

Organisation gestuelle

Plasticité du cortex moteur et récupération motrice

M. Jeannerod

Tirés à part : M. Jeannerod, Institut des Sciences Cognitives, 67, boulevard Pinel, 69500 Bron.
e-mail : jeannerod@isc.cnrs.fr

INTRODUCTION

L'opinion classique est de faire du cortex moteur primaire (M1) une surface vouée au transfert de messages d'exécution motrice qui ont été élaborés en amont dans le cortex cérébral. Anatomiquement, M1 est le site de convergence des entrées (*inputs*) venant du cortex pré-moteur et des ganglions de la base. Il est aussi le site principal d'origine du faisceau pyramidal et des connexions directes cortico-spinales. Les études fonctionnelles initiales utilisant la stimulation corticale ont conclu à un rôle du cortex moteur limité à la sélectivité musculaire et à l'encodage de la force musculaire pour exécuter un mouvement.

Pour citer Penfield (1947), « un mouvement produit par la stimulation du cortex moteur prend place le plus souvent dans les membres du corps qui sont capables d'activité volontaire de grande habileté et complexe et cependant les mouvements ainsi produits ne sont jamais complètement habiles ni parfaitement adaptés ». Et à la suite, « le patient conscient n'est jamais trompé parce qu'il croit qu'il a fait lui-même le mouvement. Il sait qu'il ne l'a pas projeté ». Ce fait, confirmé par la pratique actuelle de la stimulation magnétique transcrânienne (TMS), contraste avec les effets de la stimulation des autres aires motrices plus antérieures. La stimulation de l'aire latérale 6 de Penfield et Boldrey (1937) bien que ne provoquant pas de mouvements patents provoque fréquemment un intense « désir de bouger ».

Cependant, plus récemment, des données expérimentales ont mis en évidence que la relation entre l'activité du cortex moteur et la production de mouvements n'est pas, contrairement aux résultats antérieurs, aussi simple que prévu.

Cette révision de la fonction du cortex moteur (M1) est tirée de deux principales lignes de recherche, s'occupant d'abord de la plasticité de l'organisation somatotopique du M1 et ensuite de sa participation aux fonctions cognitives (Jeannerod, 2005).

CHANGEMENTS PAR PLASTICITÉ DANS LE CORTEX MOTEUR

L'organisation somatotopique de M1 n'est pas stable. Elle peut se transformer radicalement dans un certain nombre de situations (changements des connexions périphériques neuromusculaires de l'apprentissage moteur et de l'entraînement). On sait, depuis plus d'une dizaine d'années, que l'organisation somatotopique de M1 est sujette à une vaste réorganisation après l'amputation d'un membre ou après une lésion nerveuse périphérique (Donoghue et Sanes, 1987). Chez l'homme, comme chez le rat, le territoire cortical contrôlant les articulations amputées a tendance à rétrécir tandis que les zones contrôlant les articulations adjacentes restantes prend de l'ampleur (Pons *et al.*, 1991). Par exemple, après l'amputation d'une main, le territoire des doigts sera envahi par les articulations proximales du même membre

(coude et épaule) et même la face. Comme on le soupçonnait, sans le prouver jusqu'à récemment, ce phénomène de plasticité semble réversible. En utilisant l'IRM fonctionnelle pour dresser une carte de l'activation du cortex moteur, un cas d'hétéro-transplantation des deux mains, plusieurs années après l'amputation, au niveau du milieu des avant-bras, a été étudié par Giroux *et al.* (2000). Avant la chirurgie, les aires correspondantes aux deux mains ont été reproduites sur des cartes fonctionnelles en demandant au sujet d'étendre et de fléchir les doigts (manquants !). L'exécution de ces mouvements était contrôlée par la palpation des extenseurs et fléchisseurs, au moignon. Six mois après la chirurgie, les cartes des aires des mains ont été réexaminées durant les mouvements des mains greffées. La comparaison d'activation avant et après la chirurgie révélait que les aires de la main de chaque côté, initialement réduites à la portion la plus latérale de l'aire normale près de celle de la face, s'étaient déployées en plein milieu pour réoccuper le territoire entier, tandis que l'aire du coude, qui s'était dilatée dans la partie de l'aire de la main, était repoussée dans son site anatomique normal.

