmutter, S. I., & Fetz, E. E. (2003). Sensory input to primate spinal cord is presynaptically inhibited during voluntary movement. Nature Neuroscience, 6(12), 1309-1316. https://doi.org/10.1038/nn1154

Shu, X., Yao, L., Sheng, X., Zhang, D., & Zhu, X. (2017). Enhanced Motor Imagery-Based BCI Performance via Tactile Stimulation on Unilateral Hand. Frontiers in Human Neuroscience, 11, 585. https://doi.org/10.3389/fnhum.2017.00585

Sohrabpour, A., Yunfeng, L., & Bin, H. (2015). Estimating underlying neuronal activity from EEG using an iterative sparse technique. Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society, 634-637. https://doi.org/10.1109/EMBC.2015.7318442

Staines, W. R., Graham, S. J., Black, S. E., & McIlroy, W. E. (2002). Task-Relevant Modulation of Contralateral and Ipsilateral Primary Somatosensory Cortex and the Role of a Prefrontal-Cortical Sensory Gating System. NeuroImage, 15(1), 190-199. https://doi.org/10.1006/nimg.2001.0953

Stevens, J. A., & Stoykov, M. E. P. (2003). Using Motor Imagery in the Rehabilitation of Hemiparesis. Archives of Physical Medicine and Rehabilitation, 84(7), 1090-1092. https://doi.org/10.1016/S0003-9993(03)00042-X

Sutter, C., Fabre, M., Massi, F., Blouin, J., & Mouchnino, L. (2023). When mechanical engineering inspired from physiology improves postural-related somatosensory processes. Scientific Reports, 13(1), 19495. https://doi.org/10.1038/s41598-023-45381-z

Tadel, F., Baillet, S., Mosher, J. C., Pantazis, D., & Leahy, R. M. (2011). Brainstorm : A User-Friendly Application for MEG/EEG Analysis. Computational Intelligence and Neuroscience, 2011, 1-13. https://doi.org/10.1155/2011/879716

Tomlinson, S. E., Lewis, R., Liu, X., Texier, C., & Carré, M. J. (2011). Understanding the Friction Mechanisms Between the Human Finger and Flat Contacting Surfaces in Moist Conditions. Tribology Letters, 41(1), 283-294. https://doi.org/10.1007/s11249-010-9709-y

Voss, M., Ingram, J. N., Haggard, P., & Wolpert, D. M. (2006). Sensorimotor attenuation by central motor command signals in the absence of movement. Nature Neuroscience, 9(1), 26-27. https://doi.org/10.1038/nn1592

Wise, S. P., Boussaoud, D., Johnson, P. B., & Caminiti, R. (1997). PREMOTOR AND PARIETAL CORTEX : Corticocortical Connectivity and Combinatorial Computations. Annual Review of Neuroscience, 20(1), 25-42. https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.20.1.25

Wolpert, D. M., Goodbody, S. J., & Husain, M. (1998). Maintaining internal representations : The role of the human superior parietal lobe. Nature Neuroscience, 1(6), 529-533. https://doi.org/10.1038/2245

Yakovlev, L., Syrov, N., Miroshnikov, A., Lebedev, M., & Kaplan, A. (2023). Event-Related Desynchronization induced by Tactile Imagery : An EEG Study. Eneuro, 10(6), ENEURO.0455-22.2023. https://doi.org/10.1523/ENEURO.0455-22.2023

Zainos, A., Merchant, H., Hernández, A., Salinas, E., & Romo, R. (1997). Role of primary somatic sensory cortex in the categorization of tactile stimuli : Effects of lesions: Experimental Brain Research, 115(2), 357-360. https://doi.org/10.1007/PL00005704

Zhou, X., Mo, J. L., Li, Y. Y., Xiang, Z. Y., Yang, D., Masen, M. A., & Jin, Z. M. (2020). Effect of Finger Sliding Direction on Tactile Perception, Friction and Dynamics. Tribology Letters, 68(3), 85. https://doi.org/10.1007/s11249-020-01325-6

Zimmermann-Schlatter, A., Schuster, C., Puhan, M. A., Siekierka, E., & Steurer, J. (2008). Efficacy of motor imagery in post-stroke rehabilitation : A systematic review. Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation, 5(1), 8. https://doi.org/10.1186/1743-0003-5-8

DISCUSSION & PERSPECTIVES

Optimisation du contact au service de la transmission sensorielle 129
Un réseau cortical distinct pour le contrôle de l'équilibre 132
Des informations pertinentes pour la réalisation de la tâche 135
Pertinence dans un contexte de mouvement Passif 135
Pertinence dans un contexte de mouvement Actif 138
Pertinence dans un contexte d'imagerie motrice 141

Cette thèse se distingue par son approche axée sur l'optimisation du contact entre le pied (étude 1, 2) et même le doigt (étude 3) et sa surface d'appui au moyen d'une surface bio-inspirée. Cette discussion générale vise à comprendre comment les différents paradigmes mis en place s'interrelient autour d'une cause commune : les afférences tactiles générées par la surface biomimétique. Cette surface biomimétique s'inspirant à la fois des mécanorécepteurs et des dermatoglyphes, avec pour objectif d'améliorer la transmission et le traitement des informations tactiles plantaires, du niveau périphérique jusqu'au niveau cortical.

De l'exécution (étude 1) à la planification (étude 2) en passant par la représentation (étude 3) tel pourrait être décrit le cheminement de cette thèse. Chacune des études a permis de construire un parcours permettant de comprendre et mettre en lumière différents processus corticaux et mécaniques associés au mouvement passif (étude 1), actif (étude 2), ainsi qu'à nos représentations motrices (étude 3). Chacune de ces études, bien que distincte, contribue à une compréhension globale du rôle des afférences tactiles dans la motricité. L'analyse de chaque étude révèle comment l'optimisation du contact tactile influence la transmission sensorielle, en activant un réseau cortical distinct.

Cette thèse représente une contribution à la compréhension des mécanismes sous-tendant la transformation sensorimotrice d'afférences tactiles, en mettant en lumière l'importance cruciale de la surface biomimétique dans la modulation des processus corticaux associés à toutes les composantes du mouvement.

Optimisation du contact au service de la transmission sensorielle

Dans cette perspective, le premier argument que nous soutenons est que l'utilisation d'une surface biomimétique favorise la déformation cutanée et améliore le codage neuronal de cette déformation.

Au cours de ma thèse, nous avons mis en lumière que, par la modification du motif de la surface de support, il était possible d'induire un changement dans la réponse corticale. Plus précisément, se tenir sur la surface biomimétique a généré une réponse corticale plus rapide et plus prononcée à la suite d'une translation de la plateforme, par rapport aux surfaces de contrôle (i.e., lisse et striée) (étude 1/ *expérimentation 1*). Cette réponse restait potentialisée même lorsque la stimulation était activement générée par les participants (étude 2). L'augmentation de l'amplitude du potentiel évoqué somatosensoriel (SEP), observée lorsque les participants se tenaient debout sur la surface biomimétique avec une stimulation ''passive'' (étude 1/ *expérimentation 1*) ou ''active'' (étude 2, étude 3), a suggéré une amplification de la transmission des afférences cutanées plantaires (Case et al., 2016 ; Desmedt & Robertson, 1977 ; Hämäläinen et al., 1990 ; Lhomond et al., 2016 ; Lin et al., 2003 ; Salinas et al., 2000). Il est apparu que ces phénomènes de potentialisation des informations cutanées plantaires ont des origines distinctes pour une stimulation ''passive'' ou ''active'' des mécanorécepteurs.

Lorsque la surface d'appui est déplacée latéralement (stimulation ''passive''), nous avons observé une augmentation des déformations cutanées sans variation de leur durée durant la phase initiale du contact entre le pied et la surface. Ces déformations étaient exclusivement mécaniques, survenant avant toute activation musculaire ou stimulation vestibulaire. Par conséquent, ce sont les mécanorécepteurs qui ont été principalement stimulés et qui sont à l'origine du SEP enregistré au niveau de S1. L'activité des neurones de S1 codant les paramètres physiques du stimulus vibrotactile généré par le contact peau/surface biomimétique seraient responsables de cette facilitation (voir Romo & Rossi-Pool, 2020, pour revue). Il est ainsi possible de penser que l'augmentation de l'amplitude P1N1 et la diminution de la latence de P1 soient dus à la plus grande amplitude des forces de cisaillement (i.e., responsable de la déformation cutanée sous la sole plantaire). Cependant, la latence de P1 a suggéré que les signaux provenaient du contact entre la peau et la surface avant même que la déformation transitoire maximale de la peau ne soit atteinte. Cette observation a réduit l'importance

potentielle de la force maximale dans la génération du SEP. Ces résultats se sont accordés avec une étude antérieure de Tang et al. (2020), qui démontre qu'une plus grande déformation de la peau des doigts entraîne une augmentation de la force de friction et du stress, ce qui induit une stimulation tactile plus intense des mécanorécepteurs.

La stimulation des mécanorécepteurs passe essentiellement par les vibrations induites **(FIV)**, c'est-à-dire les vibrations induites par les phénomènes locaux transitoires (collage, glissement et décollement locaux) se produisant à l'interface de contact peau-surface. L'analyse des vibrations résultant du frottement (FIV) a mis en évidence que, lors d'une stimulation ''passive'', le mouvement tangentiel de la plateforme provoque un glissement local entre la peau et la surface ce qui engendre une signature vibratoire caractéristique à la surface biomimétique (étude 2). Deux pics de fréquences principales ont ainsi émergé à ~200 Hz et ~300 Hz. Ces mêmes pics de fréquences ont été observés par Scheibert et ses collaborateurs en 2009, lors du glissement d'un faux doigt avec des motifs mimant les dermatoglyphes sur une surface texturée, mais pas lors du glissement d'un faux doigt lisse. Ce résultat a été retrouvé dans l'étude 3 ou nous avons observé cette puissance maximale autour de 200-300Hz lors de l'exploration active de la surface biomimétique (étude 3). D'après la littérature relative à la microneurographie, ces fréquences ciblent préférentiellement les corpuscules de Pacini. Les corpuscules de Pacini (FA II) répondent aux transitions mécaniques et aux vibrations avec la plus grande sensibilité autour de 300 Hz (Bolanowski et al., 1988) et réagissent à de très petits mouvements de la peau (≈10 nanomètres) à 200 Hz (Brisben et al., 1999). Ces résultats suggèrent que dans une situation ou la surface se déplace tangentiellement au corps, que ce soit pour le pied (étude 1) ou le doigt (étude 3), la surface biomimétique permet de potentialiser les informations tactiles via la stimulation de mécanorécepteurs spécifiques.

De manière surprenante, il est apparu que cette potentialisation ne provenait pas de la même mécanique lors de la stimulation ''active'' des mécanorécepteurs plantaires (étude 2). La stimulation est dite ici active car elle est générée dans ce cas précis par les forces latérales appliquées sur le sol lors d'un transfert de poids sur une jambe. Dans cette situation aucune signature vibratoire caractéristique à la surface n'est apparu, ni pour la surface biomimétique, ni pour la surface contrôle. Pourtant, nous avons également observé une augmentation de l'amplitude et une réduction de la latence du SEP, signe d'une augmentation de la transmission sensorielle au niveau cortical (Case et al., 2016 ; Desmedt & Robertson, 1977 ; Hämäläinen et

al., 1990 ; Lhomond et al., 2016 ; Lin et al., 2003 ; Salinas et al., 2000). Cette augmentation se superpose sur les phénomènes d'atténuation observés lors de la réalisation du mouvement et qui sont caractérisés par une diminution d'environ 60% dans l'amplitude du SEP (Duysens et al., 1995). D'un point de vue de la mécanique d'interaction, nous avons proposé une hypothèse selon laquelle les motifs circulaires de la surface biomimétique induisent une **déformation multidirectionnelle de la peau** qui va modifier spatialement le champ de contraintes et permettre d'améliorer l'encodage des variations des déformations cutanées. Informations qui apparaissent pertinentes et essentielles lors de la phase de planification du mouvement.

Résumé

L'étude électroencéphalographique (EEG) et tribologique ont révélé des informations précieuses sur la transmission des informations sensorielles de la périphérie vers le cortex, en mettant en évidence que la surface biomimétique améliore cette transmission à la fois lors de stimulations ''passive'' (étude 1/ *expérimentation 1*) et ''active'' (étude 2, étude 3). En explorant au-delà de l'activité corticale, nous avons découvert que les mécanismes sous-jacents à cette potentialisation sont distincts. Ces observations constituent les premières preuves neurophysiologiques associées à une exploration tribologique que **l'optimisation du comportement mécanique du contact avec la peau via l'utilisation de notre surface biomimétique peut potentialiser le contrôle de la transmission des afférences sensorielles**.

Dans ce contexte de l'optimisation du contact, une des **premières perspectives** qui se dessine ici concerne la modulation de paramètres structurels de la surface afin de s'adapter aux caractéristiques propres aux individus. Il serait particulièrement pertinent de tester une population d'athlètes experts car ils ont la capacité à détourner leur attention des indices non pertinents ou distrayants afin d'extraire les indices les plus pertinents qui sont offerts par l'environnement (Paillard et al., 2011 ; Singer, 2000 ; Yeh et al., 2019). Cette aptitude pourrait résulter d'une sensibilité accrue des récepteurs sensoriels chez les sportifs de haut niveau (Perrin et al., 2002), qui s'illustre par exemple par une augmentation de l'attention envers les stimuli sensoriels chez les pratiquants de surf (Chapman et al., 2007). Dans le contexte du surf, le pied représente la première interface directe entre le corps et la planche. Ainsi, les informations cutanées plantaires issues de cette interaction contribuent à faire du pied un véritable système sensoriel de régulation posturale. La période de la surface, correspondant à

la distance entre deux crêtes, représente la caractéristique première qu'il serait intéressant de faire varier. Rappelons que, plus on s'approche de la distance inter-dermatoglyphes plus le signal vibratoire va être amplifier. Si on prend les surfaces, en imaginant adapter la surface biomimétique à chaque individu, on fait l'hypothèse que le traitement sensoriel sera d'autant plus augmenté et la performance posturale amélioré. Une **seconde perspective** s'ouvre alors si on se place dans un environnement de test écologique. En effet, la composition physico-chimique de la peau à un impact significatif sur la mécanique d'interaction avec les surfaces. Il a ainsi été montré qu'une augmentation de l'humidité entraîne un accroissement du coefficient de frottement (Cornuault et al., 2015 ; Tomlinson et al., 2011). Ainsi, en ajustant le niveau d'humidité du pied, cela pourrait servir à évaluer si la surface biomimétique maintient son avantage par rapport à d'autres surfaces, notamment pour les athlètes qui, en raison de leur activité, évoluent dans un environnement où leurs pieds sont en contact avec de l'eau.

Un réseau cortical distinct pour le contrôle de l'équilibre

Le deuxième argument que nous soutenons est que le réseau cortical activé avec la surface biomimétique est directement corrélé à la demande liée à la tâche.

La localisation de source de l'activité corticale (étude 1/ *expérimentation 1*) a permis de mettre en lumière que cette facilitation sensorielle trouve son origine dans l'activation d'un réseau cortical spécifique. Un contrôle qui serait plus **sensorimoteur** de bas niveau avec une sollicitation de régions corticales ayant des connexions directes avec le thalamus. Lors de la première expérimentation nous avons observé une activation accrue du cortex pariétal postérieur (PPC) gauche, et plus particulièrement de la partie médiane du lobule pariétal supérieur (SPL), le précuneus (*Figure 23*). Une fonction importante du SPL est de maintenir une représentation interne du corps ainsi que la construction d'une représentation dynamique du schéma corporel (Pellijeff et al., 2006 ; Wolpert et al., 1998). Un certain nombre d'études neuroanatomiques soutiennent l'idée que cette mise à jour rapide de la position du corps est possible grâce à l'existence de projections thalamocorticales directes vers le SPL. La connexion thalamocorticale directe peut être utilisée lorsque les informations sont pertinentes pour la tâche, car il s'agit d'un mode de transmission rapide et efficace des afférences sensorielles (Liang et al., 2013 ; Saradjian et al., 2019). Des études neuroanatomiques ont également

montré qu'il existait chez le macaque des projections directes d'informations cutanées du thalamus vers le PPC (Gamberini et al., 2020 ; Padberg et al., 2009). Mais également des interactions fonctionnelles fortes entre le précuneus et le thalamus postérieur (noyau latéral postérieur et pulvinaire) (Cunningham et al., 2017 ; Gamberini et al., 2020 ; Gharbawie et al., 2010 ; Pons & Kaas, 1985). L'aire corporelle extrastriée (EBA) a également montré une activité accrue avec la surface biomimétique. La connectivité partagée qui existe entre le précuneus et l'EBA (Zeharia et al., 2019), est cohérente avec son rôle dans l'amélioration du traitement spatial local des informations corporelles sur la direction d'un stimulus hors de vue (Striem-Amit & Amedi, 2014), qui pourrait correspondre ici à l'étirement de la peau sous les pieds. Ces observations ont appuyé l'idée que la surface biomimétique, en suivant une voie directe vers des zones d'intégration et de traitement, favorise l'optimisation de la transmission des afférences cutanées plantaires.

