



UNIVERSITAT_{DE}
BARCELONA

Motor learning and memory consolidation: Cardiovascular fitness level impact and underlying prefrontal cortex hemodynamics

María Ángeles Ramos Moreno



Aquesta tesi doctoral està subjecta a la llicència **Reconeixement- NoComercial – SenseObraDerivada 4.0. Espanya de Creative Commons.**

Esta tesis doctoral está sujeta a la licencia **Reconocimiento - NoComercial – SinObraDerivada 4.0. España de Creative Commons.**

This doctoral thesis is licensed under the **Creative Commons Attribution-NonCommercial-NoDerivs 4.0. Spain License.**

MOTOR LEARNING AND MEMORY CONSOLIDATION: Cardiovascular fitness level impact and underlying prefrontal cortex hemodynamics



María Ángeles Ramos Moreno

Tesis Doctoral

Barcelona 2024

Universitat de Barcelona

Institut Nacional d'Educació Física de Catalunya (INEFC)

Facultat d'Educació

UNIVERSITAT DE BARCELONA

Facultat d'Educació

INSTITUT NACIONAL D'EDUCACIÓ FÍSICA DE CATALUNYA (INEFC)

Centre de Barcelona

Programa de Doctorat

HDK02 Activitat Física, Educació Física i Esport

**Motor learning and memory consolidation:
Cardiovascular fitness level impact and
underlying prefrontal cortex hemodynamics**

Aprendizaje motor y consolidación en memoria:

Impacto del nivel de forma física cardiovascular y

hemodinámica subyacente del córtex prefrontal

Tesi doctoral presentada per:

María Ángeles Ramos Moreno

Dirigida per:

Dra. Rosa Maria Angulo Barroso i Dr. Albert Busquets Faciabén

Tutoritzada per:

Dr. Albert Busquets Faciabén

Per optar al títol de doctora per la Universitat de Barcelona

Barcelona 2024

Esta tesis ha sido realizada gracias al apoyo del Institut Nacional d'Educació Física de Catalunya (INEFC). María Ángeles Ramos Moreno ha recibido una beca predoctoral concedida dentro del marco de ayudas para la contratación de personal investigador novel del INEFC, en el ámbito de la educación física, la actividad física, el deporte y de sus ciencias aplicadas (PRE/2450/2018).

A mi madre, por darme todo lo que puede para que yo llegue a donde quiera.

Y a las personas importantes que se fueron durante esta etapa:

A mi abuela Julia, por ser mi segunda madre y por su alegría incombustible.

A mi abuela Paqui, porque su casa era mi segunda casa.

Y sobre todo **a ti, papá**, por la nobleza y todos los valores que me enseñaste.

Nunca te habrás ido del todo mientras yo te siga recordando.

“With deliberate practice, however, the goal is not just to reach your potential but to build it, to make things possible that were not possible before.”

Ericsson A. & Pool R. (2016). *Peak: Secrets from the New Science of Expertise*.

Agradecimientos

Albert, Rosa, aún recuerdo con bastante nitidez la primera vez que hablamos. Una videollamada por Skype, conexión Granada-Barcelona. En aquel entonces éramos unos completos desconocidos y, además, trabajar con vosotros suponía irme a vivir a cientos de kilómetros de mi hogar, la ciudad de Granada, el sur... con todo lo que eso suponía. Pero la ilusión por aunar dos pasiones, psicología/neurociencia cognitiva y deporte, podía con todo y ha sido mi combustible durante estos años. Por tanto, estoy completamente agradecida por darme la oportunidad de investigar en aquello que tanto quería. Sin conocernos y viniendo yo de un ámbito que no eran las ciencias del deporte, confiamos en que esto podía salir adelante, así que gracias por eso. Sin esta oportunidad que me disteis, a saber cuándo podría haberme puesto a investigar de lleno en este campo que tanto ansiaba.

Blai, en la práctica tú has sido la tercera persona que ha dirigido este trabajo, así que sobrescribo las palabras de antes, porque tú también has contribuido en que yo pudiera investigar aunando esas dos pasiones. Gracias por el trabajo y confiar en el proceso.

También, quiero hacer un reconocimiento al resto de personas de INEFC con las que he compartido algún momento especial. Xavi Iglesias, gracias por tu simpatía y tu cercanía, por hacerme saber que tenía tu apoyo cuando lo necesitara, por el buen trato, por hacerme sentir como una más. Gracias, compañero, no te olvides que tienes una amiga por el sur. Maribel, a ti también quiero agradecerte tu cercanía, espontaneidad y simpatía. No me olvidaré y estaré eternamente agradecida cuando de casualidad me llamaste para hablar de papeleo en uno de esos días en los que me encontraba especialmente sobrepasada y abrumada por las circunstancias, y tú, con toda la empatía que se puede tener, me escuchaste activamente, te preocupaste de verdad, me entendiste, me aconsejaste y trataste de ayudarme con todo lo que estaba en tu mano. La situación era la que era y no se podía cambiar, pero sentir y tener ese apoyo me ayudó a afrontar las cosas con mejor ánimo. Mil gracias por la bondad que demostraste. Toni Díaz, a ti también te tengo en especial consideración, puesto que eres una de esas personas que demuestra calidad humana, de forma altruista, y es algo que sinceramente aprecio y valoro en una persona. Gracias a ti y tus quedadas de bádminton pude sentir que formaba parte. Helena Florentí, eres una de esas personas por las que agradezco a la vida que cruzara nuestros caminos y nos pudiéramos conocer. Desde que me conociste

trataste de integrarme, de hacerme sentir una más, te preocupaste por hacerme sentir bien. A pesar de que ya no tengamos tanto contacto porque nuestros rumbos volvieron a separarse, ojalá no nos perdamos la pista. Te espero por el sur. José Luis López, tú me diste una oportunidad preciosa, asistir a aquel torneo de tenis en el que pude conocer a jugadores y exjugadores que eran mis ídolos, además del resto de personas maravillosas que conocí durante aquella semana. Gracias a ti cumplí sueños, mi niña interior te estará eternamente agradecida. Y también agradezco tu confianza en mí para que te ayudara con aquella clase de atletismo.