La réorganisation motrice corticale est associée à des phénomènes sensitifs subjectifs comme les douleurs fantômes (Flohr *et al.*, 1995 ; Lotze *et al.*, 2001). La restauration partielle de la topographie normale par l'entraînement réduit les douleurs fantômes. Lotze *et al.* ont montré qu'un large usage d'un système de prothèse myoélectrique par l'amputé peut empêcher cette réorganisation corticale réactionnelle et avoir un effet positif sur les douleurs fantômes.

La méthode d'entraînement visuo-moteur utilisée par Giroux et Sirigu (2003) consiste en un transfert par un jeu de miroirs, de l'image d'un membre bougeant normalement à la place du membre paralysé. Après quelques séances, le patient imagine que c'est son membre paralysé qui bouge. Il en résulte une réextension de la zone du cortex primaire qui s'était atrophiée.

Les modifications par la plasticité de M1 ne sont pas limitées au cas des changements périphériques comme l'amputation : on les observe aussi durant l'entraînement moteur. Les études en neuro-imagerie et en TMS montrent que l'entraînement à long terme des mouvements des doigts, comme chez les musiciens professionnels, produit une augmentation de l'amplitude d'activation et un élargissement de la surface corticale des doigts (Karni *et al.*, 1995 ; Pascual-Leone *et al.*, 1995 ;

Jancke *et al.*, 2000 ; Nordstrom et Butler, 2002). Bien que l'effet de cet entraînement puisse en partie être expliqué par des facteurs périphériques (augmentation de la réafférence d'input à partir du membre qui bouge durant les mouvements répétés : Johnson, 1982), il est clair qu'il est influencé par des facteurs centraux.

Évidemment, le même effet peut être observé pendant l'entraînement mental en l'absence de mouvements évidents du membre entraîné. Ainsi, M1 est exposé à des changements à long terme dans son arrangement intrinsèque et sa connectivité. Ce fait expérimental n'était pas attendu d'un système devant transmettre des commandes d'exécution et qui ouvre de nouvelles possibilités pour réinterpréter son rôle dans les fonctions motrices.

FONCTIONS COGNITIVES ET CORTEX MOTEUR

Le second apport de données qui conduit à reconsidérer la fonction de M1 provient d'expériences montrant qu'il est impliqué dans des activités cognitives en relation avec la fonction motrice et lorsqu'aucun mouvement ne se manifeste. Georgopoulos et ses collègues ont démontré chez le singe l'existence de changements ordonnés dans l'activité des neurones de M1 durant une opération cognitive. Dans leur expérience, un singe est amené à tendre son bras vers une cible virtuelle, différente de ce qu'on lui montre. Pendant le processus de sélection de la cible précédant l'exécution du mouvement, l'activité de la population codant la direction du mouvement (vecteur de population) change progressivement de la direction de la cible montrée au singe vers la direction de la cible virtuelle suggérant que l'animal accomplit une rotation mentale du vecteur de population jusqu'à ce qu'il s'accorde à la direction demandée (Georgopoulos *et al.*, 1989).

Selon Georgopoulos (2000), M1 devrait être considéré comme une aire cognitive, c'est-à-dire une aire impliquée dans les processus cognitifs moteurs plus que comme une aire vouée à l'exécution et au contrôle de la motricité, au niveau spinal. Dans les chapitres suivants, nous examinerons le rôle du M1 comme producteur d'imagerie motrice et d'états assimilés, ensemble d'opérations cognitives où aucune action n'est ouvertement exécutée. L'activation de M1 durant des opérations cognitives motrices participe à la

simulation du processus nerveux qui sert de base à la représentation des actions (Jeannerod, 2005).