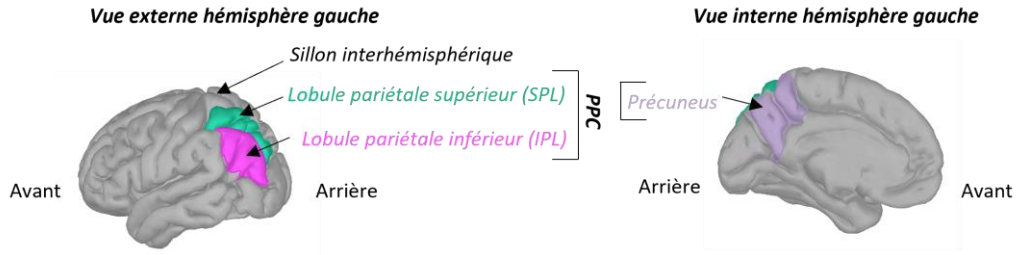


Figure 23. Représentation des régions constituant le PPC. Vue externe et interne de l'hémisphère gauche

L'implication d'un réseau plus sensorimoteur, avec une latéralisation de l'activité du PPC sur l'hémisphère gauche avec la surface biomimétique a révélé une diminution significative de la puissance des oscillations thêta dans cette région (étude 1/ *expérimentation 1*). Les oscillations thêta sont considérées comme un corrélat neuronal de la demande attentionnelle dans les tâches d'équilibre difficiles, où la puissance thêta augmente en réponse à cette demande (Hülsdünker et al., 2015 ; Sipp et al., 2013). Ainsi, la diminution significative de la puissance de la bande thêta avec la surface biomimétique peut refléter une diminution de la demande attentionnelle et une diminution de la difficulté de la tâche (Vuillerme & Nafati, 2007).

A l'inverse, l'augmentation de la puissance thêta, observée avec les deux surfaces contrôle témoignerait de l'augmentation des exigences attentionnelles et cognitives. En effet, pour ces surfaces contrôles (i.e., lisse et striée), il semblerait que l'implication d'un réseau plus cognitif

ait été prépondérant, avec l'activation de régions qui mobilisent davantage de processus attentionnels tels que la SMA (Taubert et al., 2011), l'ACC (Botvinick et al., 2001) ou encore l'IPL (Seghier, 2013).

L'étude 2 a révélé des résultats cohérents avec cette idée au travers de la synchronisation gamma surface-dépendante, suggérant une augmentation de la saillance des informations tactiles sur la surface biomimétique, associée à une diminution de la pertinence des indices tactiles avec une surface contrôle (i.e., lisse).

Résumé

Renforcer le **besoin d'attention** sur les surfaces contrôles serait un moyen de retenir des réponses potentiellement erronées dues à des indices tactiles appauvris avant que d'autres modalités sensorielles, comme le système vestibulaire ou la vision n'entrent en jeu pour rétablir l'équilibre. A l'inverse la surface biomimétique permettrait une **diminution de la demande attentionnelle** et une **modulation vers le bas de la difficulté de la tâche** grâce à des **informations pertinentes** et saillantes pour la tâche.

Une **future perspective** quant aux observations des études 1 et 2 pourrait être de répliquer un protocole de stimulation ''passive'' et ''active'' avec une population de personnes âgés et d'y ajouter un paradigme de double tâche de la même manière que dans *l'expérimentation 2* de l'étude 1. Avec le processus de vieillissement, les demandes en termes d'attention nécessaires au maintien de l'équilibre augmentent tandis que les informations sensorielles disponibles diminuent (revue Boisgontier et al., 2011). De plus, l'incapacité à consacrer une attention adéquate au contrôle postural dans des situations impliquant des tâches multiples peut constituer un élément favorisant le déséquilibre et les chutes chez certains individus âgés (Shumway-Cook & Woollacott, 2000 ; Woollacott & Shumway-Cook, 2002). Ainsi, si la surface biomimétique réduit effectivement la demande attentionnelle on suppose que les performances posturales statiques et dynamiques pourraient être améliorées.

Cette conclusion nous conduit naturellement vers la suite de la discussion, qui cherchera à explorer la pertinence des informations biomimétiques et ses implications dans divers contextes.

Des informations pertinentes pour la réalisation de la tâche

Le troisième argument que nous avançons ici est que la surface biomimétique fournit des informations pertinentes qui seront directement utiles pour les besoins de la tâche en cours en fonction du contexte.

Pertinence dans un contexte de mouvement Passif

Dans la vie quotidienne, nous ne prêtons souvent pas attention à notre équilibre, ce qui nous permet d'effectuer d'autres tâches simultanément, comme parler au téléphone tout en restant debout ou en marchant. Cependant le contrôle de l'équilibre nécessite de l'attention et des ressources cognitives (Lajoie et al., 1993). Un certain nombre de chercheurs ont étudié la relation entre le contrôle postural et les processus cognitifs, en particulier par le biais du paradigme de la **double tâche** (Kerr et al., 1985). Ce paradigme implique la réalisation simultanée de deux tâches - une tâche principale et une tâche secondaire. L'idée est que si le contrôle postural nécessite des ressources attentionnelles, l'exécution d'une tâche secondaire exigeante sur le plan attentionnel devrait créer une interférence entre les deux. L'interférence se traduit par une altération de la performance de l'une ou des deux tâches en raison de demandes attentionnelles partagées (Kerr et al., 1985 ; Lajoie et al., 1993 ; Maki & McIlroy, 2007). Il a été montré que l'exposition à une tâche cognitive (par exemple, une tâche de soustraction mathématique) pouvait réduire, l'efficacité des muscles posturaux en réponse à une déstabilisation de la surface chez les jeunes adultes, et plus encore chez les adultes plus âgés (Rankin et al., 2000).

Cependant un résultat tout autre est apparu lors de *l'expérimentation 2*. En effet, une augmentation significative de la transmission sensorielle au niveau cortical (i.e., SEP) a été observée lorsque les participants étaient soumis à une double tâche par rapport à la tâche simple. Néanmoins, le bénéfice postural résultant de cette augmentation n'a été observé que dans le cas de la surface biomimétique (*résultats présentés en annexes*). Effectivement, la réaction posturale était plus efficace (i.e., plus court et plus ample Horak et al., 1997 ; Ikai et al., 2003) lors de la double tâche suite au déplacement de la plateforme par rapport à la simple tâche uniquement lorsque les participants se tenaient sur la surface biomimétique. Par conséquent, l'engagement des participants dans la tâche cognitive n'a pas eu de conséquences

néfastes sur le contrôle postural, comme cela a souvent été rapporté dans des études antérieures (Melzer et al., 2001 ; Rankin et al., 2000).

Nous faisons face à un résultat paradoxal, car les deux surfaces ont induit une augmentation significative du SEP pendant la double tâche mais pas nécessairement une amélioration de la réaction posturale. En envisageant cette situation différemment, on pourrait avancer l'hypothèse que l'augmentation de la réponse corticale ne traduit pas nécessairement une augmentation d'informations pertinentes pour la tâche mais, dans notre cas, simplement la réponse à une stimulation inattendue. En effet, un phénomène d'atténuation, généralement considéré comme un mécanisme de filtrage des caractéristiques redondantes d'un stimulus peut se mettre en place au cours des premières étapes du traitement (Cheng et al., 2016 ; Hsiao et al., 2013 ; Staines et al., 2002 ; Wiesman et al., 2017). Le cerveau ignore les stimuli fréquents ou constants **au profit** des stimuli uniques ou inattendues. Les chercheurs ont exploré les aspects neurophysiologiques de l'attention et de la cognition à l'aide du paradigme de l'oddball (Herrmann & Knight, 2001). Cette tâche implique la présentation de stimuli audio ou visuels répétitifs, occasionnellement interrompus par un stimulus inattendu appelé "déviant". Le cerveau alloue davantage de ressources attentionnelles à ce stimulus, ce qui peut entraîner une amplification de la réponse électrophysiologique (Picton, 1992). Ainsi, la raison sous-jacente de l'augmentation de cette composante est peut-être que lorsqu'un stimulus rare ou inattendu est présenté au milieu de stimuli plus fréquents et prévisibles, il capte l'attention de manière significative. En ajoutant un bruit de fond à la tâche, le niveau d'excitation est accru, ce qui fait ressortir les informations les plus saillantes. D'autres études ont utilisé ce "bruit" pour perturber le système et ont souligné qu'il semble améliorer les capacités sensorimotrices grâce au phénomène de résonance stochastique, un mécanisme observable dans les systèmes non linéaires tels que le système postural (McDonnell & Ward, 2011 ; Moss et al., 2004). Par conséquent, nos résultats pourraient suggérer que l'augmentation observée du SEP lors de la double tâche indique que cette tâche a induit un bruit de fond dans laquelle la déstabilisation posturale via la translation de la surface d'appui a agi comme un stimulus déviant, suscitant une réponse corticale plus importante par rapport à la tâche posturale simple.

Mais dans les deux tâches, la surface biomimétique a présenté une réponse corticale avec une amplitude plus importante par rapport à la surface striée. C'est précisément grâce

au paradigme de double tâche que cette petite différence associée au réseau sensorimoteur (étude 1/ *expérimentation 1*) activé lorsque l'on se trouve sur une surface biomimétique que ce dernier a pu entièrement s'exprimer. Il est probable que cette différence soit liée à la pertinence accrue des informations fournies par la surface biomimétique, associée à un mécanisme de modulation sensorielle. Cette capacité à ajuster l'organisation sensorielle a été précédemment observée, notamment chez des gymnastes experts (Yeh et al., 2019). Lors d'une double tâche, ils sont capables d'améliorer considérablement leur performance posturale en adoptant une stratégie sensorielle différente qui consiste à repondérer les entrées sensorielles pour utiliser les plus saillantes afin de mieux réaliser la tâche, mais uniquement dans le cas d'une tâche secondaire très exigeante. Le modèle de relation en U inversé suggère que pour les doubles tâches simples, il existe une corrélation linéaire entre l'attention (arousal) et la performance, alors que pour les doubles tâches difficiles, la relation prend la forme d'un U inversé (Huxhold et al., 2006). Huxhold et collaborateurs ont proposé que les exigences cognitives accrues augmentent le niveau d'éveil, conduisant à une régulation posturale optimale dans le groupe d'experts. Lors de l'exécution simultanée de deux tâches exigeantes, non seulement ces tâches sont en concurrence pour les ressources attentionnelles, mais elles obligent également le SNC à établir des priorités entre elles, en mettant l'accent sur les informations les plus pertinentes pour la tâche à accomplir (Yeh et al., 2019). Cette capacité à repondérer les informations sensorielles va de pair avec la focalisation interne ou externe de l'attention sur le contrôle postural pendant la tâche (Vuillerme & Nafati, 2007). Une focalisation externe est connue pour diminuer les processus attentionnels conscients liés au moteur (Vuillerme & Nafati, 2007 ; Wulf & Prinz, 2001) par rapport à une focalisation interne de l'attention (Sherwood et al., 2020). Cette allocation des ressources attentionnelles est essentielle pour un comportement adaptatif en réponse à l'interférence de la double tâche (Rankin et al., 2000 ; Shumway-Cook et al., 1997). Des recherches neurophysiologiques antérieures indiquent que le fait d'avoir une focalisation externe de l'attention conduit à une activité neuronale plus efficace (i.e., augmentation de l'inhibition intracorticale) conduisant à une meilleure efficacité du mouvement (Kuhn et al., 2017). L'inhibition intracorticale fait référence à un processus neurophysiologique dans lequel les neurones inhibent l'activité d'autres neurones. Cette forme d'inhibition est essentielle pour le fonctionnement normal du système nerveux et joue un rôle crucial dans le contrôle de l'excitation neuronale et la modulation des signaux neuronaux. Les interactions entre les processus

excitateurs/inhibiteurs sont cruciaux pour le contrôle moteur, un déficit de l'inhibition intracorticale pouvant entraver la fonction motrice (Hummel et al., 2009).

De plus, il a été observé que la focalisation externe suscite une plus grande activation dans le cortex somatosensoriel primaire (S1) et le cortex moteur que la focalisation interne (Zentgraf et al., 2009). Ces observations renforcent les résultats obtenus dans étude 1/ *expérimentation 1* concernant les réseaux impliqués dans le contrôle de l'équilibre sur différentes surfaces. Il est possible que la surface biomimétique ait facilité le passage vers une focalisation externe de l'attention, ce qui s'est avéré bénéfique pour la réaction posturale lors de la double tâche. En revanche, d'autres surfaces, en l'occurrence la surface striée, n'ont pas semblé permettre ce changement, soulignant une fois de plus la nécessité de renforcer le besoin d'attention sur des surfaces qui fournissent des informations moins pertinentes (e.g., lisse, striée).

Résumé

L'amplification du traitement des informations tactiles plantaires suggère une adaptation du système sensoriel, probablement stimulée par la nécessité de concilier les exigences de la double tâche cognitive. L'exécution de la double tâche a permis de révéler que les indices fournis par la surface biomimétique se révèlent pertinent pour mettre en place une **réaction posturale** appropriée (étude 1/ *expérimentation 2*).

Pertinence dans un contexte de mouvement Actif

À la lumière de ces résultats, nous avions initialement envisagé que la pertinence des informations tactiles fournies par la surface biomimétique pourrait contribuer à réduire le phénomène d'atténuation observé lors de l'exécution d'un mouvement volontaire. Mais nos observations ont mis en lumière que cette potentialisation se produisait en amont, pendant la phase de planification du mouvement (étude 2). Des études antérieures ont montré que les informations somatosensorielles provenant des membres inférieurs sont cruciales pour façonner, les ajustements posturaux responsables de l'initiation du déplacement du poids du corps (Mouchnino & Blouin, 2013 ; Timmann & Horak, 1998). Notre cerveau a la capacité de contrôler la quantité des signaux cutanés qui seront traités en filtrant ou en augmentant leur transmission. Les entrées sensorielles peuvent subir ce que l'on appelle le **gating sensoriel ou atténuation sensorielle** lié au mouvement (Chapman et al., 1987 ; Seki et al., 2003). Cette

atténuation des entrées sensorielles est fondée sur le modèle interne qui va utiliser la copie de la commande motrice (c'est-à-dire la copie efférente) : un signal efférent provenant des zones motrices va ainsi annuler les réafférences sensorielles prédites qui surviennent pendant les mouvements volontaires (Miall & Wolpert, 1996 ; Wolpert et al., 1995). Il a été proposé que le rôle de cette atténuation sensorielle soit de différencier les sensations créées par ses propres mouvements des sensations résultant de stimuli externes, en donnant ainsi plus de poids aux entrées sensorielles externes moins prévisibles (Miall & Wolpert., 1996 ; Wolpert et al., 1995). Si le mouvement s'accompagne d'un filtrage sensoriel, il est également généralement admis que lorsque les informations sensorielles sont pertinentes pour le comportement, le filtrage sensoriel lié au mouvement peut être partiellement levé (Blouin et al., 2014 ; Confais et al., 2017 ; Cybulska-Klosowicz et al., 2011). Cette levée d'inhibition sensorielle peut se faire pendant l'exécution motrice (Cybulska-Klosowicz et al., 2011) ou durant la phase de planification du mouvement (Mouchnino et al., 2015).