Por supuesto, quiero también hacer un reconocimiento a el resto de las personas de INEFC que han contribuido en mayor o menor medida a que yo pudiera hacer el doctorado. Albert Ventura, gracias por la cercanía. Miriam, Gloria, Carme y Diego Chaverri, por sacar adelante toda la burocracia, que se dice pronto, pero qué importante es. Marga, fuiste tú quien me llamó para darme la noticia de que había conseguido la beca predoctoral, no me olvidaré de aquella llamada, una de las más importantes y significativas de mi vida. Joan Cadefau, otra de esas personas que recuerdo con cariño, gracias por tu cercanía y buen trato. Aina Solà, a ti no te conozco personalmente, pero desde luego que he sentido que haces un gran trabajo, INEFC ha hecho un buen fichaje contigo. Espero que nos veamos en algún momento, poder ponernos cara y darte las gracias por tu buen hacer.

A mis compañeros, no me olvidaré de Aaron y su energía, su extroversión; Joana, su calma, cercanía y predisposición a ayudar siempre; Xènia y su sonrisa intacta, esa afabilidad, y también su predisposición por ayudar; Lluc y su calma, su compañerismo; Carla, su amabilidad y ambición por hacer el trabajo lo mejor posible; Edgar, su cercanía y amabilidad, siempre predispuesto a ayudar; Ingrid, porque aunque no has sido mi compi de doctorado, has sido casi como una más de las nuestras, promoviendo el hacer planes fuera de INEFC y contribuyendo a la unión de grupo; Pau, hemos coincidido poco, pero ha sido suficiente para saber que en ti había calidad humana, gracias por saber escuchar y la empatía; Judith, mi compi de facultad, pero por encima de eso eres mi compi de tenis.

Maricarmen, sin duda eres lo mejor que me ha dado el doctorado, mi compañera, mi amiga, mi murciana favorita. Has sido hogar en lugares y momentos en los que era muy necesario sentir a alguien como tal. Has sido y eres casa. Me dices que tengo mucha gracia y que podría

grabar un podcast (como si ya no hubiera suficientes), pero es que el podcast ya lo tenemos montado en nuestro chat de whatsapp, con nuestros audios. Largos, pero benditos audios los que nos enviamos la una a la otra hablando de cualquier, cualquier tema. Nos vemos de cuando en cuando, pero nuestra amistad no cambia. Perdón, rectifico, sí cambia, porque mejora con el tiempo, como todas las cosas buenas. Te deseo que todo lo que te dispongas a hacer y allá donde quieras llegar te haga feliz, porque estoy segura de que acabarás ahí, porque conseguirás y llegarás a todo lo que te propongas.

Simon, thank you so much for your kindness, professionalism, and for accepting me in your lab. I am so grateful that you were my supervisor. Léna, thank you so much for your support, I had the best lab partner that I could have in Liverpool. Tu as un ami en Espagne.

Gracias a mis psicólogas, las dos que me han acompañado en esta etapa. Gisella, gracias por darme siempre un hueco en esa agenda tan saturada. Gracias por transmitirme siempre esa confianza, que a su vez alimentaba mi autoconfianza. Gracias por haberme enseñado todas esas herramientas a priori básicas y de sentido común, pero que no eres capaz de integrar hasta que no te miras por dentro, de cerca y de lejos. Ana, gracias por ser un poquito de Granada estando en Barcelona, gracias por darme nuevas perspectivas, abrirme los ojos ante nuevas carencias y enseñarme a poder lidiar con ellas. Pero, sobre todo, mil gracias por ayudarme en el episodio personal más duro hasta la fecha. Que me cogieras el teléfono aquella noche me dio un poquito de calma y aliento. No hablamos mucho, pero saber que estabas y estarías era suficiente.

Yara, eres mi casa en Barcelona, gracias por tener siempre un hueco para mí en tu casa cada vez que subo. Gracias por tu amistad, por haberme dado momentos tan buenos mientras vivía allí y por haber estado a mi lado en momentos de verdadera angustia. Mi casa también es tu casa. Patricia, Héctor y Marina, me alegra saber que, aunque ahora haya distancia de por medio, cuando voy a Barcelona siempre vais a tener un ratito para mí. Me alegra saber que, aunque no hice muchos amigos, conocí a los mejores que podía tener. Esther, no sabes cuánto me alegro de haberme topado contigo. Doy gracias a la vida (y a la app de buscar pisos, claro) por habernos juntado. Probablemente no lo sepas, pero me hiciste más bonita la vida en Barcelona. Más que mi compi de piso, fuiste la amiga que buscaba y necesitaba. Por muy trotamundos que seamos, ojalá nunca perdamos el contacto y no dejemos de vernos.

Martin, gracias por recordarme desde primero de carrera que soy una “chica dura”. Y por las largas llamadas en los comienzos de nuestros respectivos doctorados y nuestras respectivas nuevas ciudades. Antonio e Ismael, gracias a vosotros conservo un poquito de aquellos años universitarios.