ACTIVITÉ DU CORTEX MOTEUR PENDANT LES ÉTATS MOTEURS COGNITIFS

Les deux chapitres précédents ont mis en évidence l'activité du M1 durant des phénomènes cognitifs. La plasticité anatomique et fonctionnelle du M1, soulignée par ces récentes découvertes, écarte clairement l'idée d'une organisation rigide dont on pourrait s'attendre d'un mécanisme purement moteur. En fait, la participation de M1 à un phénomène moteur cognitif comme l'imagerie motrice ne constitue pas vraiment une surprise.

Depuis 1995, beaucoup d'études utilisant des méthodes métaboliques de la neuroimagerie fonctionnelle (PET = émission de positons ou IRM fonctionnelle) ont traité de ce problème (Kim *et al.*, 1995 ; Leonardo *et al.*, 1995 ; Grafton *et al.*, 1996 ; Lotze *et al.*, 1999 ; Porro *et al.*, 1996 ; Roth *et al.*, 1996). Typiquement, l'activation de M1, au cours du mouvement imaginé, n'est pas régulièrement trouvée chez tous les sujets, et lorsqu'elle est présente, elle est moins intense que durant l'exécution motrice (Hanakawa *et al.*, 2003). Cependant, l'activation est habituellement significative au niveau d'un groupe de sujets (Michelon *et al.*, 2005). Les zones activées chevauchent celles activées durant l'exécution avec les mêmes voxels¹ pris dans les deux conditions. Finalement, l'activation de M1 durant l'imagerie motrice semble être transitoire. Elle culmine durant les premières secondes de la tâche d'imagerie et par la suite a tendance à disparaître (Dechent *et al.*, 2004). La participation de M1 pendant l'imagerie motrice peut aussi être détectée avec une technique de magnéto encéphalographie (MEG). Dans ce cas, l'activation de M1 est inférée à partir de changement spécifique de l'activité corticale, la suppression du rebond de 20 Hz induit par la stimulation d'un nerf périphérique. Ce phénomène est observé dans le gyrus précentral durant des mouvements de manipulation des doigts (Schnitzler *et al.*, 1997) et aussi durant l'imagerie motrice de tels mouvements. Comme nous en discuterons ailleurs, ces données de la MEG représentent une démonstration directe de l'existence d'un système cortical

pour accorder exécution, imagination et observation des mêmes mouvements.

Dans presque toutes les études citées, un grand soin est apporté par les expérimentateurs au contrôle de l'absence de petits mouvements ou de décharges électromyographiques durant la tâche d'imagerie, avec l'idée que si une activité EMG est enregistrée, l'activation ne serait pas strictement mentale, mais passerait par l'exécution. Cet argument est aussi repris dans la discussion des possibilités d'imagerie mentale chez les amputés. Quand ils imaginent bouger leurs membres amputés, une activation de leur cortex moteur se manifeste (Erslund *et al.*, 1996 ; Lotze *et al.*, 2001). Ce fait intrigue et pose la question suivante : « Les images motrices des amputés sont-elles des représentations d'actions dans la même acception que chez les individus normaux, ou de véritables actions qui feraient contracter les muscles s'ils étaient encore là ou encore connectés ? » Une façon de vérifier ce point serait de voir si des contractions sont présentes au niveau du moignon. Si elles le sont, l'activation corticale est liée à une exécution de mouvement avec le membre amputé ; si ce n'est pas le cas, il s'agit bien d'une imagerie motrice. Cela reste à tester.