En accord avec cette idée, un résultat particulièrement intéressant que nous avons observé est la modulation de l'activité gamma. Cette modulation reflète l'activation corticale (Pfurtscheller et al., 1993 ; Spydell et al., 1979), en fonction de la surface pendant la phase de **planification** du mouvement. En effet nous avons observé une expression de gamma plus importante sur les régions centropariétales (S1 et SPL) pour la surface biomimétique, alors qu'avec la surface lisse elle a été observée sur les zones occipitotemporales (EBA). Les aires corticales S1 et SPL sont deux aires corticales qui reçoivent des informations tactiles, et la nature somatosensorielle de ces zones a été suggérée par des études neuroanatomiques (Chung et al., 1986 ; Impieri et al., 2018 ; Padberg et al., 2009). Les divers noyaux du "thalamus somatosensoriel", responsables de la transmission des sensations tactiles de la périphérie aux aires corticales, se projettent dans les aires somatosensorielles postcentrales 3b, 1 ou 5 (qui fait partie du SPL). L'aire 5, traditionnellement considérée comme une aire de haut niveau située après le traitement de l'information par les aires 3b et 1, a été identifiée par comme présentant des projections directes des noyaux composant le "thalamus sensoriel" (Impieri et al., 2018). Par ailleurs, l'étude de Palmer et son équipe (2016) a montré une relation entre l'augmentation de gamma et une meilleure perception de la reproduction de la force à venir (c.-à-d. moins d'erreurs). Par conséquent, l'augmentation de l'activité gamma observée dans les aires S1 et SPL lors de l'interaction avec la surface biomimétique renforce l'hypothèse selon

laquelle cette activité reflète un mécanisme de facilitation dans le traitement des informations tactiles pendant la préparation du mouvement. A l'inverse, la localisation de l'activité gamma sur l'EBA pour la surface lisse indiquerait le recourt à une représentation visuelle de la position du corps dans l'espace (Astafiev et al., 2004 ; Urgesi et al., 2007) lors de la préparation du mouvement ce qui pourrait être le signe d'une diminution de la pertinence des indices tactiles lorsque l'on se tient sur une surface lisse.

Résumé

L'augmentation de la puissance des oscillations gamma dans les régions S1 et SPL en présence de la surface biomimétique appuie l'idée qu'il existe une modulation possible du gain des informations tactiles entrantes **en préparation de l'exécution imminente du transfert du poids corporel** (étude 2). Ces résultats mettent en avant le rôle fonctionnel des oscillations gamma dans le traitement des stimuli comportant une pertinence significative au cours des premières phases du transfert de poids corporel.

Nous avons ici interprété l'augmentation de la puissance gamma comme un mécanisme qui contribuerait à une meilleure perception de l'influx cutané. Cette augmentation permettrait de définir plus précisément les forces à exercer sur le sol pour déplacer le poids du corps. Afin de valider cette hypothèse une **perspective** qui pourrait être envisagé serait de reproduire le montage expérimental utilisé précédemment dans mon équipe (Mouchnino et al., 2015). Dans cette expérience la sensibilité à la stimulation cutanée a été évaluée en mesurant l'amplitude du SEP (sur l'électrode Cz) à la suite de stimulations électriques de la sole plantaire. Deux stimulations ont été effectuées pendant la phase de planification d'un mouvement de marche et deux autres pendant l'exécution du mouvement. Il a ainsi été constaté que le SEP (P_{50}-N_{80}) était facilité au début de la phase de planification (≈700 ms avant l'exécution du mouvement) par rapport aux participants qui restaient immobiles.

L'absence de réduction de la suppression sensorielle associée au mouvement ouvre ici également une **nouvelle perspective** expérimentale. Lors de *l'expérimentation 1* de l'étude 1 le bénéfice de la surface biomimétique pour la réaction posturale n'a pas non plus été observé, c'est seulement lorsque l'on a poussé le système dans une situation complexe à l'aide la double tâche cognitive *(expérimentation 2)* que cette potentialisation de la surface a pu s'exprimer. Il serait ainsi intéressant de voir si avec une augmentation des exigences d'une tâche posturale dynamique (e.g., beam walking, balance board task,..) la potentialisation des informations se

ferait également durant l'exécution du mouvement actif, réduisant ainsi la suppression sensorielle associée.

Ainsi, en conservant le design expérimental de Mouchnino et ses collègues, qui intègre des stimulations pendant la planification et l'exécution (Mouchnino et al., 2015), il serait possible de confirmer le rôle fonctionnel des oscillations de la bande gamma dans le traitement des stimuli pertinents lors des premières étapes du transfert de poids corporel. De plus, en poussant le système dans une situation posturale plus complexe on pourrait également examiner si la surface biomimétique permet de réduire l'atténuation sensorielle lors de l'exécution motrice.

Pertinence dans un contexte d'imagerie motrice

La fin de cette discussion se concentrera principalement sur l'analyse de l'étude 3, cherchant à identifier les relations, les questionnements, les perspectives et applications communes entre ses résultats et le contrôle de l'équilibre, du mouvement. Au premier abord l'étude 3 peut sembler éloigner des questions initiales qui portent sur les informations plantaires issus de l'interaction avec la surface biomimétique. Mais la réalité est tout autre puisque sur la main et sur le pied nous retrouvons les mêmes dermatoglyphes et mécanorécepteurs. De plus, les processus de **planification**, **d'exécution** et de **représentations** motrices sont **communs au mouvement, plutôt qu'à l'effecteur spécifique**.

L'étude 3 se distingue alors par son caractère novateur, mettant en œuvre une condition d'imagerie motrice associée à un retour tactile reproduisant les conséquences sensorielles du mouvement imaginé. Cette approche a été rendue possible grâce à l'utilisation d'un dispositif de retour tactile, permettant de reproduire le contenu vibratoire (FIV) de l'exploration naturelle. L'ajout d'un feedback va permettre sans sortie motrice de faire fonctionner la boucle sensorimotrice.

L'imagerie motrice représente un état dynamique où un individu simule mentalement une action sans effectuer de mouvements corporels (Jeannerod, 1994). Ainsi feedback sensoriel et imagerie semblent, à première vue, être des concepts étonnamment éloignés. Pourtant, c'est en partie grâce à l'utilisation de l'imagerie qu'il a été mis en évidence que les feedbacks associés au mouvement sont des éléments essentiels pour mettre à jour les

prédictions motrices établies par le modèle interne (Gueugneau et al., 2015). En effet, l'imagerie motrice s'est d'abord affirmée comme une approche permettant d'explorer le processus de représentation de l'action et des modèles internes. Un défaut de mise à jour des modèles internes pouvant conduire à des prédictions excessivement optimistes générant un décalage entre ce que la personne croit pouvoir faire et ce qu'elle est réellement capable de faire.

Des données expérimentales qui ont utilisé l'imagerie ont mis en lumière des changements liés à l'âge avec notamment une perte de précision dans les prédictions des mouvements de la main lors de l'imagerie motrice (Skoura et al., 2008), une diminution de la capacité à imaginer les mouvements d'un point de vue interne (Mulder et al., 2007), et une tendance à surestimer les limites de l'espace (Gabbard et al., 2011). Une des hypothèses qui est avancée dans l'étude de Skoura et collaborateurs en 2008 est que l'altération des actions imaginées, peut être lié au fait que **les informations sensorielles de la périphérie ne sont pas disponibles pour le système pendant la simulation du mouvement**, comme elles le sont pendant l'exécution du mouvement (Skoura et al., 2008). Au niveau postural, des observations similaires ont été établies. L'étude menée par Lafargue et collaborateurs en 2013 a également utilisé un paradigme d'imagerie. Les résultats ont montré que les personnes âgées avaient tendance à surestimer leurs capacités posturales, augmentant ainsi la probabilité de s'engager dans des activités de locomotion comportant des risques. Cette erreur d'appréciation a été attribuée à un défaut de mise à jour des modèles internes. Les auteurs ont avancé plusieurs hypothèses quant à la difficulté de mettre à jour ces modèles. La première résulterait d'une diminution significative de l'activité physique. La seconde, d'un point de vue neurologique, pourrait être associé aux changements structurels associés, tels que la perte de matière grise et blanche, en particulier dans les lobes frontaux et pariétaux (Resnick et al., 2003). Le cortex pariétal étant reconnu comme l'une des structures cérébrales fréquemment mentionnées comme étant impliquée dans le maintien et la mise à jour des modèles internes (Blakemore & Sirigu, 2003 ; Wolpert et al., 1998).

Cette exposition théorique a mis en lumière la manière dont l'imagerie motrice a été utilisée comme un outil pour souligner la nécessité de mettre à jour les modèles. Cependant, peu d'études ont entrepris l'approche inverse. **Se servir de ces observations pour optimiser la tâche d'imagerie (étude 3) en simulant des entrées sensorielles induites pendant le**

mouvement qui pourrait faciliter les processus somatosensoriels utilisés pour alimenter les représentations internes.

L'originalité de la présente étude repose précisément sur cette observation : **lorsque le feedback tactile des participants est reproduit pendant l'imagerie motrice, les processus sensoriels liés au mouvement sont facilités**. Là où nous avons mis en évidence que les informations sensorielles étaient potentialisées pour la réponse motrice face à une perturbation posturale (étude 1) ou la planification motrice (étude 2), ici, l'étude 3 met en évidence une levée de l'atténuation lors de ce que l'on pourrait qualifier de ''*production motrice imaginée*''. Ceci est attesté par l'augmentation de l'ERD alpha (8-12Hz), un indicateur fiable du traitement cortical et de l'activation du réseau sensorimoteur (Klimesch et al., 2007 ; Pfurtscheller & Aranibar, 1977 ; Pfurtscheller et al., 1997). Le phénomène d'atténuation sensorielle sert à supprimer les informations redondantes qui ont été prédites par le système. Si cette atténuation est diminuée cela suggère que les informations sont pertinentes pour la réalisation de la tâche en cours. Cette idée est soutenue par l'étude de de Cybulska-Klosowicz en 2011 qui a montré que les individus optimisent leur vitesse d'exploration tactile pour éviter les vitesses associées au gating tactile (i.e., atténuation sensorielle). Cette stratégie a permis de maximiser la qualité du feedback et d'améliorer la perception. Dans le cadre de l'étude 3 l'augmentation du traitement sensoriel associée au feedback tactile lié au mouvement pourrait donc témoigner d'un rôle fonctionnel de ce dernier.

Résumé

L'augmentation de la désynchronisation des oscillations alpha dans les régions sensorimotrices, en présence d'un retour tactile, montre pour la première fois la possibilité d'une facilitation des processus sensoriels liés au mouvement lors de la réalisation d'une tâche d'imagerie motrice (étude 3).

De la même manière que ce qui a été discuté précédemment avec l'impact de la double tâche sur l'amplitude de la réponse corticale (i.e., SEP) lors de l'étude 1 nous ne pouvons pas ignorer ici le possible rôle de **l'attention**. Eimer & Forster (2003) par exemple ont observé une augmentation de la réponse corticale controlatéral lors d'une stimulation tactile de l'index lorsque l'attention était dirigée vers le côté stimulé. L'attention pourrait ainsi moduler l'activité

de base des neurones et augmenter la réponse induite par le stimulus. L'idée est que la modulation de l'activité de base peut refléter un signal top down qui donne un avantage compétitif à un stimulus lorsqu'il est pertinent pour la tâche. Dans cette étude 3 la différence inter-individuelle qui existe remet justement en perspective l'attribution de cette augmentation du traitement sensorielle à l'attention. En effet bons et mauvais imageurs ont été invité à porter leur attention vers le retour vibratoire pour s'en servir dans la tâche d'imagerie mais les mauvais imageurs ont très peu voire même pas du tout exploité ce retour d'informations tactiles à la vue de leur niveau d'ERD alpha. *Même s'il faut rester critique à la vue du nombre de l'échantillon il est toutefois notable qu'une augmentation du traitement sensoriel a été observée chez les mauvais imageurs lorsqu'ils ont bénéficié de retours tactiles associés à la surface biomimétique, renforçant ainsi toutes les observations précédemment établies (études 1 et 2) sur la pertinence des informations issues de l'interaction avec cette surface*. Peut-être que, à la manière d'une double tâche, pour les mauvais imageurs il y a eu une interférence entre la tâche d'imagerie et la stimulation tactile. Ils ont ainsi négligé les vibrations et en regardant les activités frontales on se rend compte qu'ils ont même eu du mal à s'engager dans la tâche d'imagerie. *Une fois de plus, tout en conservant un esprit critique à l'égard de la potentialisation du traitement des retours tactiles associés à la surface biomimétique par les mauvais imageurs, cela résonne avec les résultats de l'expérimentation 1 de l'étude 1. Ces résultats ayant suggéré que grâce au réseau cortical sensorimoteur de plus bas niveau activé avec la surface biomimétique la demande attentionnelle serait diminuée. Ceci aurait permis aux mauvais imageurs de réduire le degré d'interférence et d'augmenter le traitement sensoriel (étude 3).*

Cette différence entre les groupes remet en perspective le rôle exclusif de l'attention dans l'augmentation du traitement sensoriel. De plus, la facilitation observée dans notre étude contraste avec des études antérieures qui utilisaient des stimulations tactiles non liées au mouvement et dans lesquelles cette facilitation n'a pas été observée. Dans ces études, seule l'excitabilité corticale (Kaneko et al., 2014) pendant l'imagerie motrice pouvait être améliorée en touchant un objet réel avec la main imaginée (Mizuguchi et al., 2009). Nos résultats font échos à l'étude réalisée par l'équipe de Shu et collaborateurs en 2017 qui a utilisé une stimulation vibrotactile dans le cadre de l'imagerie motrice chez des patients post AVC et sains. Chez des patients ayant subi un AVC, la capacité d'imagerie motrice de la main parétique

diminue considérablement en raison du déficit moteur (De Vries et al., 2011). Il a été montré que l'imagination de la main parétique entraînait essentiellement des schémas ERD sensorimoteur ipsilatérale (main saine) (Park et al., 2016). En appliquant un retour sensoriel sur la main parétique ils ont retrouvé des schémas ERD sensorimoteurs controlatéraux classiquement observés chez des sujets sains (Pfurtscheller et al., 1997). Mais cela n'a eu aucun impact significatif lorsque la vibration était appliquée sur la main saine mettant ainsi en lumière **l'importance du contenu informationnel du retour tactile qui est fourni**. On pourrait ainsi être amené à penser que dans une perspective rééducative, fournir un retour vibratoire sans contenu informationnel pourrait suffire à maintenir l'activité et les connexions intra-corticales. Cependant, cela reviendrait à ignorer l'importance des retours sensoriels associés au mouvement et leur rôle dans la mise à jour des modèles internes, comme cela a été précédemment présenté.

Dans cette étude, nous avions initialement supposé que l'augmentation du traitement sensoriel pendant la tâche d'imagerie permettrait de mettre à jour les représentations basées sur le toucher ce qui se serait traduit par une amélioration dans la tâche de discrimination des surfaces. Cependant, cela ne s'est pas produit, et les mauvais imageurs étaient même meilleurs que les bons. Nous avons suggéré plusieurs hypothèses comme pistes d'explication. L'une des hypothèses repose sur la corrélation entre la composition physico-chimique des doigts et les compétences en imagerie. Chez les bons imageurs la résistance cutanée diminue en raison d'une augmentation de l'humidité du doigt lors d'une tâche d'imagerie (Roure et al., 1999). Cette altération physico-chimique pourrait ainsi influencer la perception vibratoire. En envisageant la reproduction de cette expérience, une **perspective** importante serait de mettre en œuvre des contre-mesures pour s'affranchir de cette problématique.

L'amélioration des performances chez les mauvais imageurs nous conduit à reconsidérer la pertinence du choix d'une tâche de discrimination de surface pour évaluer la mise à jour et la qualité des modèles internes. Une **perspective** qui s'ouvre est donc d'élaborer un protocole robuste, une proposition en est faite ci-dessous. Ce protocole permettrait de tester spécifiquement les représentations et leurs mises à jour, mais également de voir si une tâche de discrimination est effectivement un bon test des représentations. Une des possibilités serait d'espacer de plusieurs heures la session *exploration naturelle* et la session de *test*, avec entre les deux des sessions de reproduction tactile + imagerie qui maintiendrait à jour les

représentations. Tester les modèles internes se baserait ici sur deux aspects. Un aspect **discriminatoire** ou différentes surfaces devraient être différenciées sur la base du contenu vibratoire. Également un aspect temporel en incluant le **principe d'isochronie**. Ce principe stipule que le mouvement imaginé conserve les mêmes caractéristiques temporelles que le mouvement effectivement généré, il a souvent été utilisé pour traiter de la mise à jour des représentations, comme dans Gueugneau et al., 2015. Ainsi, on pourrait jouer sur une reproduction vibratoire avec des durées variables et les participants devraient discerner celui qui correspond à son mouvement réel.