Josemi, maquinote, mostro, mi mejor amigo. Desde que nos conocimos nos entendimos estupendamente, ojalá sigamos así por muchos años más, que con pocas palabras o solo mirarnos ya sepamos lo que pensamos. Ojalá sigas siendo ese amigo bondadoso, empático, predispuesto a cualquier plan, gracioso, inteligente. Ojalá los planes y las risas a carcajadas no cesen nunca. Almudena, “ereh una muje digna de admira”. Gracias por tu amistad, por las conversaciones, por tu locura, por las agujetas en el abdomen y dolor de cara de tanto reír. Por mucho que las cosas se pongan difíciles, confía en ti y en el proceso, poco a poco, tarde o temprano, vas a conseguir tus metas. Aida, no cualquiera puede decir que improvisaba unos bailes de tango con la Dra. Pinos-Navarrete en la sala de ordenador de su propia casa. Recuerdo muy buenos momentos de la infancia contigo, me gusta saber que hemos atravesado la adolescencia, y ahora en la adultez seguimos con nuestra amistad. Gracias por estar. Antonio Manuel, por ser mi amigo de la infancia, el más longevo y mantener esta amistad. Porque, aunque apenas nos veamos, sé que eres una de mis personas hogar. María (teleco), me alegra mucho ver que, aunque perdiéramos el contacto, volvimos a reencontrarnos y ahora eres de mi círculo más cercano. Agradezco sentirte tan cerca durante mi estancia en Liverpool. Ojalá nunca nos volvamos a perder la pista. Inma, me alegra saber que pasan los años y nuestra amistad sigue intacta, que hemos crecido cada una a su manera y aun así cuidamos este vínculo. María (Guerrero), no se me olvidará aquel mensaje tuyo de Tuenti, con la intención de conocer a tu compi de clase de francés, un mensaje a través del cual nuestra amistad comenzaba, un simple “Hola” que dio para muchos festivales, viajes, risas, comidas, etc. Félix, qué suerte conocerte, tenerte como amigo y encima que nuestra amistad crezca con el paso del tiempo. Ojalá sigas siendo ese muchacho que todo se lo toma bien y así de buen amigo. Elena, qué bien haberte conocido. Nos conocemos desde hace relativamente poco pero ya eres una persona indispensable en mi día a día. Ojalá nunca paren nuestros audios, salseos, memes, etc. María y Joana, gracias por el apoyo, por el buen apoyo, por ser mi casa en Madrid. Y sobre todo a ti, María, porque qué suerte tenerte cómo amiga.

Que diga de broma que eres mi psicóloga de la calle tiene su gracia y también su causalidad. Ojalá yo llegue a aportar en tu vida todo lo que tú aportas en la mía.

Gracias a mi familia. Mamá y papá, gracias por la libertad. Gracias a los dos por la educación que me disteis, por todo el amor incondicional, el cariño y los cuidados. Por darme todo lo que podíais para que yo creciera feliz, arropada, y pudiera conseguir lo que quisiera. Gracias por enseñarme valores como la bondad, lealtad, perseverancia, afabilidad, sinceridad y un infinito etcétera de todos los buenos valores que se le deben inculcar a una hija. Papá, a pesar de, te sigo sintiendo cerca. Quiero pensar que de algún modo estás sabiendo de todas las cosas que estoy consiguiendo, sabiendo de mi nueva etapa que ha comenzado junto con el final de este doctorado, sabiendo lo feliz que soy ahora, sabiendo de lo mucho que he madurado desde que no estás, sabiendo de cómo soy ahora. Seguimos aprendiendo a vivir sin ti, pero siempre te tenemos y te tendremos presente. Aunque un nudo me apriete en la garganta al recordarte, prometo que nunca voy a dejar de hablar de ti, para que así siempre te sintamos cerca. Para que todas esas personas que han llegado a mi vida, después de ti, puedan conocerte, aunque sea a través de mis recuerdos. Mamá, eres una guerrera, a pesar de todas las circunstancias sigues hacia adelante, y créete que lo estás haciendo por tu propia fortaleza. Menos mal que te tengo.

A mis abuelas y abuelos, porque vosotros sois los guardianes de mi infancia. También por vosotros soy la persona que soy ahora mismo, así que de este trabajo también os pertenece un pedacito. Agradezco también a mi tita Tere, porque cuando las cosas se torcieron ella sacó las garras, y nos apoyó a mi madre, mi tío (el niño) y a mí como más lo necesitábamos. A mis primas Tatiana y Teresa, por ser apoyo incondicional, por ser familia, por ser casa.

Han sido los años más duros de mi vida hasta la fecha, así que si estoy pudiendo escribir los agradecimientos del libro en el que cuento el trabajo hecho durante esa etapa, es porque he llegado al final gracias a toda esta red emocional que me sostiene, amortigua las caídas que haya y me impulsa para ponerme en pie de nuevo. Haber podido hacer este trabajo significa que la niña pequeña que se pasaba horas en la calle jugando al fútbol, a tenis contra la pared, o paseando en bici, que cualquier deporte que le pusieran a hacer en las actividades extraescolares le parecía bien, que se tragaba partidos de tenis por la tele, que quiso competir en tenis y lo pudo hacer por un tiempo, ahora se choca la mano con aquella adolescente que

al final de sus 17 años empezó a descubrir la psicología y a enamorarse de la neurociencia cognitiva, y también con esta adulta que ahora se dedica a la investigación en psicología y que el deporte sigue siendo su catarsis. Esa niña, esa adolescente y esta adulta ahora dicen al unísono: lo estamos consiguiendo.

Gracias a todos, otra vez, y espero que muchas más. El despertar en vosotros un sentimiento de gratitud equiparable al mío es a lo que aspiro.