Ensemble, ces découvertes plaident en faveur d'un rôle de M1 et du faisceau pyramidal dans l'imagerie motrice. Bien que ce point soit encore matière à controverse, on peut dire que le fait contraire, soit le silence de M1 pendant l'imagerie motrice, serait encore plus surprenant pour plusieurs raisons. En premier lieu, il faut rappeler que M1 est directement connecté au cortex prémoteur, qui est fortement activé pendant l'imagerie motrice. Le blocage de l'entrée monosynaptique de convergence des différentes aires prémotrices vers M1 demanderait un mécanisme inhibiteur complexe et peu sûr. En second lieu, l'augmentation de l'excitabilité du faisceau cortico-spinal durant l'imagerie (comme la TMS le démontre) peut être expliquée par une activité synaptique accrue au niveau des cellules du faisceau pyramidal dans M1. Cette activité synaptique accrue, mesurée par les méthodes de neuroimagerie fonctionnelle (IRMf), est bien responsable de l'activation de M1 observée dans les études traitant de l'imagerie motrice. Enfin, si des mouvements imaginés engagent les mêmes neurones que ceux des mouvements patents, on pourrait s'attendre à ce que le fait d'imaginer un mouvement avec une partie du corps activerait une aire distincte de celle activée en imaginant un mouvement avec une autre partie du corps, comme cela se produit

¹ Volume élémentaire de calcul de densité correspondant à un carré de la matrice pour une épaisseur de plan de coupe donnée.

pour les mouvements réalisés ouvertement. Ehrsson *et al.* (2003) ont tracé les cartes des zones activées pendant l'imagerie motrice avec la main, la bouche, ou le pied. Ils ont trouvé que l'activation suivait la même organisation topographique que durant les mouvements véritables.

LES CONSÉQUENCES DE L'INSCRIPTION CORPORELLE DES REPRÉSENTATIONS D'ACTION

L'entraînement mental

Dans les années soixante, la littérature sur la psychologie du sport offrait une richesse d'études rapportant les effets mesurables de l'imagerie mentale sur les performances motrices qui suivaient (Driskell *et al.*, 1994 ; Feltz et Landers, 1983). Actuellement, l'entraînement mental est couramment utilisé par un grand nombre de sportifs et de musiciens. Il est prouvé qu'il agit sur plusieurs aspects de la performance motrice, normalement estimés comme spécifiques des résultats de l'entraînement, ainsi la force de la contraction musculaire (Yue et Cole, 1992), l'amélioration dans la rapidité et la précision du mouvement (Pascual-Leone *et al.*, 1995), la réduction de variabilité et l'augmentation de la qualité des mouvements dans le temps (Vogt, 1995).

Une des explications initiales donnée à ces phénomènes privilégiait le rôle de facteurs cognitifs. Par exemple, l'entraînement mental pouvait modifier l'organisation perceptive et fournir une nouvelle intériorisation de l'action à exécuter (Johnson, 1982). Ici nous développerons une hypothèse de travail différente basée sur des faits expérimentaux. L'étude des images motrices et des états qui y sont rattachés a révélé qu'ils étaient des états mentaux se traduisant dans le corps. Notre hypothèse postule le fait que se représenter une action et l'exécuter sont fonctionnellement équivalents. Comme nous l'avons vu, de nombreux aspects des actions patentes sont représentés dans le SNC, et les images motrices semblent suivre les mêmes règles de codage et de contraintes inhérentes aux actions exécutées. Il n'est donc pas surprenant que les changements survenant à tous les niveaux du système moteur durant l'imagerie motrice affectent la performance motrice qui s'ensuit. Par le jeu d'une simulation « cachée » sur les voies motrices, l'activité du système moteur facilite l'exécution ultérieure. La facilitation représente une base physiologique pour les diverses formes d'entraînement (entraî-