Cette perspective de mise à jour des représentations basées sur le toucher revêt une importance particulière lorsqu'on la replace dans le contexte du contrôle de l'équilibre et du mouvement. Les commandes motrices sont générées de manière prédictive à partir du mouvement souhaité et de l'état initial du corps (Wolpert & Flanagan, 2001 ; Wolpert & Ghahramani, 2000). Cet état initial du corps est encodé au niveau des représentations internes du corps. L'efficacité de la prédiction/estimation repose sur la capacité à activer une représentation interne précise de la position (et du mouvement) du corps par rapport à l'environnement. La perception tactile joue un rôle particulier dans la représentation du corps (Haggard et al., 2003), car la peau est à l'interface entre le corps et le monde. Bien que la phase de planification motrice ait été démontrée comme étant sous contrôle anticipé (MacKinnon et al., 2007), elle peut également être modulée en ligne sur la base des retours sensoriels (Mouchnino et al., 2012, 2015). Ainsi, si on fait un lien avec l'étude 2 l'augmentation du traitement des afférences tactiles observée pendant la préparation pourrait avoir été utilisé pour améliorer la représentation du corps dans l'espace avant d'effectuer le transfert de poids. Si les afférences tactiles sont essentielles pour le contrôle de l'équilibre mais aussi pour l'initiation et l'exécution du mouvement il serait donc pertinent d'imaginer un protocole similaire à celui de l'étude 3 qui a montré une facilitation du traitement des afférences tactiles. Compte tenu de l'importance reconnue de la rétroaction sensorielle provenant des orteils dans la régulation de l'équilibre en position debout (Viseux et al., 2018), une approche envisageable dans cette expérimentation serait d'enregistrer les FIV générées au niveau des premiers métatarses. Cela pourrait être réalisé en utilisant un accéléromètre monoaxial fixé sur l'orteil,

comme décrit dans l'étude 2. La démarche proposée consisterait ensuite à reproduire ces vibrations, suivant une méthode similaire à celle employée dans l'étude 3.

De plus dans le contexte de la recherche, il demeure essentiel de promouvoir la collaboration entre neuroscientifiques et tribologues pour approfondir notre compréhension du sens du toucher. L'interconnexion entre ces deux domaines devient de plus en plus évidente, en particulier lorsque nous cherchons à reproduire avec précision des signaux réels au moyen de dispositifs tribologiques. Pour le moment avec l'étude 3 nous avons mis l'emphase sur les vibrations générées à l'interface de contact mais il serait intéressant dans le futur de concevoir des dispositifs de retours tactiles qui intègrent les vibrations mais également la notion d'enfoncement et d'étirement cutanée qui sont des éléments tout aussi importants.

CONCLUSION GENERALE

Cette thèse offre une contribution à la compréhension des interactions entre les surfaces et les processus neurophysiologiques liés à la transmission des informations sensorielles. L'association de l'étude électroencéphalographique (EEG) avec des investigations tribologiques a permis de mettre en lumière la manière dont une surface biomimétique peut influencer la transmission des afférences sensorielles de la périphérie vers le cortex. Les résultats indiquent une amélioration de cette transmission aussi bien lors de stimulations passives (étude 1) que lors d'activités motrices effectives (étude 2) et imaginées (étude 3), soulignant ainsi l'efficacité de la surface biomimétique. L'analyse au-delà de l'activité corticale a révélé des mécanismes distincts sous-tendant cette potentialisation, marquant ainsi une avancée dans la compréhension des adaptations neurophysiologiques induites par la manipulation tribologique.

Une contribution novatrice de ma thèse réside dans la proposition que la surface biomimétique, en optimisant le comportement mécanique du contact avec la peau, peut potentialiser le contrôle de la transmission des afférences sensorielles. Cette influence se manifeste par des informations pertinentes et saillantes fournies par la surface.

En conclusion, cette thèse éclaire de manière novatrice les liens entre surface biomimétique, processus neurophysiologiques et performances sensorimotrices. Les résultats présentés soulignent l'importance de prendre en compte les surfaces en interaction avec le corps dans la modulation de la transmission des afférences sensorielles. Ouvrant ainsi la voie à de futures applications dans le domaine de l'ergonomie, de la réadaptation, et au-delà.

Bibliographie

Abraira, V. E., & Ginty, D. D. (2013). The Sensory Neurons of Touch. *Neuron*, *79*(4), 618-639. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2013.07.051

Abraira, V. E., Kuehn, E. D., Chirila, A. M., Springel, M. W., Toliver, A. A., Zimmerman, A. L., Orefice, L. L., Boyle, K. A., Bai, L., Song, B. J., Bashista, K. A., O'Neill, T. G., Zhuo, J., Tsan, C., Hoynoski, J., Rutlin, M., Kus, L., Niederkofler, V., Watanabe, M., … Ginty, D. D. (2017). The Cellular and Synaptic Architecture of the Mechanosensory Dorsal Horn. *Cell*, *168*, 295-310. https://doi.org/10.1016/j.cell.2016.12.010

Astafiev, S. V., Stanley, C. M., Shulman, G. L., & Corbetta, M. (2004). Extrastriate body area in human occipital cortex responds to the performance of motor actions. *Nature Neuroscience*, *7*(5), 542-548. https://doi.org/10.1038/nn1241

Barin, K. (1989). Evaluation of a generalized model of human postural dynamics and control in the sagittal plane. *Biological Cybernetics*, *61*(1), 37-50. https://doi.org/10.1007/BF00204758

Bear, M. F., Connors, B. W., & Paradiso, M. A. (2002). *Neurosciences : A la découverte du cerveau* (2e éd.). Baltimore: Lippincott Williams & Wilkins.

Bell, J., Bolanowski, S., & Holmes, M. H. (1994). The structure and function of pacinian corpuscles : A review. *Progress in Neurobiology*, *42*(1), 79-128. https://doi.org/10.1016/0301-0082(94)90022-1

Bensmaïa, S., & Hollins, M. (2005). Pacinian representations of fine surface texture. *Perception & Psychophysics*, *67*(5), 842-854. https://doi.org/10.3758/BF03193537

Bensmaïa, S. J., & Hollins, M. (2003). The vibrations of texture. *Somatosensory & Motor Research*, *20*(1), 33-43. https://doi.org/10.1080/0899022031000083825

Bernard-Demanze, M. L., Vuillerme, D. N., Berger, D. L., & Rougier, P. P. (2006). *Magnitude and duration of the effects of plantar sole massages on the upright stance control mechanisms of healthy individuals*. *7*(2), 154-169.

Bernier, P.-M., Burle, B., Vidal, F., Hasbroucq, T., & Blouin, J. (2009). Direct Evidence for Cortical Suppression of Somatosensory Afferents during Visuomotor Adaptation. *Cerebral Cortex*, *19*(9), 2106-2113. https://doi.org/10.1093/cercor/bhn233

Billot, M., Handrigan, G. A., Simoneau, M., Corbeil, P., & Teasdale, N. (2013). Short term alteration of balance control after a reduction of plantar mechanoreceptor sensation through cooling. *Neuroscience Letters*, *535*, 40-44. https://doi.org/10.1016/j.neulet.2012.11.022

Binkofski, F., Seitz, R. J., Arnold, S., Classen, J., Benecke, R., & Freund, H. -J. (1996). Thalamic metabolism and corticospinal tract integrity determine motor recovery in stroke. *Annals of Neurology*, *39*(4), 460-470. https://doi.org/10.1002/ana.410390408

Blake, D. T., Johnson, K. O., & Hsiao, S. S. (1997). Monkey Cutaneous SAI and RA Responses to Raised and Depressed Scanned Patterns : Effects of Width, Height, Orientation, and a Raised Surround. *Journal of Neurophysiology*, *78*(5), 2503-2517. https://doi.org/10.1152/jn.1997.78.5.2503

Blakemore, S.-J., & Sirigu, A. (2003). Action prediction in the cerebellum and in the parietal lobe. *Experimental Brain Research*, *153*(2), 239-245. https://doi.org/10.1007/s00221-003-1597-z

Blakemore, S.-J., Wolpert, D., & Frith, C. (2000). Why can't you tickle yourself? *NeuroReport*, *11*, 11-16. https://doi.org/10.1097/00001756-200008030-00002

Blouin, J., Saradjian, A. H., Lebar, N., Guillaume, A., & Mouchnino, L. (2014). Opposed optimal strategies of weighting somatosensory inputs for planning reaching movements toward visual and proprioceptive targets. *Journal of Neurophysiology*, *112*(9), 2290-2301. https://doi.org/10.1152/jn.00857.2013

Boisgontier, M., Mignardot, J.-B., Nougier, V., Olivier, I., & Palluel, E. (2011). Le coût attentionnel associé aux fonctions exécutives impliquées dans le contrôle postural. *Science & Motricité*, *74*, Article 74. https://doi.org/10.1051/sm/2011106

Bolanowski, S. J., Gescheider, G. A., Verrillo, R. T., & Checkosky, C. M. (1988). Four channels mediate the mechanical aspects of touch. *The Journal of the Acoustical Society of America*, *84*(5), 1680-1694. https://doi.org/10.1121/1.397184

Bolognini, N., Russo, C., & Edwards, D. J. (2016). The sensory side of post-stroke motor rehabilitation. *Restorative Neurology and Neuroscience*, *34*(4), 571-586. https://doi.org/10.3233/RNN-150606

Bonnet, C. T., Cherraf, S., Szaffarczyk, S., & Rougier, P. R. (2014). The contribution of body weight distribution and center of pressure location in the control of mediolateral stance. *Journal of Biomechanics*, *47*(7), 1603-1608. https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2014.03.005

Bonnet, C. T., & Rougier, P. (2016). Approche biomécanique des mécanismes du contrôle postural. In *Posture et équilibration humaines* (T. Paillard, p. 11-20).

Botvinick, M. M., Braver, T. S., Barch, D. M., Carter, C. S., & Cohen, J. D. (2001). Conflict monitoring and cognitive control. *Psychological Review*, *108*(3), 624-652. https://doi.org/10.1037/0033-295x.108.3.624

Bouyer, L. J. G., & Rossignol, S. (2003). Contribution of Cutaneous Inputs From the Hindpaw to the Control of Locomotion. I. Intact Cats. *Journal of Neurophysiology*, *90*(6), 3625-3639. https://doi.org/10.1152/jn.00496.2003

Brisben, A. J., Hsiao, S. S., & Johnson, K. O. (1999). Detection of Vibration Transmitted Through an Object Grasped in the Hand. *Journal of Neurophysiology*, *81*(4), 1548-1558. https://doi.org/10.1152/jn.1999.81.4.1548

Brown, A. G., Fyffe, R. E., & Noble, R. (1980). Projections from Pacinian corpuscles and rapidly adapting mechanoreceptors of glabrous skin to the cat's spinal cord. *The Journal of Physiology*, *307*(1), 385-400. https://doi.org/10.1113/jphysiol.1980.sp013441

Bubic, A., von Cramon, Y., & Schubotz, R. (2010). Prediction, cognition and the brain. *Frontiers in Human Neuroscience*, *4*(25), 1-15. https://doi.org/10.3389/fnhum.2010.00025

Buldt, A. K., Forghany, S., Landorf, K. B., Levinger, P., Murley, G. S., & Menz, H. B. (2018). Foot posture is associated with plantar pressure during gait : A comparison of normal, planus and cavus feet. *Gait & Posture*, *62*, 235-240. https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2018.03.005

Carpenter, M. G., Murnaghan, C. D., & Inglis, J. T. (2010). Shifting the balance : Evidence of an exploratory role for postural sway. *Neuroscience*, *171*(1), 196-204. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2010.08.030

Case, L., Laubacher, C. M., Olausson, H., Wang, B., Spagnolo, P. A., & Bushnell, C. M. (2016). Encoding of Touch Intensity But Not Pleasantness in Human Primary Somatosensory Cortex. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *36*(21), Article 21. https://doi.org/10.1523/jneurosci.1130-15.2016

Cauna, N. (1956). Structure and origin of the capsule of Meissner's corpuscle. *The Anatomical Record*, *124*(1), 77-93. https://doi.org/10.1002/ar.1091240106

Cavanagh, P. R., Rodgers, M. M., & Liboshi, A. (1987). Pressure Distribution under Symptom-Free Feet during Barefoot Standing. *Foot & Ankle*, *7*(5), 262-278. https://doi.org/10.1177/107110078700700502

Cesini, I., Ndengue, J. D., Chatelet, E., Faucheu, J., & Massi, F. (2018). Correlation between friction-induced vibrations and tactile perception during exploration tasks of isotropic and periodic textures. *Tribology International*, *120*, 330-339. https://doi.org/10.1016/j.triboint.2017.12.041

Chambers, M. R., Andres, K. H., Duering, M. V., & Iggo, A. (1972). The structure and function of the slowly adapting type II mechanoreceptor in hairy skin. *Quarterly Journal of Experimental Physiology and Cognate Medical Sciences*, *57*(4), 417-445. https://doi.org/10.1113/expphysiol.1972.sp002177

Chapman, C. E. (1994). Active versus passive touch : Factors influencing the transmission of somatosensory signals to primary somatosensory cortex. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*, *72*(5), 558-570. https://doi.org/10.1139/y94-080

Chapman, C. E., Bushnell, M. C., Miron, D., Duncan, G. H., & Lund, J. P. (1987). Sensory perception during movement in man. *Experimental Brain Research*, *68*(3), 516-524. https://doi.org/10.1007/BF00249795

Chapman, C. E., Jiang, W., & Lamarre, Y. (1988). Modulation of lemniscal input during conditioned arm movements in the monkey. *Experimental Brain Research*, *72*(2), 316-334. https://doi.org/10.1007/BF00250254

Chapman, C. E., & Meftah, E.-M. (2005). Independent Controls of Attentional Influences in Primary and Secondary Somatosensory Cortex. *Journal of Neurophysiology*, *94*(6), 4094-4107. https://doi.org/10.1152/jn.00303.2005

Chapman, D. W., Needham, K. J., Allison, G. T., Lay, B., & Edwards, D. J. (2007). Effects of experience in a dynamic environment on postural control. *British Journal of Sports Medicine*, *42*(1), 16-21. https://doi.org/10.1136/bjsm.2006.033688

Chapman, E., & Tremblay, F. (2015). Tactile suppression. *Scholarpedia*, *10*(3), 7953. https://doi.org/10.4249/scholarpedia.7953

Cheng, C.-H., Chan, P.-Y. S., Niddam, D. M., Tsai, S.-Y., Hsu, S.-C., & Liu, C.-Y. (2016). Sensory gating, inhibition control and gamma oscillations in the human somatosensory cortex. *Scientific Reports*, *6*(1), 20437. https://doi.org/10.1038/srep20437

Chung, J. M., Lee, K. H., Surmeier, D. J., Sorkin, L. S., Kim, J., & Willis, W. D. (1986). Response characteristics of neurons in the ventral posterior lateral nucleus of the monkey thalamus. *Journal of Neurophysiology*, *56*(2), Article 2. https://doi.org/10.1152/jn.1986.56.2.370

Cohen, L. G., & Starr, A. (1987). Localization, timing and specificity of gating of somatosensory evoked potentials during active movement in man. *Brain*, *110*(2), 451-467. https://doi.org/10.1093/brain/110.2.451

Collins, J. J., & De Luca, C. J. (1993). Open-loop and closed-loop control of posture : A random-walk analysis of center-of-pressure trajectories. *Experimental Brain Research*, *95*(2), 308-318. https://doi.org/10.1007/BF00229788

Confais, J., Kim, G., Tomatsu, S., Takei, T., & Seki, K. (2017). Nerve-Specific Input Modulation to Spinal Neurons during a Motor Task in the Monkey. *The Journal of Neuroscience*, *37*(10), 2612-2626. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2561-16.2017

Corbin, D. M., Hart, J. M., McKeon, P. O., Ingersoll, C. D., & Hertel, J. (2007). The Effect of Textured Insoles on Postural Control in Double and Single Limb Stance. *Journal of Sport Rehabilitation*, *16*(4), 363-372. https://doi.org/10.1123/jsr.16.4.363

Cornuault, P.-H., Carpentier, L., Bueno, M.-A., Cote, J.-M., & Monteil, G. (2015). Influence of physico-chemical, mechanical and morphological fingerpad properties on the frictional distinction of sticky/slippery surfaces. *Journal of The Royal Society Interface*, *12*(110), Article 110. https://doi.org/10.1098/rsif.2015.0495

Cummins, H., & Midlo, C. (1926). Palmar and plantar epidermal ridge configurations (dermatoglyphics) in European-Americans. *American Journal of Physical Anthropology*, *9*(4), 471-502. https://doi.org/10.1002/ajpa.1330090422

Cunningham, S. I., Tomasi, D., & Volkow, N. D. (2017). Structural and functional connectivity of the precuneus and thalamus to the default mode network. *Human Brain Mapping*, *38*, 938-956. https://doi.org/10.1002/hbm.23429

Cybulska-Klosowicz, A., Meftah, E.-M., Raby, M., Lemieux, M.-L., & Chapman, C. E. (2011). A critical speed for gating of tactile detection during voluntary movement. *Experimental Brain Research*, *210*(2), 291-301. https://doi.org/10.1007/s00221-011-2632-0

Davis, T. J., & Schon, L. C. (1995). Branches of the Tibial Nerve : Anatomic Variations. *Foot & Ankle International*, *16*(1), 21-29. https://doi.org/10.1177/107110079501600105

De Vries, S., Tepper, M., Otten, B., & Mulder, T. (2011). Recovery of Motor Imagery Ability in Stroke Patients. *Rehabilitation Research and Practice*, *2011*, 1-9. https://doi.org/10.1155/2011/283840

Debrégeas, G., Prevost, A., & Scheibert, J. (2009). Toucher digital humain : Transduction mécanique de l'information tactile et rôle des empreintes digitales. *Images de la Physique*, 11-17.