Como antecedente y complemento a esta tesis se puede encontrar la siguiente publicación en el Anexo I:

Ferrer-Uris, B., **Ramos, M. A.**, Busquets, A., & Angulo-Barroso, R. (2022). Can exercise shape your brain? A review of aerobic exercise effects on cognitive function and neuro-physiological underpinning mechanisms. *AIMS Neuroscience*, 9(2), 150–174. <https://doi.org/10.3934/NEUROSCIENCE.2022009>

Resumen

La actividad física y el ejercicio físico cardiovascular, ya sea de forma aguda o prolongada, tienen un impacto remarcable en la estructura y funcionalidad del cerebro. Esto se podría explicar por el impacto fisiológico, como es la regulación de factores de crecimiento (Cotman et al., 2007; El-Sayes et al., 2019; Feter et al., 2019; Roberta et al., 2020; Taubert et al., 2015; Voss et al., 2013), la regulación del flujo sanguíneo y oxigenación cerebral (Moriarty et al., 2019). Por tanto, estos mecanismos, promotores de la plasticidad neuronal, podrían facilitar el aprendizaje de nuevas habilidades motoras (Dayan & Cohen, 2011; Doyon & Benali, 2005). Pero esta influencia de la actividad y ejercicio físico cardiovascular está moderada por diversos factores, entre ellos el nivel de condición física cardiovascular (Pesce, 2012). Aquellos individuos con mejores niveles de forma física cardiovascular se van a aprovechar más de los beneficios que aporta la actividad física y ejercicio físico, ya sea con mayor excitabilidad del tracto corticoespinal (Lulic et al., 2017), mayor oxigenación cerebral (Salzman et al., 2022) o capacidad cognitiva superior en aquellos procesos necesarios para el aprendizaje motor, por ejemplo, funciones ejecutivas (Dupuy et al., 2015; Hillman et al., 2008), memoria (Erickson et al., 2009; Loprinzi et al., 2023) o atención (Luque-Casado et al., 2013, 2016; Pontifex et al., 2009). Estos procesos cognitivos se sustentan en el córtex prefrontal (PFC), que además es un área muy reactiva al impacto del ejercicio (Colcombe & Kramer, 2003; Hillman et al., 2008; Salzman et al., 2022). Con esto, nos preguntamos cómo sería la actividad del PFC al aprender y consolidar habilidades motoras, y cómo impactarían diferentes niveles de forma física cardiovascular en ese aprendizaje, consolidación y actividad del PFC.

El objetivo principal de esta tesis fue estudiar la relación entre la ejecución comportamental y la actividad cortico-cerebral subyacente que tenían lugar durante el aprendizaje de una tarea motora y durante la evaluación de la consolidación en memoria de ese aprendizaje. En este marco, se evaluó el impacto del nivel de condición física cardiovascular en el aprendizaje y consolidación motoras. Secundariamente, se exploró la influencia del sexo (sexo al nacer) en el aprendizaje motor y su consolidación, en la actividad cortico-cerebral subyacente y en el impacto del nivel de forma física cardiovascular en la ejecución motora. La tarea motora utilizada fue una tarea de adaptación visomotora de tipo rotacional (rVMA)

y la actividad cortico-cerebral fue registrada durante la ejecución de los diferentes sets de la tarea motora (adaptación y retenciones, para evaluar el aprendizaje y consolidación en memoria, respectivamente), mediante espectroscopia funcional de infrarrojo cercano (fNIRS), con la que se medían los cambios hemodinámicos relativos del PFC derecho. De esta manera, examinamos de manera continua y conjunta la respuesta comportamental y cerebral.

Encontramos que los participantes aprendían efectivamente y mostraban una buena consolidación, sobre todo 1 h después de la sesión de aprendizaje, e inferimos mediante la hemodinámica del PFC derecho, que durante la adaptación y retenciones visomotoras se daban varias estrategias de aprendizaje en cooperación. Durante la adaptación, los procesos explícitos e implícitos tenían lugar de forma coordinada y compensatoria, operando en la forma de impulso-tracción. Durante las retenciones, encontramos que el PFC tenía una implicación distintiva dependiendo del tiempo transcurrido desde el final de la adaptación hasta las retenciones y, por ende, los procesos explícitos e implícitos se daban de manera diferente. La retención al cabo de 1 h estaba dominada por los procesos implícitos y en la retención al cabo de 24 h intervenían tanto los procesos implícitos como explícitos.

Al examinar el impacto del nivel de forma física cardiovascular en el aprendizaje y consolidación motoras, vimos que este no tenía relevancia comportamental. Sin embargo, este factor sí era trascendental para la evolución, el punto temporal y duración en la que los procesos explícitos e implícitos tenían un mayor predominio. Durante la adaptación, vimos que la evolución de los procesos explícitos e implícitos era opuesta entre personas en alta forma y baja forma. Ambos cohortes comenzaban en la fase temprana con el empleo de procesos implícitos, pero mientras que aquellos altamente en forma luego activaban el PFC (procesos explícitos), en las personas en baja forma disminuía la activación de esta área (procesos implícitos). Durante la fase tardía, la activación del PFC menguaba en las personas en alta forma, siendo esto indicativo de que proseguían ejecutando el set de adaptación con los procesos implícitos. En contraposición, en las personas en baja forma aumentaba la activación del PFC durante la fase tardía, o sea, utilizaban los procesos explícitos. Durante las retenciones, encontramos que en las personas altamente en forma la activación del PFC generalmente disminuía, utilizaban en las dos retenciones los procesos

implícitos mayormente, haciendo uso breve de los explícitos. Pero en las personas bajamente en forma la activación del PFC iba aumentando y disminuyendo durante ambos sets de retención, iban utilizando todo el tiempo los procesos explícitos e implícitos de forma intercalada. Por último, aunque no había diferencias de sexo en la ejecución comportamental, vimos que en las mujeres el nivel de forma sí importaba, puesto que mayores niveles de forma se relacionaban con una peor planificación motora durante la adaptación.