nement mental, par exemple) et apprentissage (par l'observation) ayant pour conséquence la représentation intériorisée de l'action. Les données expérimentales appuient fortement cette explication. Pascual-Leone *et al.* (1995) ont mesuré les changements d'excitabilité du cortex moteur (utilisant la TMS) durant l'entraînement mental de mouvements des doigts (en jouant du piano). Ils ont trouvé que la taille de l'aire excitable vouée aux mouvements des doigts augmentait au fur et à mesure des répétitions sur les périodes d'entraînement. Point intéressant à noter : la même augmentation dans la taille de l'aire excitable se produisait par le strict entraînement mental de mouvements des doigts. Plus récemment, Lafleur *et al.* (2002) ont démontré que l'apprentissage d'une tâche motrice en utilisant l'imagerie mentale induit un pattern de changements dynamiques dans l'activation corticale similaire à celle produite par la pratique physique. Dans les deux conditions, une première phase est observée où se produit une augmentation d'activité du cortex pré-moteur, du cortex pariétal et du cervelet. Puis, cette activation tend à disparaître et à être remplacée par l'activation des ganglions de la base et du cortex préfrontal (dans les régions orbito-frontale et du gyrus cingulaire antérieur). D'où l'idée que l'entraînement mental, seul ou combiné à l'entraînement physique pourrait aider à la réhabilitation de patients ayant des troubles moteurs après des lésions centrales (Jackson *et al.* 2004, Lacourse *et al.* 2005).

L'interprétation de la simulation due aux effets de l'entraînement mental est confirmée récemment par la mise en évidence que des sujets peuvent apprendre à augmenter volontairement le degré d'activation de leur aire motrice durant une action manuelle imaginée (DeCharms *et al.* 2004). Durant la période d'entraînement, des sujets reçoivent une information sur le niveau d'activation grâce à un signal de l'IRM fonctionnelle, continuellement actualisé, provenant de l'aire motrice corticale. Ainsi, ils deviennent capables d'élever leur niveau d'activation en ayant recours à ce signal de feed-back.

Selon DeCharms *et al.*, ce procédé fournit un niveau d'activité dans le cortex sensori-moteur similaire, ou meilleur encore, à ce qu'on observe durant l'action manuelle véritable. Clairement, ce type de résultat montre la possibilité d'augmenter à volonté l'activité dans les aires spécifiques du cerveau, ouvrant un nombre important d'applications pour planifier de nouvelles techniques d'entraînement non seulement dans le domaine de l'action, mais également au royaume du contrôle

du comportement en général. Les procédés de réhabilitation chez les patients ayant des troubles moteurs centraux devraient tirer un grand bénéfice de ces possibilités. Chez les patients ayant souffert d'accidents vasculaires cérébraux, et gardant une hémiparésie, les mouvements exécutés par le côté altéré sont ralentis et les mouvements imaginés sont plus lents que pour ceux du côté épargné (Decety et Boisson 1990 ; Malouin *et al.* 2004). Il est possible que la répétition systématique par l'imagerie motrice chez ces patients aide à restaurer leur efférences motrices en activant leurs mécanismes substitutifs.

Enfin, la répétition mentale serait utile aux patients qui subissent une longue immobilisation d'un membre. Toute immobilisation prolongée est typiquement suivie d'une période de faiblesse musculaire et de maladresse motrice qui pourrait probablement être réduite en évitant la baisse de l'activité du cortex moteur. L'imagerie motrice profiterait au maintien de l'activité corticale, en l'absence de mouvements effectués, en diminuant la période de récupération.

Le couplage représentations motrices à des neuroprothèses

Nous avons démontré largement que les représentations d'actions concernent l'activation ordonnée des mêmes structures neurales que celles concernées par les actions effectivement exécutées (définition de la simulation d'action). En suivant cette ligne de pensée, il semble logique d'affirmer que, si l'activité neurale des aires motrices d'un sujet qui imagine un mouvement pouvait être prélevée et couplée à un système approprié, le mouvement imaginé pourrait devenir visible. Cette conjecture est à la base de la construction d'interfaces cerveau-machine hybrides qui pourraient être utilisées pour contrôler les mécanismes artificiels, avec l'ambition d'en faire un élément de substitution aux fonctions motrices déficitaires chez des patients porteurs de troubles moteurs sévères ou de paralysie (Nicoletis, 2001 ; Cincotti *et al.*, 2003 ; Mehring *et al.*, 2003).