Decety, J. (1996). The neurophysiological basis of motor imagery. *Behavioural Brain Research*, *77*(1-2), 45-52. https://doi.org/10.1016/0166-4328(95)00225-1

Decety, J., Perani, & Jeannerod, M. (1994). Mapping motor representations with positron emission tomography. *Nature*, *371*, 600-602. https://doi.org/10.1038/371600a0

de Lafuente, V., & Romo, R. (2006). Neural correlate of subjective sensory experience gradually builds up across cortical areas. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS)*, *103*(39), 14266-14271. https://doi.org/10.1073/pnas.0605826103

Desmedt, J. E., & Robertson, D. (1977). *Differential enhancement of early and late components of the cerebral somatosensory evoked potentials during forced-paced cognitive tasks in man*. *271*, 761-782. https://doi.org/10.1113/jphysiol.1977.sp012025

Di Bartolomeo, M., Morelli, F., Tonazzi, D., Massi, F., & Berthier, Y. (2017). Investigation of the role of contact-induced vibrations in tactile discrimination of textures. *Mechanics & Industry*, *18*(4), 404. https://doi.org/10.1051/meca/2017027

Dietz, V., Trippel, M., Ibrahim, I. K., & Berger, W. (1993). Human stance on a sinusoidally translating platform : Balance control by feedforward and feedback mechanisms. *Experimental Brain Research*, *93*(2). https://doi.org/10.1007/BF00228405

Disbrow, E., Litinas, E., Recanzone, G. H., Padberg, J., & Krubitzer, L. (2003). Cortical connections of the second somatosensory area and the parietal ventral area in macaque monkeys. *The Journal of Comparative Neurology*, *462*(4), Article 4. https://doi.org/10.1002/cne.10731

Disbrow, E., Roberts, T., & Krubitzer, L. (2000). Somatotopic organization of cortical fields in the lateral sulcus of Homo sapiens : Evidence for SII and PV. *Journal of Comparative Neurology*, *418*(1), Article 1. https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-9861(20000228)418:1<1::AID-CNE1>3.0.CO;2-P

Duarte, M., & Zatsiorsky, V. M. (1999). Patterns of center of pressure migration during prolonged unconstrained standing. *Motor control*, *3*(1). https://doi.org/10.1123/mcj.3.1.12

Duarte, M., & Zatsiorsky, V. M. (2002). Effects of body lean and visual information on the equilibrium maintenance during stance. *Experimental Brain Research*, *146*(1), 60-69. https://doi.org/10.1007/s00221-002-1154-1

Duysens, J., Tax, A. A. M., Nawijn, S., Berger, W., Prokop, T., & Altenmüller, E. (1995). Gating of sensation and evoked potentials following foot stimulation during human gait. *Experimental Brain Research*, *105*(3), 423-431. https://doi.org/10.1007/BF00233042

Ehrsson, H. H., Geyer, S., & Naito, E. (2003). Imagery of Voluntary Movement of Fingers, Toes, and Tongue Activates Corresponding Body-Part-Specific Motor Representations. *Journal of Neurophysiology*, *90*(5), 3304-3316. https://doi.org/10.1152/jn.01113.2002

Eimer, M., & Forster, B. (2003). Modulations of early somatosensory ERP components by transient and sustained spatial attention. *Experimental Brain Research*, *151*(1), 24-31. https://doi.org/10.1007/s00221-003-1437-1

Fabre, M., Antoine, M., Robitaille, M. G., Ribot-Ciscar, E., Ackerley, R., Aimonetti, J.-M., Chavet, P., Blouin, J., Simoneau, M., & Mouchnino, L. (2021). Large Postural Sways Prevent Foot Tactile Information From Fading : Neurophysiological Evidence. *Cerebral Cortex Communications*, *2*(1), 1-10. https://doi.org/10.1093/texcom/tgaa094

Fagiani, R., Massi, F., Chatelet, E., Berthier, Y., & Akay, A. (2011). Tactile perception by friction induced vibrations. *Tribology International*, *44*(10), 1100-1110. https://doi.org/10.1016/j.triboint.2011.03.019

Fagiani, R., Massi, F., Chatelet, E., Berthier, Y., & Sestieri, A. (2010). Experimental analysis of friction-induced vibrations at the finger contact surface. *Proceedings of the Institution of Mechanical Engineers, Part J: Journal of Engineering Tribology*, *224*(9), 1027-1035. https://doi.org/10.1243/13506501JET722

Felicetti, L., Chatelet, E., Latour, A., Cornuault, P.-H., & Massi, F. (2022). Tactile rendering of textures by an Electro-Active Polymer piezoelectric device : Mimicking Friction-Induced Vibrations. *Biotribology*, *31*, 100211. https://doi.org/10.1016/j.biotri.2022.100211

Fitzpatrick, R., & McCloskey, D. I. (1994). Proprioceptive, visual and vestibular thresholds for the perception of sway during standing in humans. *The Journal of Physiology*, *478*(1), Article 1. https://doi.org/10.1113/jphysiol.1994.sp020240

Flanagan, J. R., Vetter, P., Johansson, R. S., & Wolpert, D. M. (2003). Prediction Precedes Control in Motor Learning. *Current Biology*, *13*(2), 146-150. https://doi.org/10.1016/S0960-9822(03)00007-1

Fogle, T. (1990). *Using Dermatoglyphics from Down Syndrome and Class Populations to Study the Genetics of a Complex Trait*.

Forss, N., & Jousmäki, V. (1998). Sensorimotor integration in human primary and secondary somatosensory cortices. *Brain Research*, *781*(1), Article 1-2. https://doi.org/10.1016/S0006-8993(97)01240-7

Fries, W., Danek, A., Scheidtmann, K., & Hamburger, C. (1993). Motor recovery following capsular stroke : Role of descending pathways from multiple motor areas. *Brain*, *116*(2), 369-382. https://doi.org/10.1093/brain/116.2.369

Gabbard, C., Caçola, P., & Cordova, A. (2011). Is there an advanced aging effect on the ability to mentally represent action? *Archives of Gerontology and Geriatrics*, *53*(2), 206-209. https://doi.org/10.1016/j.archger.2010.10.006

Galica, A. M., Kang, H. G., Priplata, A. A., D'Andrea, S. E., Starobinets, O. V., Sorond, F. A., Cupples, L. A., & Lipsitz, L. A. (2009). Subsensory vibrations to the feet reduce gait variability in elderly fallers. *Gait & Posture*, *30*(3), 383-387. https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2009.07.005

Gamberini, M., Passarelli, L., Fattori, P., & Galletti, C. (2020). Structural connectivity and functional properties of the macaque superior parietal lobule. *Brain Structure and Function*, *225*(4), 1349-1367.

Gharbawie, O. A., Stepniewska, I., Burish, M. J., & Kaas, J. H. (2010). Thalamocortical Connections of Functional Zones in Posterior Parietal Cortex and Frontal Cortex Motor Regions in New World Monkeys. *Cerebral Cortex*, *20*(10), Article 10. https://doi.org/10.1093/cercor/bhp308

Ghez, C., & Lenzi, G. L. (1971). Modulation of sensory transmission in cat lemniscal system during voluntary movement. *Pflügers Archiv European Journal of Physiology*, *323*(3), 273-278. https://doi.org/10.1007/BF00586390

Giblin, D. R. (1964). Somatosensory evoked potentials in healthy subjects and in patients with lesions of the nervous system. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *112*(1), 93-142. https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1964.tb26744.x

Gueugneau, N., Schweighofer, N., & Papaxanthis, C. (2015). Daily update of motor predictions by physical activity. *Scientific Reports*, *5*(1), 17933. https://doi.org/10.1038/srep17933

Guillot, A., Collet, C., Nguyen, V. A., Malouin, F., Richards, C., & Doyon, J. (2009). Brain activity during visual versus kinesthetic imagery : An fMRI study. *Human Brain Mapping*, *30*(7), 2157-2172. https://doi.org/10.1002/hbm.20658

Guillot, A., Di Rienzo, F., MacIntyre, T., Moran, A., & Collet, C. (2012). Imagining is Not Doing but Involves Specific Motor Commands : A Review of Experimental Data Related to Motor Inhibition. *Frontiers in Human Neuroscience*, *6*, 247. https://doi.org/10.3389/fnhum.2012.00247

Gurfinkel, E. V. (1973). Physical foundations of stabilography. *Agressologie: Revue Internationale De Physio-Biologie Et De Pharmacologie Appliquees Aux Effets De L'agression*, *14*(Spec No C), 9-13.

Haeberle, H., & Lumpkin, E. A. (2008). Merkel Cells in Somatosensation. *Chemosensory Perception*, *1*(2), 110-118. https://doi.org/10.1007/s12078-008-9012-6

Haggard, P., Taylor-Clarke, M., & Kennett, S. (2003). Tactile perception, cortical representation and the bodily self. *Current Biology*, *13*(5), R170-R173. https://doi.org/10.1016/S0960-9822(03)00115-5

Haggard, P., & Whitford, B. (2004). Supplementary motor area provides an efferent signal for sensory suppression. *Cognitive Brain Research*, *19*(1), 52-58. https://doi.org/10.1016/j.cogbrainres.2003.10.018

Hämäläinen, H., Kekoni, J., Sams, M., Reinikainen, K., & Näätänen, R. (1990). Human somatosensory evoked potentials to mechanical pulses and vibration : Contributions of SI and SII somatosensory cortices to P50 and P100 components. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *75*(1), Article 1. https://doi.org/10.1016/0013-4694(90)90148-D

Hardwick, R. M., Caspers, S., Eickhoff, S. B., & Swinnen, S. P. (2018). Neural correlates of action : Comparing meta-analyses of imagery, observation, and execution. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *94*, 31-44. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2018.08.003

Hellebrandt, F. A. (1938). Standing as a geotropic reflex. *American Physiological Society*, *121*(2), 471-474. https://doi.org/10.1152/ajplegacy.1938.121.2.471

Herrmann, C. S., & Knight, R. T. (2001). Mechanisms of human attention : Event-related potentials and oscillations. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *25*(6), 465-476. https://doi.org/10.1016/S0149-7634(01)00027-6

Hinkley, L. B., Krubitzer, L. A., Nagarajan, S. S., & Disbrow, E. A. (2007). Sensorimotor Integration in S2, PV, and Parietal Rostroventral Areas of the Human Sylvian Fissure. *Journal of Neurophysiology*, *97*(2), Article 2. https://doi.org/10.1152/jn.00733.2006

Höller, Y., Bergmann, J., Kronbichler, M., Crone, J. S., Schmid, E. V., Thomschewski, A., Butz, K., Schütze, V., Höller, P., & Trinka, E. (2013). Real movement vs. Motor imagery in healthy subjects. *International Journal of Psychophysiology*, *87*(1), 35-41. https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2012.10.015

Horak, F. B., Henry, S. M., & Shumway-Cook, A. (1997). Postural Perturbations : New Insights for Treatment of Balance Disorders. *Physical Therapy*, *77*(5), 517-533. https://doi.org/10.1093/ptj/77.5.517

Hsiao, F.-J., Cheng, C.-H., Chen, W.-T., & Lin, Y.-Y. (2013). Neural correlates of somatosensory paired-pulse suppression : A MEG study using distributed source modeling and dynamic spectral power analysis. *NeuroImage*, *72*, 133-142. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.01.041

Hülsdünker, T., Mierau, A., Neeb, C., Kleinöder, H., & Strüder, H. K. (2015). Cortical processes associated with continuous balance control as revealed by EEG spectral power. *Neuroscience Letters*, *592*, 5. https://doi.org/10.1016/j.neulet.2015.02.049

Hummel, F. C., Steven, B., Hoppe, J., Heise, K., Thomalla, G., Cohen, L. G., & Gerloff, C. (2009). Deficient intracortical inhibition (SICI) during movement preparation after chronic stroke. *Neurology*, *72*(20), 1766-1772. https://doi.org/10.1212/WNL.0b013e3181a609c5

Huttunen, J., Wikström, H., Korvenoja, A., Seppäläinen, A.-M., Aronen, H., & Ilmoniemi, R. J. (1996). Significance of the second somatosensory cortex in sensorimotor integration : Enhancement of sensory responses during finger movements. *Neuroreport: An International Journal for the Rapid Communication of Research in Neuroscience*, *7*(5), Article 5. https://doi.org/10.1097/00001756-199604100-00011

Huxhold, O., Li, S.-C., Schmiedek, F., & Lindenberger, U. (2006). Dual-tasking postural control : Aging and the effects of cognitive demand in conjunction with focus of attention. *Brain Research Bulletin*, *69*(3), 294-305. https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2006.01.002

Hyvärinen, J., & Poranen, A. (1978). Receptive field integration and submodality convergence in the hand area of the post-central gyrus of the alert monkey. *The Journal of Physiology*, *283*(1), 539-556. https://doi.org/10.1113/jphysiol.1978.sp012518

Iggo, A., & Andres, K. H. (1982). Morphology of Cutaneous Receptors. *Annual Review of Neuroscience*, *5*, 1-31. https://doi.org/10.1146/annurev.ne.05.030182.000245

Iggo, A., & Muir, A. R. (1969). The structure and function of a slowly adapting touch corpuscle in hairy skin. *The Journal of Physiology*, *200*(3), 763-796. https://doi.org/10.1113/jphysiol.1969.sp008721

Ikai, T., Kamikubo, T., Takehara, I., Nishi, M., & Miyano, S. (2003). Dynamic Postural Control in Patients with Hemiparesis. *American Journal of Physical Medicine & Rehabilitation*, *82*(6), 463-469. https://doi.org/10.1097/01.PHM.0000069192.32183.A7

Impieri, D., Gamberini, M., Passarelli, L., Rosa, M. G. P., & Galletti, C. (2018). Thalamo-cortical projections to the macaque superior parietal lobule areas PEc and PE. *Journal of Comparative Neurology*, *526*(6), Article 6. https://doi.org/10.1002/cne.24389

Iwamura, Y. (1998). Hierarchical somatosensory processing. *Current Opinion in Neurobiology*, *8*(4), 522-528. https://doi.org/10.1016/S0959-4388(98)80041-X