Al diferenciar por sexos, la evolución y coordinación de esos procesos variaba. Durante la adaptación, encontramos que el desarrollo de los procesos explícitos e implícitos divergía al llegar a la fase tardía. Esto es, hombres y mujeres comenzaron utilizando los procesos implícitos, para luego involucrar el PFC y así dar paso a los procesos explícitos. Sin embargo, al llegar a la fase tardía, los hombres liberaron la actividad del PFC y retomaron el uso de los procesos implícitos, en cambio las mujeres, continuaron demandando el PFC y utilizando los procesos explícitos. Durante las retenciones, ocurría lo mismo que durante la adaptación. Es decir, hombres y mujeres comenzaban usando la misma estrategia de aprendizaje, pero llegados a un punto temporal, el desarrollo de las estrategias de aprendizaje continuaba de manera divergente. Durante la retención 1 h post-adaptación ambos sexos no requerían la actividad del PFC, utilizaban los procesos implícitos. Pero hacia el final de esta retención, mientras que los hombres continuaron con los procesos implícitos, en las mujeres el PFC comenzó a activarse, cambiaban al uso de procesos explícitos. Al inicio de la retención 24 h post-adaptación ambos sexos involucraban el PFC (procesos explícitos), pero mientras que los hombres liberaron la implicación del PFC y, por tanto, continuaban realizando este set de retención utilizando los procesos implícitos, las mujeres proseguían con la participación del PFC, o sea, con el uso de procesos explícitos. En las retenciones, la divergencia encontrada ocurría más pronto cuando el tiempo transcurrido entre la adaptación y la retención era mayor.

Los hallazgos que se presentan en esta tesis aportan nueva evidencia en cuanto al registro y análisis continuo y conjunto de la respuesta comportamental y cerebral, especialmente durante la evaluación de la consolidación del aprendizaje motor (tests de retención). Adicionalmente, refuerzan la evidencia más actualizada que apunta que el nivel de forma

física cardiovascular parece no ser transcendental para el desempeño conductual del aprendizaje, al menos en el caso del aprendizaje de la tarea motora utilizada (rVMA). Sin embargo, con esta tesis vemos que el nivel de forma sí determina la manera en la que se emplean las estrategias de aprendizaje (inferidas a partir de la activación del PFC) para el aprendizaje de una habilidad motora y para su consolidación. Igualmente, nuestros hallazgos también respaldan que hombres y mujeres usan estrategias de aprendizaje diferentes.

Abstract

Cardiovascular physical activity and exercise, whether acute or in long-term, have a remarkable impact on the structure and functionality of the brain. This could be explained by the physiological impact, such as the regulation of growth factors (Cotman et al., 2007; El-Sayes et al., 2019; Feter et al., 2019; Roberta et al., 2020; Taubert et al., 2015; Voss et al., 2013), as well as the regulation of cerebral blood flow and oxygenation (Moriarty et al., 2019). Therefore, these mechanisms, which promote the neuronal plasticity, could facilitate the learning of new motor skills (Dayan & Cohen, 2011; Doyon & Benali, 2005). However, the influence of cardiovascular physical activity and exercise is moderated by several factors, including the level of cardiovascular fitness (Pesce, 2012). Individuals with higher cardiovascular fitness levels will benefit more from the advantages provided by physical activity and exercise, whether through increased excitability of the corticospinal tract (Lulic et al., 2017), enhanced cerebral oxygenation (Salzman et al., 2022), or superior cognitive capacity in processes necessary for motor learning, such as executive functions (Dupuy et al., 2015; Hillman et al., 2008), memory (Erickson et al., 2009; Loprinzi et al., 2023), or attention (Luque-Casado et al., 2013, 2016; Pontifex et al., 2009). These cognitive processes are supported by the prefrontal cortex (PFC), which is also very responsive to the impact of exercise (Colcombe & Kramer, 2003; Hillman et al., 2008; Salzman et al., 2022). With this, we wondered how the activity of the PFC would be when learning and consolidating motor skills, and how different cardiovascular fitness levels would impact that learning, consolidation and activity of the PFC.

The main aim of this thesis was to study the relationship between the behavioral performance and the underlying cortico-cerebral activity occurring during the learning of a motor task and during the assessment of its memory consolidation. In this framework, the cardiovascular fitness level impact on motor learning and its consolidation was evaluated. Additionally, the influence of sex (birth sex) on motor learning and its consolidation, on the underlying cortico-cerebral activity, and on the impact of the cardiovascular fitness level on motor execution was explored. The motor task used was a rotational visuomotor adaptation task (rVMA), and the cortico-cerebral activity was recorded during the execution of different sets of the motor task (adaptation and retentions, to assess learning and memory

consolidation, respectively), using functional near-infrared spectroscopy (fNIRS), which measured the relative hemodynamic changes of the right PFC. Thus, we continuously and concurrently examined the behavioral and cerebral responses.

We found that participants effectively learned and showed good consolidation, especially 1 hour after the learning session, and we inferred through the hemodynamics of the right PFC that several learning strategies were cooperatively employed during the visuomotor adaptation and retentions. During adaptation, explicit and implicit processes occurred in a coordinated and compensatory way, operating in a push-pull manner. During retentions, we found that the PFC had distinctive involvement depending on the time elapsed from the end of adaptation to retentions, and thus, explicit and implicit processes occurred differently. The 1-hour retention was dominated by implicit processes, and both implicit and explicit processes were involved in the 24-hour retention.

When examining the impact of the cardiovascular fitness level on motor learning and its consolidation, we found that it did not have behavioral relevance. However, this factor was crucial for the evolution, temporal point and duration at which explicit and implicit processes had greater predominance. During adaptation, we observed that the evolution of explicit and implicit processes was opposite between individuals with high and low fitness levels. Both cohorts started in the early phase employing implicit processes, but while those highly fit then activated the PFC (explicit processes), in people with lower fitness levels the activation of this area decreased (implicit processes). During the late phase, the PFC activation dwindled in individuals with high fitness levels, indicating that they continued performing the adaptation set using implicit processes. In contrast, in individuals with low fitness levels, the PFC activation increased during the late phase, in other words, they used explicit processes. During retentions, we found that in highly fit individuals the PFC activation generally decreased, they primarily utilized implicit processes in both retentions, briefly engaging in explicit processes. But in less fit individuals the PFC activation was increasing and decreasing during both retention sets, they consistently used explicit and implicit processes interchangeably. Finally, although there were no gender differences in behavioral performance, we observed that fitness level did matter for women, as higher fitness levels were associated with poorer motor planning during the adaptation.