Un singe a été entraîné à bouger un spot sur un écran d'ordinateur uniquement en pensant à ce déplacement. Une électrode est implantée pour enregistrer l'activité d'une petite population neuronale dans l'aire M1 qui contrôle le mouvement du bras de l'animal. D'abord, le singe a utilisé un levier pour déplacer le spot sur l'écran. Ensuite, la connexion entre le levier et l'ordinateur a été remplacée par une connexion entre la sortie de la

microélectrode et le spot. Le singe a immédiatement été capable d'utiliser le signal d'activité neuronale pour accomplir la tâche. Pendant l'épreuve, le singe ne faisait de mouvements des bras que de façon intermittente. L'importance de cette découverte est double (Serruya *et al.*, 2002). Non seulement elle démontre que des primates comme les humains peuvent générer des représentations motrices qui ont des propriétés semblables aux actions réelles, mais elle fournit aussi des indications importantes pour mettre au point des procédés de réhabilitation. Considérant qu'un être humain peut apprendre à augmenter son activité corticale à volonté (DeCharms *et al.*, 2004), il lui serait possible d'entraîner mentalement son activité corticale jusqu'à obtenir l'effet désiré, pourvu qu'il reçoive un certain feed-back sur l'effet obtenu. De ce fait, ce même sujet deviendrait capable de manipuler un système de prothèse comme s'il s'agissait de son propre membre.

Le problème de savoir si un feed-back est nécessaire pour produire l'activité cérébrale requise fait débat actuellement. Des rats acquièrent la capacité d'utiliser leur activité cérébrale pour produire des mouvements de bras de robot s'ils ont un feed-back visuel à partir du mouvement et s'ils sont récompensés quand ils réussissent pleinement leur action. Une fois la compétence acquise, cependant, ils continuent de générer l'activité neurale correcte afin d'être récompensés, mais arrêtent de produire le mouvement ! En d'autres mots, ils génèrent l'image mentale de l'action sans se soucier de la produire ouvertement.

BIBLIOGRAPHIE

- CINCOTTI F., MATTIA D., BABILONI C., CARDUCCI F., SALINARI S., BIANCHI L. *et al.* The use of EEG modifications due to motor imagery for brain-computer interfaces. *IEEE Transactions in Neural Systems and Rehabilitation Engineering* 2003; 131-133.
- DECETY J., BOISSON D. Effect of brain and spinal cord in juries on motor imagery. *European Archives of Psychiatry and Neurological Sciences* 1990; 240: 39-43.
- DECHARMS R.C., CHRISTOFF K., GLOVER G. H., PAULY J. M., WHITFIELD S., GABRIELI J.D.E. Learned regulation of spatially localized brain activation during real-time fMRI. *NeuroImage* 2004; 21: 436-443.
- DECHENT P., MERBOLDT K.D., FRAHM J. Is the human primary motor cortex involved in motor