Iwamura, Y., Tanaka, M., Sakamoto, M., & Hikosaka, O. (1983). Functional subdivisions representing different finger regions in area 3 of the first somatosensory cortex of the conscious monkey. *Experimental Brain Research*, *51*(3), 315-326. https://doi.org/10.1007/BF00237868

Iwamura, Y., Tanaka, M., Sakamoto, M., & Hikosaka, O. (1993). Rostrocaudal gradients in the neuronal receptive field complexity in the finger region of the alert monkey's postcentral gyrus. *Experimental Brain Research*, *92*(3), 360-368. https://doi.org/10.1007/BF00229023

Jeannerod, M. (1994). The representing brain : Neural correlates of motor intention and imagery. *Behavioral and Brain Sciences*, *17*(2), 187-202. https://doi.org/10.1017/S0140525X00034026

Jeannerod, M. (2001). Neural Simulation of Action : A Unifying Mechanism for Motor Cognition. *NeuroImage*, *14*(1), 103-109. https://doi.org/10.1006/nimg.2001.0832

Jiang, W., Lamarre, Y., & Chapman, C. E. (1990). Modulation of cutaneous cortical evoked potentials during isometric and isotonic contractions in the monkey. *Brain Research*, *536*, 69-78. https://doi.org/10.1016/0006-8993(90)90010-9

Johansson, R. S. (1978). Tactile sensibility in the human hand : Receptive field characteristics of mechanoreceptive units in the glabrous skin area. *The Journal of Physiology*, *281*(1), 101-125. https://doi.org/10.1113/jphysiol.1978.sp012411

Johansson, R. S., & Vallbo, Å. B. (1983). Tactile sensory coding in the glabrous skin of the human hand. *Trends in Neurosciences*, *6*, 27-32. https://doi.org/10.1016/0166-2236(83)90011-5

Johnson, K. (2001). The roles and functions of cutaneous mechanoreceptors. *Current Opinion in Neurobiology*, *11*(4), 455-461. https://doi.org/10.1016/S0959-4388(00)00234-8

Jones, E. G. (1986). Connectivity of the Primate Sensory-Motor Cortex. In E. G. Jones & A. Peters (Éds.), *Sensory-Motor Areas and Aspects of Cortical Connectivity* (Vol. 5, p. 113-183). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-2149-1_4

Jones, E. G., & Powell, T. P. S. (1968). The ipsilateral cortical connexions of the somatic sensory areas in the cat. *Brain Research*, *9*(1), Article 1. https://doi.org/10.1016/0006-8993(68)90258-8

Jones, L. A., & Lederman, S. J. (2006). *Human hand function*. Oxford University Press.

Kaas, J. H. (1983). What, if anything, is SI? Organization of first somatosensory area of cortex. *Physiological Reviews*, *63*(1), 206-231. https://doi.org/10.1152/physrev.1983.63.1.206

Kaneko, F., Hayami, T., Aoyama, T., & Kizuka, T. (2014). Motor imagery and electrical stimulation reproduce corticospinal excitability at levels similar to voluntary muscle contraction. *Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation*, *11*(1), 1-7. https://doi.org/10.1186/1743-0003-11-94

Kavounoudias, A. (1999). Specific whole-body shifts induced by frequency-modulated vibrations of human plantar soles. *Neuroscience Letters*, *266*(3), 181-184. https://doi.org/10.1016/s0304-3940(99)00302-x

Kavounoudias, A., Roll, R., & Roll, J.-P. (1998). The plantar sole is a 'dynamometric map' for human balance control: *NeuroReport*, *9*(14), Article 14. https://doi.org/10.1097/00001756-199810050-00021

Kennedy, P. M., & Inglis, J. T. (2002). Distribution and behaviour of glabrous cutaneous receptors in the human foot sole. *The Journal of Physiology*, *538*(3), Article 3. https://doi.org/10.1113/jphysiol.2001.013087

Kerr, B., Condon, S., & McDonald, L. (1985). Cognitive Spatial Processing and the Regulation of Posture. *Journal of Experimental Psychology; Human Perception and Performance*, *Vol. 11*(No. 5), 617-622. https://doi.org/10.1037//0096-1523.11.5.617

Kilteni, K., Andersson, B. J., Houborg, C., & Ehrsson, H. H. (2018). Motor imagery involves predicting the sensory consequences of the imagined movement. *Nature Communications*, *9*(1), 1617. https://doi.org/10.1038/s41467-018-03989-0

Klimesch, W., Sauseng, P., & Hanslmayr, S. (2007). EEG alpha oscillations : The inhibition–timing hypothesis. *Brain Research Reviews*, *53*(1), 63-88. https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2006.06.003

Knibestöl, M. (1973). Stimulus-response functions of rapidly adapting mechanoreceptors in the human glabrous skin area. *The Journal of Physiology*, *232*(3), 427-452. https://doi.org/10.1113/jphysiol.1973.sp010279

Knibestöl, M., & Vallbo, Å. B. (1970). Single Unit Analysis of Mechanoreceptor Activity from the Human Glabrous Skin. *Acta Physiologica Scandinavica*, *80*(2), 178-195. https://doi.org/10.1111/j.1748-1716.1970.tb04783.x

Kosslyn, S. M., Ganis, G., & Thompson, W. L. (2001). Neural foundations of imagery. *Nature Reviews Neuroscience*, *2*(9), 635-642. https://doi.org/10.1038/35090055

Krubitzer, L., & Disbrow, E. (2008). *The Evolution of Parietal Areas Involved in Hand Use in Primates*. 33.

Krubitzer, L., Huffman, K. J., Disbrow, E., & Recanzone, G. (2004). Organization of area 3a in macaque monkeys : Contributions to the cortical phenotype. *The Journal of Comparative Neurology*, *471*(1), 97-111. https://doi.org/10.1002/cne.20025

Krubitzer, L., & Kaas, J. (1990). The organization and connections of somatosensory cortex in marmosets. *The Journal of Neuroscience*, *10*(3), Article 3. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.10-03-00952.1990

Kuhn, Y.-A., Keller, M., Ruffieux, J., & Taube, W. (2017). Adopting an external focus of attention alters intracortical inhibition within the primary motor cortex. *Acta Physiologica*, *220*(2), 289-299. https://doi.org/10.1111/apha.12807

Lafargue, G., Noël, M., & Luyat, M. (2013). In the Elderly, Failure to Update Internal Models Leads to Over-Optimistic Predictions about Upcoming Actions. *PLoS ONE*, *8*(1), e51218. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0051218

Lafond, D., Corriveau, H., & Prince, F. (2004). Postural Control Mechanisms During Quiet Standing in Patients With Diabetic Sensory Neuropathy. *Diabetes Care*, *27*(1), 173-178. https://doi.org/10.2337/diacare.27.1.173

Lajoie, Y., Teasdale, N., Bard, C., & Fleury, M. (1993). Attentional demands for static and dynamic equilibrium. *Experimental Brain Research*, *97*(1). https://doi.org/10.1007/BF00228824

Lajoie, Y., Teasdale, N., Bard, C., & Fleury, M. (1996). Upright Standing and Gait : Are There Changes in Attentional Requirements Related to Normal Aging? *Experimental Aging Research*, *22*(2), 185-198. https://doi.org/10.1080/03610739608254006

Latash, M. L., Ferreira, S. S., Wieczorek, S. A., & Duarte, M. (2003). Movement sway : Changes in postural sway during voluntary shifts of the center of pressure. *Experimental Brain Research*, *150*(3), 314-324. https://doi.org/10.1007/s00221-003-1419-3

Lebon, F., Lotze, M., Stinear, C. M., & Byblow, W. D. (2012). Task-Dependent Interaction between Parietal and Contralateral Primary Motor Cortex during Explicit versus Implicit Motor Imagery. *PLoS ONE*, *7*(5), e37850. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0037850

Lhomond, O., Teasdale, N., Simoneau, M., & Mouchnino, L. (2016). Neural Consequences of Increasing Body Weight : Evidence from Somatosensory Evoked Potentials and the Frequency-Specificity of Brain Oscillations. *Frontiers in Human Neuroscience*, *10*, 318. https://doi.org/10.3389/fnhum.2016.00318

Liang, M., Mouraux, A., & Iannetti, G. D. (2013). Bypassing Primary Sensory Cortices—A Direct Thalamocortical Pathway for Transmitting Salient Sensory Information. *Cerebral Cortex*, *23*(1), Article 1. https://doi.org/10.1093/cercor/bhr363

Lin, Y. Y., & Forss, N. (2002). Functional characterization of human second somatosensory cortex by magnetoencephalography. *Behavioural Brain Research*, *135*(1), Article 1. https://doi.org/10.1016/S0166-4328(02)00143-2

Lin, Y.-Y., Shih, Y.-H., Chen, J.-T., Hsieh, J.-C., Yeh, T.-C., Liao, K.-K., Kao, C.-D., Lin, K.-P., Wu, Z.-A., & Ho, L.-T. (2003). Differential effects of stimulus intensity on peripheral and neuromagnetic cortical responses to median nerve stimulation. *NeuroImage*, *20*, Article 2. https://doi.org/10.1016/S1053-8119(03)00387-2

Lin, Y.-Y., Simões, C., Forss, N., & Hari, R. (2000). Differential Effects of Muscle Contraction from Various Body Parts on Neuromagnetic Somatosensory Responses. *NeuroImage*, *11*(4), Article 4. https://doi.org/10.1006/nimg.1999.0536

Little, C. E., & Woollacott, M. (2015). EEG measures reveal dual-task interference in postural performance in young adults. *Experimental Brain Research*, *233*(1), 27-37. https://doi.org/10.1007/s00221-014-4111-x

Lledo, P.-M., Alonso, M., & Grubb, M. S. (2006). Adult neurogenesis and functional plasticity in neuronal circuits. *Nature Reviews Neuroscience*, *7*(3), 179-193. https://doi.org/10.1038/nrn1867

Loewenstein, W. R., & Mendelson, M. (1965). Components of receptor adaptation in a Pacinian corpuscle. *The Journal of Physiology*, *177*(3), 377-397. https://doi.org/10.1113/jphysiol.1965.sp007598

Loewenstein, W. R., & Skalak, R. (1966). Mechanical transmission in a Pacinian corpuscle. An analysis and a theory. *The Journal of Physiology*, *182*(2), 346-378. https://doi.org/10.1113/jphysiol.1966.sp007827

Loram, I. D., & Lakie, M. (2002a). Direct measurement of human ankle stiffness during quiet standing : The intrinsic mechanical stiffness is insufficient for stability. *The Journal of Physiology*, *545*(3), 1041-1053. https://doi.org/10.1113/jphysiol.2002.025049

Loram, I. D., & Lakie, M. (2002b). Human balancing of an inverted pendulum : Position control by small, ballistic-like, throw and catch movements. *The Journal of Physiology*, *540*(3), 1111-1124. https://doi.org/10.1113/jphysiol.2001.013077

Lord, S. R., Rogers, M. W., Howland, A., & Fitzpatrick, R. (1999). Lateral Stability, Sensorimotor Function and Falls in Older People. *Journal of the American Geriatrics Society*, *47*(9), 1077-1081. https://doi.org/10.1111/j.1532-5415.1999.tb05230.x

Lotze, M., & Cohen, L. G. (2006). Volition and Imagery in Neurorehabilitation: *Cognitive and Behavioral Neurology*, *19*(3), 135-140. https://doi.org/10.1097/01.wnn.0000209875.56060.06

Macefield, V. G. (2005). Physiological characteristics of low-threshold mechanoreceptors in joints, muscle and skin in human subjects. *Clinical and Experimental Pharmacology and Physiology*, *32*(1-2), 135-144. https://doi.org/10.1111/j.1440-1681.2005.04143.x

Macefield, V. G., & Birznieks, I. (2009). Cutaneous Mechanoreceptors, Functional Behavior. In *Encyclopedia of Neuroscience* (p. 914-922).

MacKinnon, C. D., Bissig, D., Chiusano, J., Miller, E., Rudnick, L., Jager, C., Zhang, Y., Mille, M.-L., & Rogers, M. W. (2007). Preparation of Anticipatory Postural Adjustments Prior to Stepping. *Journal of Neurophysiology*, *97*(6), 4368-4379. https://doi.org/10.1152/jn.01136.2006

Magnusson, M., Enbom, H., Johansson, R., & Wiklund, J. (1990). Significance of pressor input from the human feet in lateral postural control : The Effect of Hypothermia on Galvanically Induced Body-sway. *Acta Oto-Laryngologica*, *110*(5-6), Article 5-6. https://doi.org/10.3109/00016489009107450

Maki, B. E., & McIlroy, W. E. (2007). Cognitive demands and cortical control of human balance-recovery reactions. *Journal of Neural Transmission*, *114*(10), 1279-1296. https://doi.org/10.1007/s00702-007-0764-y

Martinot, F. (2006). The Influence of Surface Commensurability on Roughness Perception with the Bare Finger. *EuroHaptics*.

Massion, J. (1994). Postural control system. *Current Opinion in Neurobiology*, *4*(6), 877-887. https://doi.org/10.1016/0959-4388(94)90137-6

Mauguiere, F., Merlet, I., Forss, N., Vanni, S., Jousmaki, V., Adeleine, P., & Hari, R. (1997). Activation of a distributed somatosensory cortical network in the human brain. A dipole modelling study of magnetic fields evoked by median nerve stimulation. Part I: location and activation timing of SEF sources. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 9.

McCollum, G., & Leen, T. K. (1989). Form and Exploration of Mechanical Stability Limits in Erect Stance. *Journal of Motor Behavior*, *21*(3), Article 3. https://doi.org/10.1080/00222895.1989.10735479

McDonnell, M. D., & Ward, L. M. (2011). The benefits of noise in neural systems : Bridging theory and experiment. *Nature Reviews Neuroscience*, *12*(7), 415-425. https://doi.org/10.1038/nrn3061

McKeon, P. O., & Hertel, J. (2007). Plantar hypoesthesia alters time-to-boundary measures of postural control. *Somatosensory & Motor Research*, *24*(6), 171-177. https://doi.org/10.1080/08990220701637224

Melzer, I., Benjuya, N., & Kaplanski, J. (2001). Age-Related Changes of Postural Control : Effect of Cognitive Tasks. *Gerontology*, *47*(4), 189-194. https://doi.org/10.1159/000052797

Menz, H. B., Lord, S. R., St George, R., & Fitzpatrick, R. C. (2004). Walking stability and sensorimotor function in older people with diabetic peripheral neuropathy. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, *85*(2), 245-252. https://doi.org/10.1016/j.apmr.2003.06.015

Meyer, P. F., & Oddsson, L. I. E. (2003). Alternating-pulse iontophoresis for targeted cutaneous anesthesia. *Journal of Neuroscience Methods*, *125*(1-2), Article 1-2. https://doi.org/10.1016/S0165-0270(03)00054-2

Meyer, P. F., Oddsson, L. I. E., & De Luca, C. J. (2004). The role of plantar cutaneous sensation in unperturbed stance. *Experimental Brain Research*, *156*(4), 505-512. https://doi.org/10.1007/s00221-003-1804-y

Miall, R. C., & Wolpert, D. M. (1996). Forward Models for Physiological Motor Control. *Neural Networks*, *9*(8), 1265-1279. https://doi.org/10.1016/S0893-6080(96)00035-4

Mierau, A., Pester, B., Hülsdünker, T., Schiecke, K., Strüder, H. K., & Witte, H. (2017). Cortical Correlates of Human Balance Control. *Brain Topogr*, *30*, 434-446. https://doi.org/10.1007/s10548-017-0567-x

Miller, J. R., & Giroux, J. (1966). Dermatoglyphics in pediatric practice. *The Journal of Pediatrics*, *69*(2), 302-312. https://doi.org/10.1016/S0022-3476(66)80340-2

Mizuguchi, N., Sakamoto, M., Muraoka, T., & Kanosue, K. (2009). Influence of touching an object on corticospinal excitability during motor imagery. *Experimental Brain Research*, *196*(4), 529-535. https://doi.org/10.1007/s00221-009-1875-5

Mochizuki, L., Duarte, M., Amadio, A. C., Zatsiorsky, V. M., & Latash, M. L. (2006). Changes in Postural Sway and Its Fractions in Conditions of Postural Instability. *Journal of Applied Biomechanics*, *22*(1), 51-60. https://doi.org/10.1123/jab.22.1.51