When differentiating by genders, the evolution and coordination of these processes varied. During adaptation, we found that the development of explicit and implicit processes diverged in the late phase. That is, both men and women began using implicit processes, then engaged the PFC, transitioning to explicit processes. However, upon reaching the late phase, men released the PFC activity and reverted to using implicit processes, whereas women continued to demand the PFC involvement and used explicit processes. The same occurred during retentions as during adaptation. That is, men and women began using the same learning strategy, but at a temporal point, the development of learning strategies continued divergently. During the retention 1-h post-adaptation, both sexes did not require the PFC activity, they used implicit processes. However, toward the end of this retention, while men continued with implicit processes, in women the PFC began to activate, shifting to the use of explicit processes. At the beginning of the retention 24-h post-adaptation, both sexes engaged the PFC (explicit processes), but while men released the PFC involvement and, therefore, continued performing this retention set using implicit processes, women kept up the PFC engagement, that is, using explicit processes. In the retentions, this divergence occurred earlier when the time elapsed between adaptation and retention was longer.

The findings presented in this thesis provide new evidence regarding the continuous and concurrent recording and analysis of behavioral and cerebral responses, specially during the evaluation of the motor learning consolidation (retention tests). Additionally, they reinforce the most updated evidence indicating that the cardiovascular fitness level seems not to be crucial for the behavioral learning performance, at least in the case of learning the motor task used (rVMA). However, with this thesis, we see that fitness level determines how learning strategies are employed (inferred by the PFC activation) for learning a motor skill and for its consolidation. Similarly, our findings also support that men and women use different learning strategies.

Índice de contenidos

Capítulo 1: Introduction	33
1.1. Motor learning	35
1.1.1. Theoretical model of motor control and learning: Internal model	35
1.1.2. Motor learning paradigms	37
1.1.3. Learning phases: on-line and off-line learning	38
1.1.4. Explicit and implicit learning.....	39
1.1.5. Motor learning and cortical activity: functional Near Infrared Spectroscopy (fNIRS) technique	40
1.2. Impact of the cardiovascular physical activity and physical exercise on motor learning	42
1.2.1. Long-term exercise.....	43
1.2.2. Acute exercise	46
1.2.2.1. Behavioral aspects	47
1.2.2.1. Cortical activity aspects.....	48
1.2.3. Moderators	49
1.3. Impact of the cardiovascular fitness level on motor learning.....	52
1.3.1. Cardiovascular fitness level and cognitive functioning	52
1.3.2. Cardiovascular fitness level and motor learning relationship	53
1.3.3. Cortical activity aspects of the cardiovascular fitness level and motor learning relationship	55
1.4. Rationale for the research project	56
Capítulo 2: Objectives and hypothesis	59
2.1. Objectives	61
2.2. Hypothesis	62

Capítulo 3: Method.....	63
3.1. Participants.....	65
3.2. The rotational visuomotor adaptation task.....	68
3.3. Optical neuroimaging: functional near infrared spectroscopy	69
3.4. The 20-meter shuttle run test	69
3.5. Gas analyzer.....	70
3.6. Experimental protocol.....	70
3.7. Data reduction and variables.....	72
3.7.1. Rotational visuomotor adaptation task data	72
3.7.2. Functional near infrared spectroscopy data.....	75
3.7.3. Gas analyzer data	76
3.8. Statistical Analysis.....	77
3.8.1. Objective 1	77
3.8.2. Objective 2	80
Capítulo 4: Actividad del córtex prefrontal durante el aprendizaje motor y su consolidación	85
4.1. Participantes	87
4.2. Resultados	88
4.3. Discusión	102
4.3.1. Activación del córtex prefrontal durante el aprendizaje motor y su consolidación	102
4.3.2. Activación del córtex prefrontal durante el aprendizaje motor y su consolidación: relevancia del sexo	109
4.4. Conclusiones	112
Capítulo 5: Impacto del nivel de condición física cardiovascular en el aprendizaje motor y su consolidación.....	115
5.1. Participantes	117

5.2. Resultados	120
5.2.1. Ejecución comportamental y forma física cardiovascular	120
5.2.2. Ejecución comportamental, forma física cardiovascular y actividad cerebral..	132
5.3. Discusión	137
5.3.1. Relevancia del nivel de forma física cardiovascular en el aprendizaje motor y su consolidación.....	137
5.3.2. Relevancia del nivel de forma física cardiovascular en la activación del córtex prefrontal durante el aprendizaje motor y su consolidación	142
5.4. Conclusión	148
Capítulo 6: Discusión general, observaciones, limitaciones y futuras propuestas de investigación	151
6.1. Discusión general.....	153
6.1.1. Relación entre la ejecución comportamental y la actividad cerebral subyacente durante el aprendizaje motor y evaluación de su consolidación	153
6.1.2. Impacto del nivel de forma física cardiovascular en el aprendizaje motor y su consolidación.....	156
6.1.3. Relevancia del sexo en el aprendizaje y consolidación motoras, en la actividad cerebral subyacente y en el impacto del nivel de forma física cardiovascular	158
6.2. Conclusiones	161
6.3. Observaciones, limitaciones y futuras propuestas de investigación	162
BIBLIOGRAFÍA	169
ANEXOS	199
ANEXO I. Artículo	201
ANEXO II. PAR-Q.....	229
ANEXO III. Consentimiento informado	233
ANEXO IV. Declaración responsable ante la situación generada por la COVID-19	239
ANEXO V. Declaración responsable de ausencia de enfermedad activa.....	243