- imagery? *Cognitive Brain Research* 2004; 19: 138-144.
- DONOGHUE J.P., SANES J.N. Peripheral nerve injury in developing rats reorganizes representation pattern in motor cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 1987; 84: 1123-1126.
- DRISKELL J.E., COOPER C., MORAN A. Does mental practice enhance performance? *Journal of Applied Psychology* 1994; 79: 481-492.
- EHRSSON H., GEYER S., NAITO E. Imagery of voluntary movements of fingers, toes and tongue activates corresponding body-part specific motor representations. *Journal of Neurophysiology* 2003; 90: 3304-3316.
- ERSLAND L., ROSEN G., LUNDERVOLD A., SMIEVOLL A.I., TILLUNG T., SUNDBERG H. *et al.* Phantom limb imaginary fingertapping causes primary motor cortex activation: an fMRI study. *Neuroreport* 1996; 8: 207-210.
- FELTZ D.L., LANDERS D.M. The effects of mental practice on motor skill learning and performance: A meta-analysis. *Journal of Sport Psychology* 1983; 5: 25-57.
- FLOHR H., ELBERT T., KNECHT S., WIENBRUCH C., PANTEV C., BIRBAUMER N. *et al.* Phantom limb pain as a perceptual correlate of cortical reorganization following arm amputation. *Nature* 1995; 375: 482-484.
- GEORGOPOULOS A.P., LURITO J.T., PETRIDES M., SCHWARTZ A.B., MASSEY J.T. Mental rotation of the neuronal population vector. *Science* 1989; 243: 234-236.
- GEORGOPOULOS A.P. Neural aspects of cognitive motor control. *Current Opinions in Neurobiology* 2000; 10: 238-241.
- GIRAUX P., SIRIGU A., SCHNEIDER F., DUBERNARD J.M. Cortical reorganization in motor cortex after graft of both hands. *Nature Neuroscience* 2000; 4: 691-692.
- GIRAUX P., SIRIGU A. Illusory movements of the paralyzed limb restore motor cortex activity. *NeuroImage* 2003; 20: 107-111.
- GRAFTON S.T., ARBIB M.A., FADIGA L., RIZZOLATTI G. Localization of grasp representations in humans by positron emission tomography. 2. Observation compared with imagination. *Experimental Brain Research* 1996; 112: 103-111.
- HANAKAWA T., IMMISCH I., TOMA K., DIMYAN M.A., VAN GELDEREN P., HALLETT M. Functional properties of brain areas associated with motor execution and imagery. *Journal of Neurophysiology* 2003; 89: 989-1002.
- JANCKE L., SHAH N.J., PETERS M. Cortical activation in primary and secondary motor areas for complex bimanual movements in professional pianists. *Cognitive Brain Research* 2000; 10: 177-183.
- JACKSON P.L., DOYON J., RICHARDS C.L., MALOIN F. The efficacy of combined physical and mental practice in the learning of a foot sequence after stroke. A case report. *Neurorehabilitation and Neural Repair* 2004; 18: 106-111.
- JEANNEROD M. Actions from within. *International Journal of Sport and Exercise Psychology* 2004; 2: 376-402.
- JEANNEROD M. Is motor cortex only an executive area? Its role in motor cognition. *In: RIEHLE A., VAADIA E. (Ed.)* Motor cortex in voluntary movements. A distributed system for distributed functions. Boca Raton, CRC Press, 2005: 241-256.
- JOHNSON P. The functional equivalence of imagery and movement. *Quarterly Journal of Experimental Psychology* 1982; 34A: 349-365.
- JOHNSON S.H. Thinking ahead: the case for motor imagery in prospective judgements of prehension. *Cognition* 2000; 74: 33-70.
- KARNI A., MYER G., JEZZARD P., ADAMS M.M., TURNER R., Ungerleider L.G. Functional MRI evidence for adult motor cortex plasticity during motor skill learning. *Nature* 1995; 377: 155-158.
- KIM S.G., JENNINGS J.E., STRUPP J.P., ANDERSEN P., UGURBIL K. Functional MRI of human motor cortices during overt and imagined finger movements. *International Journal of Imaging Systems and Technology* 1995; 6: 271-279.
- LACOURSE M.G., ORR E.L.R., CRAMER S.C., COHEN M.J. Brain activation during execution and motor imagery of novel and skilled sequential hand movements. *Neuroimage* 2005; 27: 505-519.
- LAFLEUR M.F., JACKSON P.L., MALOIN F., RICHARDS C.L., EVANS A.C., DOYON J. Motor learning produces parallel dynamic functional changes during the execution and imagination of sequential foot movements. *NeuroImage* 2002; 16: 142-157.
- LEONARDO M., FIELDMAN J., SADATO N., CAMPBELL G., IBANEZ V., COHEN L. *et al.* A functional magnetic resonance imaging study of cortical regions associated with motor task execution and motor ideation in humans. *Human Brain Mapping* 1995; 3: 83-92.