Morasso, P. G., & Sanguineti, V. (2002). Ankle Muscle Stiffness Alone Cannot Stabilize Balance During Quiet Standing. *Journal of Neurophysiology*, *88*(4), 2157-2162. https://doi.org/10.1152/jn.2002.88.4.2157

Morasso, P. G., & Schieppati, M. (1999). Can Muscle Stiffness Alone Stabilize Upright Standing? *Journal of Neurophysiology*, *82*(3), Article 3. https://doi.org/10.1152/jn.1999.82.3.1622

Moss, F., Ward, L., & Sannita, W. (2004). Stochastic resonance and sensory information processing : A tutorial and review of application. *Clinical Neurophysiology*, *115*(2), 267-281. https://doi.org/10.1016/j.clinph.2003.09.014

Mouchnino, L., & Blouin, J. (2013). When Standing on a Moving Support, Cutaneous Inputs Provide Sufficient Information to Plan the Anticipatory Postural Adjustments for Gait Initiation. *PLoS ONE*, *8*(2), Article 2. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0055081

Mouchnino, L., Fontan, A., Tandonnet, C., Perrier, J., Saradjian, A. H., Blouin, J., & Simoneau, M. (2015). Facilitation of cutaneous inputs during the planning phase of gait initiation. *Journal of Neurophysiology*, *114*(1), Article 1. https://doi.org/10.1152/jn.00668.2014

Mouchnino, L., Robert, G., Ruget, H., Blouin, J., & Simoneau, M. (2012). Online control of anticipated postural adjustments in step initiation : Evidence from behavioral and computational approaches. *Gait & Posture*, *35*(4), 616-620. https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2011.12.009

Mulder, Th., Hochstenbach, J. B. H., Van Heuvelen, M. J. G., & Den Otter, A. R. (2007). Motor imagery : The relation between age and imagery capacity. *Human Movement Science*, *26*(2), 203-211. https://doi.org/10.1016/j.humov.2007.01.001

Murnaghan, C. D., Horslen, B. C., Inglis, J. T., & Carpenter, M. G. (2011). Exploratory behavior during stance persists with visual feedback. *Neuroscience*, *195*, 54-59. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2011.08.020

Naito, E., Kochiyama, T., Kitada, R., Nakamura, S., Matsumura, M., Yonekura, Y., & Sadato, N. (2002). Internally Simulated Movement Sensations during Motor Imagery Activate Cortical Motor Areas and the Cerebellum. *The Journal of Neuroscience*, *22*(9), 3683-3691. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.22-09-03683.2002

Nakata, H., Inui, K., Wasaka, T., Nishihira, Y., & Kakigi, R. (2003). Mechanisms of Differences in Gating Effects on Short- and Long-Latency Somatosensory Evoked Potentials Relating to Movement. *Brain Topography*, *15*(4), 211-222. https://doi.org/10.1023/a:1023908707851

Padberg, J., Cerkevich, C., Engle, J., Rajan, A. T., Recanzone, G., Kaas, J., & Krubitzer, L. (2009). Thalamocortical Connections of Parietal Somatosensory Cortical Fields in Macaque Monkeys are Highly Divergent and Convergent. *Cerebral Cortex*, *19*, Article 9. https://doi.org/10.1093/cercor/bhn229

Paillard, T., Margnes, E., Portet, M., & Breucq, A. (2011). Postural ability reflects the athletic skill level of surfers. *European Journal of Applied Physiology*, *111*(8), 1619-1623. https://doi.org/10.1007/s00421-010-1782-2

Palmer, C. E., Davare, M., & Kilner, J. M. (2016). Physiological and Perceptual Sensory Attenuation Have Different Underlying Neurophysiological Correlates. *The Journal of Neuroscience*, *36*(42), 10803-10812. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1694-16.2016

Park, W., Kwon, G. H., Kim, Y.-H., Lee, J.-H., & Kim, L. (2016). EEG response varies with lesion location in patients with chronic stroke. *Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation*, *13*(1), 21. https://doi.org/10.1186/s12984-016-0120-2

Pellijeff, A., Bonilha, L., Morgan, P. S., McKenzie, K., & Jackson, S. R. (2006). Parietal updating of limb posture : An event-related fMRI study. *Neuropsychologia*, *44*(13), Article 13. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2006.01.009

Perrin, P., Deviterne, D., Hugel, F., & Perrot, C. (2002). Judo, better than dance, develops sensorimotor adaptabilities involved in balance control. *Gait & Posture*, *15*(2), 187-194. https://doi.org/10.1016/S0966-6362(01)00149-7

Perry, S. D., McIlroy, W. E., & Maki, B. E. (2000). The role of plantar cutaneous mechanoreceptors in the control of compensatory stepping reactions evoked by unpredictable, multi-directional perturbationq. *Brain Research*.

Perry, S. D., Radtke, A., McIlroy, W. E., Fernie, G. R., & Maki, B. E. (2008). Efficacy and Effectiveness of a Balance-Enhancing Insole. *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences*, *63*(6), 595-602. https://doi.org/10.1093/gerona/63.6.595

Peterka, R. J. (2002). Sensorimotor Integration in Human Postural Control. *Journal of Neurophysiology*, *88*(3), 1097-1118. https://doi.org/10.1152/jn.2002.88.3.1097

Petit, D., & Burgess, P. R. (1968). Dorsal column projection of receptors in cat hairy skin supplied by myelinated fibers. *Journal of Neurophysiology*, *31*(6), 849-855. https://doi.org/10.1152/jn.1968.31.6.849

Peyre, K., Tourlonias, M., Bueno, M.-A., & Rossi, R. (2017). *Conception d'un doigt artificiel à fibre optique polymérique pour application du toucher de surface textile*. 9.

Pfurtscheller, G., & Aranibar, A. (1977). Event-related cortical desynchronization detected by power measurements of scalp EEG. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *42*(6), 817-826. https://doi.org/10.1016/0013-4694(77)90235-8

Pfurtscheller, G., Neuper, C., Andrew, C., & Edlinger, G. (1997). Foot and hand area mu rhythms. *International Journal of Psychophysiology*, *26*(1-3), 121-135. https://doi.org/10.1016/S0167-8760(97)00760-5

Pfurtscheller, G., Neuper, C., & Kalcher, J. (1993). 40-Hz oscillations during motor behavior in man. *Neuroscience Letters*, *164*(1-2), 179-182. https://doi.org/10.1016/0304-3940(93)90886-P

Picton, T. W. (1992). The P300 wave of the human event-related potential. *Journal of clinical neurophysiology : official publication of the American Electroencephalographic Society*, *9*(4), 456-479. https://doi.org/10.1097/00004691-199210000-00002

Pons, T. P., Garraghty, P. E., Cusick, C. G., & Kaas, J. H. (1985). The somatotopic organization of area 2 in macaque monkeys. *Journal of Comparative Neurology*, *241*(4), 445-466. https://doi.org/10.1002/cne.902410405

Pons, T. P., & Kaas, J. H. (1985). Connections of area 2 of somatosensory cortex with the anterior pulvinar and subdivisions of the ventroposterior complex in macaque monkeys. *The Journal of Comparative Neurology*, *240*(1), Article 1. https://doi.org/10.1002/cne.902400103

Preszner-Domjan, A., Nagy, E., Szíver, E., Feher-Kiss, A., Horvath, G., & Kranicz, J. (2012). When does mechanical plantar stimulation promote sensory re-weighing : Standing on a firm or compliant surface? *European Journal of Applied Physiology*, *112*(8), 2979-2987. https://doi.org/10.1007/s00421-011-2277-5

Prevost, A., Scheibert, J., & Debrégeas, G. (2009). Effect of fingerprints orientation on skin vibrations during tactile exploration of textured surfaces. *Communicative & Integrative Biology*, *2*, Article 5. https://doi.org/10.4161/cib.2.5.9052

Priplata, A. A., Niemi, J. B., Harry, J. D., Lipsitz, L. A., & Collins, J. J. (2003). Vibrating insoles and balance control in elderly people. *The Lancet*, *362*(9390), 1123-1124. https://doi.org/10.1016/S0140-6736(03)14470-4

Priplata, A. A., Patritti, B. L., Niemi, J. B., Hughes, R., Gravelle, D. C., Lipsitz, L. A., Veves, A., Stein, J., Bonato, P., & Collins, J. J. (2006). Noise-enhanced balance control in patients with diabetes and patients with stroke. *Annals of Neurology*, *59*(1), 4-12. https://doi.org/10.1002/ana.20670

Priplata, A., Niemi, J., Salen, M., Harry, J., Lipsitz, L. A., & Collins, J. J. (2002). Noise-Enhanced Human Balance Control. *Physical Review Letters*, *89*(23), 238101-1/238101-4. https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.89.238101

Pruszynski, J. A., & Johansson, R. S. (2014). Edge-orientation processing in first-order tactile neurons. *Nature Neuroscience*, *17*(10), 1404-1409. https://doi.org/10.1038/nn.3804

Purves, D., Augustine, G.-J., Fitzpatrick, D., Hall, W.-C., LaMantia, A., & McNamara, J. O. (2005). *Neuosciences* (3e éd.). De Boeck.

Rankin, J. K., Woollacott, M. H., Shumway-Cook, A., & Brown, L. A. (2000). Cognitive Influence on Postural Stability : A Neuromuscular Analysis in Young and Older Adults. *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences*, *55*(3), M112-M119. https://doi.org/10.1093/gerona/55.3.M112

Resnick, S. M., Pham, D. L., Kraut, M. A., Zonderman, A. B., & Davatzikos, C. (2003). Longitudinal Magnetic Resonance Imaging Studies of Older Adults : A Shrinking Brain. *The Journal of Neuroscience*, *23*(8), 3295-3301. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.23-08-03295.2003

Ribot-Ciscar, E., Vedel, J. P., & Roll, J. P. (1989). Vibration sensitivity of slowly and rapidly adapting cutaneous mechanoreceptors in the human foot and leg. *Neuroscience Letters*, *104*(1-2), 130-135. https://doi.org/10.1016/0304-3940(89)90342-x

Ridley, R. M., & Ettlinger, G. (1976). Impaired tactile learning and retention after removals of the second somatic sensory projection cortex (SII) in the monkey. *Brain Research*, *109*(3), Article 3. https://doi.org/10.1016/0006-8993(76)90048-2

Riley, M., Mitra, S., Stoffregen, T., & Turvey, M. (1997). Influences of Body Lean and Vision on Unperturbed Postural Sway. *Motor Control*, *1*, 229-246. https://doi.org/10.1123/mcj.1.3.229

Rolian, C., Lieberman, D. E., & Hallgrímsson, B. (2010). THE COEVOLUTION OF HUMAN HANDS AND FEET : COEVOLUTION OF HUMAN HANDS AND FEET. *Evolution*, *64*(6), 1558-1568. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00944.x

Rome, K. (1998). Mechanical properties of the heel pad : Current theory and review of the literature. *The Foot*, *8*(4), 179-185. https://doi.org/10.1016/S0958-2592(98)90026-8

Romo, R., & Rossi-Pool, R. (2020). Turning Touch into Perception. *Neuron*, *105*(1), 16-33. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2019.11.033

Rossini, P. M., Calautti, C., Pauri, F., & Baron, J.-C. (2003). Post-stroke plastic reorganisation in the adult brain. *The Lancet Neurology*, *2*(8), 493-502. https://doi.org/10.1016/S1474-4422(03)00485-X

Roure, R., Collet, C., Deschaumes-Molinaro, C., Delhomme, G., Dittmar, A., & Vernet-Maury, E. (1999). Imagery Quality Estimated by Autonomic Response Is Correlated to Sporting Performance Enhancement. *Physiology & Behavior*, *66*(1), 63-72. https://doi.org/10.1016/S0031-9384(99)00026-8

Salinas, E., Hernández, A., Zainos, A., & Romo, R. (2000). Periodicity and Firing Rate As Candidate Neural Codes for the Frequency of Vibrotactile Stimuli. *The Journal of Neuroscience*, *20*, Article 14. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.20-14-05503.2000

Saradjian, A. H., Teasdale, N., Blouin, J., & Mouchnino, L. (2019). Independent Early and Late Sensory Processes for Proprioceptive Integration When Planning a Step. *Cerebral Cortex*, *29*, Article 6. https://doi.org/10.1093/cercor/bhy104

Saradjian, A. H., Tremblay, L., Perrier, J., Blouin, J., & Mouchnino, L. (2013). Cortical facilitation of proprioceptive inputs related to gravitational balance constraints during step preparation. *Journal of Neurophysiology*, *110*, Article 2. https://doi.org/10.1152/jn.00905.2012

Sarma, H. (2020). *A comparative study of the toe print and fingerprint distribution in indo Mongolian race*.

Scheibert, J., Leurent, S., Prevost, A., & Debregeas, G. (2009). The Role of Fingerprints in the Coding of Tactile Information Probed with a Biomimetic Sensor. *Science*, *323*, Article 5920. https://doi.org/10.1126/science.1166467

Seghier, M. L. (2013). The Angular Gyrus : Multiple Functions and Multiple Subdivisions. *The Neuroscientist*, *19*(1), Article 1. https://doi.org/10.1177/1073858412440596

Seki, K., & Fetz, E. E. (2012). Gating of Sensory Input at Spinal and Cortical Levels during Preparation and Execution of Voluntary Movement. *The Journal of Neuroscience*, *32*(3), 890-902. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4958-11.2012

Seki, K., Perlmutter, S. I., & Fetz, E. E. (2003). Sensory input to primate spinal cord is presynaptically inhibited during voluntary movement. *Nature Neuroscience*, *6*(12), 1309-1316. https://doi.org/10.1038/nn1154

Shadmehr, R., Smith, M. A., & Krakauer, J. W. (2010). Error Correction, Sensory Prediction, and Adaptation in Motor Control. *Annual Review of Neuroscience*, *33*(1), 89-108. https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-060909-153135

Sherwood, D. E., Lohse, K. R., & Healy, A. F. (2020). The effect of an external and internal focus of attention on dual-task performance. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *46*(1), 91-104. https://doi.org/10.1037/xhp0000698

Shu, X., Yao, L., Sheng, X., Zhang, D., & Zhu, X. (2017). Enhanced Motor Imagery-Based BCI Performance via Tactile Stimulation on Unilateral Hand. *Frontiers in Human Neuroscience*, *11*, 585. https://doi.org/10.3389/fnhum.2017.00585

Shumway-Cook, A., & Woollacott, M. (2000). Attentional demands and postural control : The effect of sensory context. *The Journals of Gerontology. Series A, Biological Sciences and Medical Sciences*, *55*(1), M10-16. https://doi.org/10.1093/gerona/55.1.m10

Shumway-Cook, A., Woollacott, M., Kerns, K. A., & Baldwin, M. (1997). The Effects of Two Types of Cognitive Tasks on Postural Stability in Older Adults With and Without a History of Falls. *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences*, *52A*(4), M232-M240. https://doi.org/10.1093/gerona/52A.4.M232

Simoneau, G. G., Derr, J. A., Ulbrecht, J. S., Becker, M. B., & Cavanagh, P. R. (1996). Diabetic sensory neuropathy effect on ankle joint movement perception. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, *77*(5), 453-460. https://doi.org/10.1016/S0003-9993(96)90033-7

Simoneau, G. G., Ulbrecht, J. S., Derr, J. A., Becker, M. B., & Cavanagh, P. R. (1994). Postural Instability in Patients with Diabetic Sensory Neuropathy. *Diabetes Care*, *17*(12), 1411-1421. https://doi.org/10.2337/diacare.17.12.1411

Singer, R. N. (2000). Performance and human factors : Considerations about cognition and attention for self-paced and externally-paced events. *Ergonomics*, *43*(10), 1661-1680. https://doi.org/10.1080/001401300750004078

Sipp, A. R., Gwin, J. T., Makeig, S., & Ferris, D. P. (2013). Loss of balance during balance beam walking elicits a multifocal theta band electrocortical response. *Journal of Neurophysiology*, *110*(9), 2050-2060. https://doi.org/10.1152/jn.00744.2012

Skoura, X., Personnier, P., Vinter, A., Pozzo, T., & Papaxanthis, C. (2008). Decline in motor prediction in elderly subjects : Right versus left arm differences in mentally simulated motor actions. *Cortex*, *44*(9), 1271-1278. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2007.07.008