ANEXO VI. Aprobación del proyecto por el comité de ética	247
ANEXO VII. IPAQ.....	251
ANEXO VIII. Análisis de normalidad de residuos de Pearson.....	257

Índice de tablas

Table 3.1. Participants demographic characteristics.....	65
Table 3.2. Exclusion criteria and sample.....	66
Table 3.3. Variables and statistical analysis performed in each objective.....	82
Tabla 4.1. Características demográficas de la muestra completa y dividida por sexos.....	87
Tabla 4.2. Valores descriptivos de la ejecución en la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA) en cada set y sub-set, y diferenciando entre sexos.....	88
Tabla 4.3. Ejecución comportamental y hemodinámica del córtex prefrontal derecho en cada set y sub-set de la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA).....	90
Tabla 4.4. Resultados de los análisis del Modelo Mixto Lineal General (GLMM).....	92
Tabla 4.5. Resultados de los análisis post-hoc del Modelo Mixto Lineal General (GLMM) realizado con el Error de Dirección Inicial (IDE) a través de los sets y sub-sets de la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA).....	92
Tabla 4.6. Resultados de los análisis post-hoc del Modelo Mixto Lineal General (GLMM) realizado con la Raíz del Promedio de Errores al Cuadrado (RMSE) a través de los sets y sub-sets de la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA).....	93
Tabla 4.7. Resultados de los análisis de correlación cruzada.....	95
Tabla 4.8. Resultados de las correlaciones entre la activación del córtex prefrontal derecho en el primer sub-set de la adaptación y la ejecución conductual en las retenciones al cabo de 1h y 24h.....	98
Tabla 4.9. Resultados de las correlaciones entre la tasa de aprendizaje inicial y las diferentes variables de activación cerebral y ejecución conductual en diferentes sets y sub-sets de la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA).....	99
Tabla 5.1. Características demográficas de la muestra seleccionada para el objetivo 1....	117
Tabla 5.2. Características descriptivas de los hábitos de actividad física de la muestra seleccionada para el objetivo 1.....	118

Tabla 5.3. Características demográficas de la muestra seleccionada para el objetivo 2....	118
Tabla 5.4. Características descriptivas de los hábitos de actividad física de la muestra seleccionada para el objetivo 2.....	119
Tabla 5.5. Valores descriptivos de la ejecución en la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA) en cada set y sub-set, y diferenciando entre sexos.....	120
Tabla 5.6. Resultados de los análisis post-hoc del ANOVA de medidas repetidas realizado en el Error de Dirección Inicial (IDE) a través de los sets y sub-sets de la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA).....	122
Tabla 5.7. Resultados de los análisis post-hoc del ANOVA de medidas repetidas realizado en la Raíz del Promedio de Errores al Cuadrado (RMSE) a través de los sets y sub-sets de la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA).....	123
Tabla 5.8. Resultados de las correlaciones de Pearson.....	127
Tabla 5.9. Características demográficas de los dos grupos de participantes formados conforme al sexo.....	129
Tabla 5.10. Resultados de las correlaciones de Pearson en el grupo de hombres y grupo de mujeres.....	131
Tabla 5.11. Valores descriptivos de la ejecución en la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA) en cada set y sub-set, y diferenciando entre niveles de forma física cardiovascular.....	132

Índice de figuras

Figure 3.1. Schematic overview of the experimental procedure.....	71
Figure 3.2. Graphical representation of the rotational visuomotor adaptation task (rVMA) and the two error variables calculated.....	74
Figura 4.1. Caracterización de la ejecución comportamental y hemodinámica del córtex prefrontal derecho en cada set y sub-set de la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA).....	91
Figura 4.2. Gráficas de la ejecución comportamental y actividad del córtex prefrontal (PFC) derecho.....	96
Figura 4.3. Gráfica de la ejecución comportamental y actividad del córtex prefrontal (PFC) derecho de los hombres (puntos azules) y mujeres (rombos rojos).....	101
Figura 5.1. Variable IDE a través de los sets y sub-sets de la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA).....	124
Figura 5.2. Variable RMSE a través de los sets y sub-sets de la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA).....	124
Figura 5.3. Variable IDE-OffG en los dos sets de retención de la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA).....	125
Figura 5.4. Variable RMSE-OffG en los dos sets de retención de la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA).....	126
Figura 5.5. Distribución de los participantes conforme a su VO_{2max}/Kg	128
Figura 5.6. Gráficas de la ejecución comportamental y actividad del córtex prefrontal (PFC) derecho de los participantes en alta forma física cardiovascular (cuadrados morados) y en baja forma física cardiovascular (triángulos naranjas).....	136
Figura 6.1. Esquema de la nueva propuesta de estudio.....	167

Abreviaciones

[Δ HHb]	Cambio de concentración de hemoglobina desoxigenada
[Δ O ₂ Hb]	Cambio de concentración de hemoglobina oxigenada
[Δ HHb]	Concentración de hemoglobina desoxigenada
[O ₂ Hb]	Concentración de hemoglobina oxigenada
20mSRT	Test de carrera lanzada en 20 m
AD	Set de adaptación de la tarea rVMA
AD1	Primer sub-set de la adaptación de la tarea rVMA
AD2	Segundo sub-set de la adaptación de la tarea rVMA
AD3	Tercer sub-set de la adaptación de la tarea rVMA
AX-CPT	Tarea de ejecución continua, variante AX
BA	Set de evaluación basal de la tarea rVMA
BDNF	Factor neurotrófico derivado del cerebro
BMI	Índice de masa corporal
CF	Forma física cardiovascular
COVID-19	Corona virus 2019
DLPFC	Córtex prefrontal dorsolateral
DPF	Factor de longitud diferencial de trayectoria
EEG	Electroencefalograma
ERD	Desincronización relacionada con eventos
fMRI	Imagen funcional por resonancia magnética
fNIRS	Espectroscopia funcional del infrarrojo cercano
GLMM	Modelo mixto lineal general