- LOTZE M., FLOR H., GRODD W., LARBIG W., BIRBAUMER N. Phantom movement and pain. An fMRI study in upper limb amputees. *Brain* 2001; 124: 2268-2277.
- LOTZE M., MONTOYA P., ERB M., HÜLSMANN E., FLOR H., KLOSE U. *et al.* Activation of cortical and cerebellar motor areas during executed and imagined hand movements: an fMRI study. *Journal of Cognitive Neuroscience* 1999; 11: 491-501.
- MALOUIN F., RICHARDS C.L., DESROSIERS J., DOYON J. Bilateral slowing of mentally simulated actions after stroke. *Neuroreport* 2004; 15: 1349-1353.
- MEHRING C., RICKERT J., VAADIA E., CARDOSO DE OLIVEIRA S., AERSTEN A., ROTTER S. Inference of hand movements from local field potentials in monkey motor cortex. *Nature Neuroscience* 2003; 6: 1253-1254.
- MICHELON P., VETTEL J.M., ZACKS J.M. (2005) Somatotopy during imagined and prepared movements. *Journal of Neurophysiology*, 95, 811-22.
- NICOLELIS M.A.L. Actions from thoughts. *Nature* 2001; 409: 403-407.
- NORDSTROM M.A., BUTLER S.L. Reduced intracortical inhibition and facilitation of corticospinal neurons in musicians. *Experimental Brain Research* 2002; 144: 336-342.
- PASCUAL-LEONE A., DANG N., COHEN L.G., BRASIL-NETO J., CAMMAROTA A., HALLETT M. Modulation of motor responses evoked by transcranial magnetic stimulation during the acquisition of new fine motor skills. *Journal of Neurophysiology* 1995; 74: 1037-1045.
- PENFIELD W. Ferrier Lecture. Some observations on the cerebral cortex of man. *Proceedings of the Royal Society* 1947; B134: 329-347.
- PENFIELD W., BOLDREY E. Somatic motor end sensory representation in the cerebral cortex of man as studied by electrical stimulation. *Brain* 1937; 60: 389-443.
- PONS T.P., GARRAGHTY P.E., OMMAYA A.K., KASS J.H., TAUB E., MISHKIN M. Massive cortical reorganization after sensory deafferentation in adult macaques. *Science* 1991; 252: 1857-1860.
- PORRO C.A., FRANCESCATO M.P., CETTOLO V., DIAMOND M.E., BARALDI P., ZUIANI C. *et al.* Primary motor and sensory cortex activation during motor performance and motor imagery: A functional magnetic resonance study. *Journal of Neuroscience* 1996; 16: 7688-7698.
- ROTH M., DECETY J., RAYBAUDI M., MASSARELLI R., DELON-MARTIN C., SEGEBARTH C. *et al.* Possible involvement of primary motor cortex in mentally simulated movement. A functional magnetic resonance imaging study. *Neuroreport* 1996; 7: 1280-1284.
- SCHNITZLER A., SELENIUS S., SALMELIN R., JOUSMÄKI V., HARI R. Involvement of primary motor cortex in motor imagery: A neuromagnetic study. *NeuroImage* 1997; 6: 201-208.
- SERRUYA M.D., HATSOPOULOS N.G., PANINSKI L., FELLOWS M.R., DONOGHUE J.P. Instant neural control of a movement signal. *Nature* 2002; 416: 141-142.
- VOGT S. On relations between perceiving, imagining, and performing in the learning of cyclical movement sequences. *British Journal of Psychology* 1995; 86: 191-216.
- YUE G., COLE K.J. Strength increases from the motor program: comparison of training with maximal voluntary and imagined muscle contractions. *Journal of Neurophysiology* 1992; 67: 1114-1123.