Smyth, M. M., & Pendleton, L. R. (1994). Memory for movement in professional ballet dancers. *International Journal of Sport Psychology*. https://psycnet.apa.org/record/1995-27925-001

Solis-Escalante, T., Van der Cruijsen, J., De Kam, D., Van Kordelaar, J., Weerdesteyn, V., & Schouten, A. C. (2019). Cortical dynamics during preparation and execution of reactive balance responses with distinct postural demands. *NeuroImage*, *188*, 557-571. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2018.12.045

Spydell, J. D., Ford, M. R., & Sheer, D. E. (1979). Task Dependent Cerebral Lateralization of the 40 Hertz EEG Rhythm. *Psychophysiology*, *16*(4), 347-350. https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1979.tb01474.x

Staines, W. R., Graham, S. J., Black, S. E., & McIlroy, W. E. (2002). Task-Relevant Modulation of Contralateral and Ipsilateral Primary Somatosensory Cortex and the Role of a Prefrontal-Cortical Sensory Gating System. *NeuroImage*, *15*(1), 190-199. https://doi.org/10.1006/nimg.2001.0953

Stapley, P. J., Ting, L. H., Hulliger, M., & Macpherson, J. M. (2002). Automatic Postural Responses Are Delayed by Pyridoxine-Induced Somatosensory Loss. *The Journal of Neuroscience*, *22*(14), 5803-5807. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.22-14-05803.2002

Striem-Amit, E., & Amedi, A. (2014). Visual Cortex Extrastriate Body-Selective Area Activation in Congenitally Blind People "Seeing" by Using Sounds. *Current Biology*, *24*(6), 687-692. https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.02.010

Strzalkowski, N. D. J., Peters, R. M., Inglis, J. T., & Bent, L. R. (2018). Cutaneous afferent innervation of the human foot sole : What can we learn from single-unit recordings? *Journal of Neurophysiology*, *120*(3), 1233-1246. https://doi.org/10.1152/jn.00848.2017

Suazo, I., Vega, J. A., García-Mesa, Y., García-Piqueras, J., García-Suárez, O., & Cobo, T. (2022). The Lamellar Cells of Vertebrate Meissner and Pacinian Corpuscles : Development, Characterization, and Functions. *Frontiers in Neuroscience*, *16*, 790130. https://doi.org/10.3389/fnins.2022.790130

Tang, W., Liu, R., Shi, Y., Hu, C., Bai, S., & Zhu, H. (2020). From finger friction to brain activation : Tactile perception of the roughness of gratings. *Journal of Advanced Research*, *21*, 129-139. https://doi.org/10.1016/j.jare.2019.11.001

Taoka, M., Toda, T., Iriki, A., Tanaka, M., & Iwamura, Y. (2000). Bilateral receptive field neurons in the hindlimb region of the postcentral somatosensory cortex in awake macaque monkeys. *Experimental Brain Research*, *134*(2), 139-146. https://doi.org/10.1007/s002210000464

Taubert, M., Lohmann, G., Margulies, D. S., Villringer, A., & Ragert, P. (2011). Long-term effects of motor training on resting-state networks and underlying brain structure. *NeuroImage*, *57*(4), 1492-1498. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.05.078

Timmann, D., & Horak, F. B. (1998). Perturbed step initiation in cerebellar subjects. *Experimental Brain Research*, *119*(1), 73-84. https://doi.org/10.1007/s002210050321

Tinazzi, M., Zanette, G., La Porta, F., Polo, A., Volpato, D., Fiaschi, A., & Mauguière, F. (1997). Selective gating of lower limb cortical somatosensory evoked potentials (SEPs) during passive and active foot movements. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology/Evoked Potentials Section*, *104*(4), 312-321. https://doi.org/10.1016/S0168-5597(97)00023-3

Tomlinson, S. E., Lewis, R., Liu, X., Texier, C., & Carré, M. J. (2011). Understanding the Friction Mechanisms Between the Human Finger and Flat Contacting Surfaces in Moist Conditions. *Tribology Letters*, *41*(1), 283-294. https://doi.org/10.1007/s11249-010-9709-y

Urgesi, C., Candidi, M., Ionta, S., & Aglioti, S. M. (2007). Representation of body identity and body actions in extrastriate body area and ventral premotor cortex. *Nature Neuroscience*, *10*(1), 30-31. https://doi.org/10.1038/nn1815

Vallbo, A. B., & Johansson, R. S. (1984). Propertiesof cutaneous mechanoreceptorsin the human hand related to touch sensation. *Human Neurobiology*, *3*(1), 3-14.

Van Kuilenburg, J., Masen, M. A., & Van Der Heide, E. (2015). A review of fingerpad contact mechanics and friction and how this affects tactile perception. *Proceedings of the Institution of Mechanical Engineers, Part J: Journal of Engineering Tribology*, *229*(3), 243-258. https://doi.org/10.1177/1350650113504908

Vedel, J. P., & Roll, J. P. (1982). Response to pressure and vibration of slowly adapting cutaneous mechanoreceptors in the human foot. *Neuroscience Letters*, *34*(3), 289-294. https://doi.org/10.1016/0304-3940(82)90190-2

Vega-Bermudez, F., & Johnson, K. O. (1999). SA1 and RA Receptive Fields, Response Variability, and Population Responses Mapped with a Probe Array. *Journal of Neurophysiology*, *81*(6), 2701-2710. https://doi.org/10.1152/jn.1999.81.6.2701

Vierordt, K. (1860). *Grundriss der physiologie des Menschen*. H. Laupp.

Viseux, F., Barbier, F., Villeneuve, P., Lemaire, A., Charpentier, P., & Leteneur, S. (2018). Low additional thickness under the toes could change upright balance of healthy subjects. *Neurophysiologie Clinique*, *48*(6), 397-400. https://doi.org/10.1016/j.neucli.2018.08.001

Voss, M., Ingram, J. N., Haggard, P., & Wolpert, D. M. (2006). Sensorimotor attenuation by central motor command signals in the absence of movement. *Nature Neuroscience*, *9*(1), 26-27. https://doi.org/10.1038/nn1592

Vuillerme, N., & Nafati, G. (2007). How attentional focus on body sway affects postural control during quiet standing. *Psychological Research*, *71*(2), Article 2. https://doi.org/10.1007/s00426-005-0018-2

Wang, C.-C., & Yang, W.-H. (2012). Using detrended fluctuation analysis (DFA) to analyze whether vibratory insoles enhance balance stability for elderly fallers. *Archives of Gerontology and Geriatrics*, *55*(3), 673-676. https://doi.org/10.1016/j.archger.2011.11.008

Weiland, B. (2020). *Tribologie et perception tactile de surfaces texturées*.

Wiesman, A. I., Heinrichs-Graham, E., Coolidge, N. M., Gehringer, J. E., Kurz, M. J., & Wilson, T. W. (2017). Oscillatory dynamics and functional connectivity during gating of primary somatosensory responses. *The Journal of Physiology*, *595*(4), 1365-1375. https://doi.org/10.1113/JP273192

Wikstrom, E. A., Song, K., Lea, A., & Brown, N. (2017). Comparative Effectiveness of Plantar-Massage Techniques on Postural Control in Those With Chronic Ankle Instability. *Journal of Athletic Training*, *52*(7), 629-635. https://doi.org/10.4085/1062-6050-52.4.02

Williams, S. R., Shenasa, J., & Chapman, C. E. (1998). Time Course and Magnitude of Movement-Related Gating of Tactile Detection in Humans. I. Importance of Stimulus Location. *Journal of Neurophysiology*, *79*(2), 947-963. https://doi.org/10.1152/jn.1998.79.2.947

Winter, D. (1995). Human balance and posture control during standing and walking. *Gait & Posture*, *3*(4), Article 4. https://doi.org/10.1016/0966-6362(96)82849-9

Winter, D. A., Patla, A. E., Ishac, M., & Gage, W. H. (2003). Motor mechanisms of balance during quiet standing. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, *13*(1), 49-56. https://doi.org/10.1016/S1050-6411(02)00085-8

Winter, D. A., Patla, A. E., Prince, F., Ishac, M., & Gielo-Perczak, K. (1998). Stiffness Control of Balance in Quiet Standing. *Journal of Neurophysiology*, *80*(3), Article 3. https://doi.org/10.1152/jn.1998.80.3.1211

Winter, D. A., Patla, A. E., Rietdyk, S., & Ishac, M. G. (2001). Ankle Muscle Stiffness in the Control of Balance During Quiet Standing. *Journal of Neurophysiology*, *85*(6), 2630-2633. https://doi.org/10.1152/jn.2001.85.6.2630

Winter, D. A., Prince, F., Stergiou, P., & Powell, C. (1993). *Medial-lateral and anterior-posterior motor responses associated with centre of pressure changes in quiet standing. 12*, 141-148.

Wolpert, D. M., Doya, K., & Kawato, M. (2003). A unifying computational framework for motor control and social interaction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *358*(1431), 593-602. https://doi.org/10.1098/rstb.2002.1238

Wolpert, D. M., & Flanagan, J. R. (2001). Motor prediction. *Current Biology*, *11*(18), R729-R732. https://doi.org/10.1016/S0960-9822(01)00432-8

Wolpert, D. M., & Ghahramani, Z. (2000). Computational principles of movement neuroscience. *Nature Neuroscience*, *3*(S11), 1212-1217. https://doi.org/10.1038/81497

Wolpert, D. M., Ghahramani, Z., & Jordan, M. I. (1995). An Internal Model for Sensorimotor Integration. *Science*, *269*(5232), 1880-1882. https://doi.org/10.1126/science.7569931

Wolpert, D. M., Goodbody, S. J., & Husain, M. (1998). Maintaining internal representations : The role of the human superior parietal lobe. *Nature Neuroscience*, *1*(6), Article 6. https://doi.org/10.1038/2245

Woollacott, M., & Shumway-Cook, A. (2002). Attention and the control of posture and gait : A review of an emerging area of research. *Gait & Posture*, *16*(1), Article 1. https://doi.org/10.1016/S0966-6362(01)00156-4

Wright, W. G., Ivanenko, Y. P., & Gurfinkel, V. S. (2012). Foot anatomy specialization for postural sensation and control. *Journal of Neurophysiology*, *107*(5), 1513-1521. https://doi.org/10.1152/jn.00256.2011

Wulf, G., & Prinz, W. (2001). Directing attention to movement effects enhances learning : A review. *Psychonomic Bulletin & Review*, *8*(4), Article 4. https://doi.org/10.3758/BF03196201

Yeh, T.-T., Chang, H.-Y., Ju, Y.-Y., & Chen, H.-Y. (2019). The use of a dual-task paradigm to identify superior sensory organisation ability in rhythmic gymnasts. *Journal of Sports Sciences*, *37*(7), 772-778. https://doi.org/10.1080/02640414.2018.1526759

Zatsiorsky, V. M., & King, D. L. (1997). An algorithm for determining gravity line location from posturographic recordings. *Journal of Biomechanics*, *31*(2), 161-164. https://doi.org/10.1016/S0021-9290(97)00116-4

Zeharia, N., Hofstetter, S., Flash, T., & Amedi, A. (2019). A Whole-Body Sensory-Motor Gradient is Revealed in the Medial Wall of the Parietal Lobe. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *39*(40), 7882-7892. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0727-18.2019

Zentgraf, K., Lorey, B., Bischoff, M., Zimmermann, K., Stark, R., & Munzert, J. (2009). Neural Correlates of Attentional Focusing during Finger Movements : A fMRI Study. *Journal of Motor Behavior*, *41*(6), 535-541. https://doi.org/10.3200/35-08-091

Zimmerman, A., Bai, L., & Ginty, D. D. (2014). The gentle touch receptors of mammalian skin. *Science*, *346*(6212), 950-954. https://doi.org/10.1126/science.1254229

Effets de la double tâche sur la transmission sensorielle et les réactions posturales : Résultats supplémentaires *expérimentation 2* (étude 1)

Statistiques : Test T de Student indépendant pour chaque surface afin de comparer les moyennes des deux conditions.

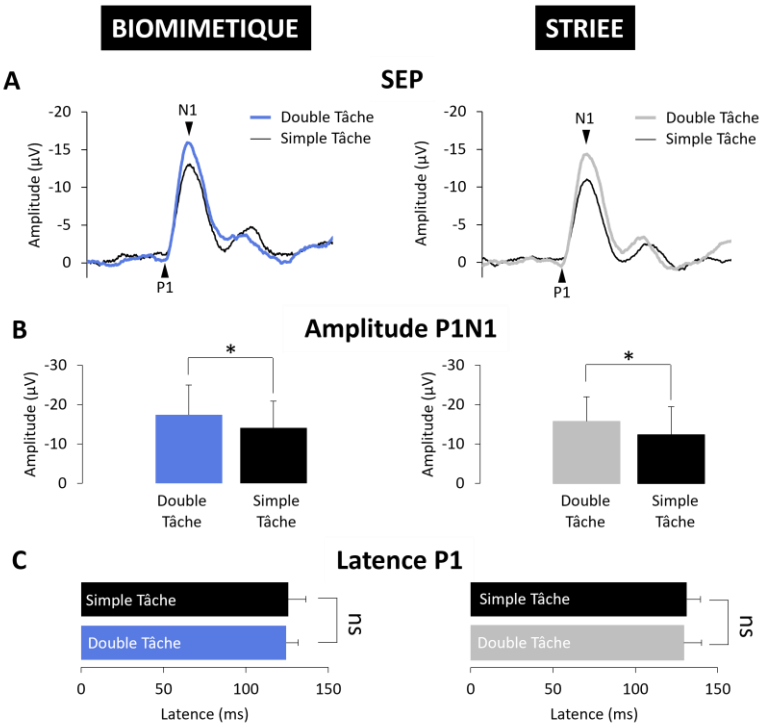


Figure 1 : Grand Average du SEP enregistré sur l'électrode Cz pour les 2 surfaces (biomimétique, striée) (A)

*Moyenne de l'amplitude du SEP P1N1 (B) et de la latence P1 (C) pour tous les participants sur les deux surfaces (biomimétique, striée). Les barres d'erreur représentent la déviation standard entre les participants, *p < 0,05 ; ns= non significatif.*

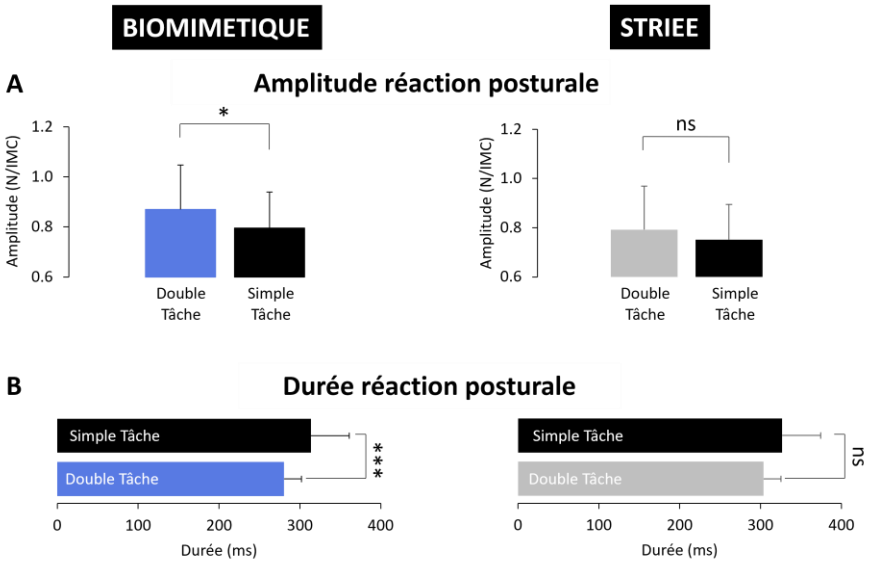


*Figure 2 : Amplitude moyenne de la réaction posturale normalisée par l'IMC pour tous les participants, calculée sur les deux surfaces (biomimétique, striée) pendant la simple tâche et la double tâche (A). Latence moyenne de réaction posturale pour tous les participants calculés sur les deux surfaces (biomimétique, striée) pendant la simple tâche et la double tâche (B). Les barres d'erreur représentent l'écart-type entre les participants ; *** p < 0,001 ; , *p < 0,05 ; ns= non significatif.*