HHb	Hemoglobina desoxigenada
HR	Frecuencia cardiaca
HRmax	Frecuencia cardiaca máxima
IDE	Error de dirección inicial
IGF-1	Factor de crecimiento similar a la insulina 1
IPAQ-SF	Cuestionario internacional de actividad física, versión corta
M1	Córtex motor primario
MEP	Potenciales evocados motores
MRCPs	Potenciales corticales relacionados con movimiento
MT	Tiempo en movimiento
O ₂ Hb	Hemoglobina oxigenada
OffG	Ganancias de aprendizaje durante el periodo no experimental
OPTIMAL	Optimización de la ejecución a través de la motivación intrínseca y la atención al aprendizaje
PAR-Q	Cuestionario de aptitud para la práctica de actividad física
PFC	Córtex prefrontal
PVT	Tarea de vigilancia psicomotora
RAH	Hipofrontalidad reticular activadora
RL	Tasa de aprendizaje
RMSE	Raíz del Promedio de Errores al Cuadrado
RT	Tiempo de reacción
RT1	Set de retención de la tarea rVMA 1 hora después de la adaptación
RT24	Set de retención de la tarea rVMA 24 horas después de la adaptación

rVMA	Adaptación Visomotora Rotacional
SMA	Área motora suplementaria
TD	Distancia recorrida
TMS	Estimulación magnética transcraneal
TONI-4-IQ	Test de inteligencia no verbal, 4º edición
VEGF	Factor de crecimiento endotelial vascular
VO _{2max}	Consumo máximo de oxígeno
VO _{2max} /Kg	Consumo máximo de oxígeno relativo al peso corporal

Capítulo 1: Introduction

1.1. Motor learning

Motor learning is defined as a set of processes associated with practice or experience leading to the acquisition of new skills or to the refinement of previously acquired skills. Its ultimate purpose is to identify a movement goal, select and execute a proper action with the highest accuracy, precision and speed, taking into account the state of the body, the context and the environmental and task demands (Coker, 2009; Hübner & Voelcker-Rehage, 2017; Krakauer et al., 2019; Magill & Anderson, 2014; Morehead et al., 2015; Schmidt & Lee, 2011). The motor learning processes cannot be observed directly, they can only be inferred on the basis of the individual's performance and coordination (i.e., observable behavior) over time. When learning occurs, skill performance's variables describe changes in the capability to execute the selected actions more quickly, accurately, consistently, or efficiently (Coker, 2009; Magill & Anderson, 2014; Schmidt & Lee, 2011; Shmuelof & Krakauer, 2011). It is important to note that performance during skill acquisition is not always lineal, plateaus or regressions could be observed when an individual is learning.

1.1.1. Theoretical model of motor control and learning: Internal model

Motor control is the scientific area that studies the underlying processes required to learn and perform goal-directed movements (i.e., motor tasks) (Latash & Zatsiorsky, 2015). A critical concept in motor control theories is that of an internal model (Ramnani, 2006). An internal model is defined as the neural representation of a motor skill acquired through practice, which allows planning movements and predicting the effects of the skill performance on the interactions among body parts, between the body and the environment and the sensory consequences of the movement (Latash & Zatsiorsky, 2015; Miall & Wolpert, 1996; Ramnani, 2006). An internal model comprises a motor command (i.e., signal from the motor cortex with planned movements to achieve the task goal) and an efferent copy (i.e., a copy of the outgoing motor commands that will be used to predict the sensory consequences after performing the movements, also known as feedforward) (Ramnani, 2006). In order to control and improve actions, the integration and interpretation of the afferent sensory information (i.e., sensory feedback) and the predicted sensory consequences are compared (Schmidt & Lee, 2011; Shadmehr, Smith, & Krakauer, 2010). Discrepancies detected between both sources of information (i.e., error signals or error

feedback) are used to update the internal model (Miall & Wolpert, 1996; Ramnani, 2006). The establishment of a stable internal model represents an effective matching between the predicted motor response consequences and the perceived sensory information (Wolpert et al., 1995). This process of guiding the motor commands related to the practiced actions and adjusting them online using feedback is thought to be instantiated in the cerebellum interconnected via the thalamus with the primary motor cortex and frontal lobe circuits (Ramnani, 2006; Robinson, 1975).

Practicing a motor task will adjust the internal model making the execution of the future movements more refined, a process called motor adaptation (Krakauer et al., 2005). In a succession of movements, the efferent copy of one movement can benefit the planning of the subsequent movements (Shadmehr et al., 2010). At first, the internal model for a particular motor task is fragile but with experience it adapts becoming more effective and consolidating itself. However, this adaptation process can be reversed when a new or unexpected interference appears before its proper consolidation (e.g., performing in a new environment or the performance of another motor task) (Krakauer et al., 2005). The stability of the internal model facing interferences is achieved through consolidation processes, which are time dependent and require an interval of time between the beginning of the motor practice and the achievement of its refinement and effectiveness. Hence, consolidation processes make possible long-term memory of learned motor tasks and their stability over time (Krakauer & Shadmehr, 2006).

The adjustment, refinement and stabilization of the internal model rely on explicit and implicit learning strategies, which are mainly differentiated by the degree of consciousness, intentionality and declarative nature. Explicit processes are used when learning takes place intentionally, through a deliberate strategy and can be verbalized. These processes are supported by prefrontal cortical regions (e.g., dorsolateral prefrontal cortex (DLPFC)). But when implicit processes are used, learning occurs with minimal awareness and it cannot be verbalized. These processes rely on subcortical structures and sensory-motor cortical regions (e.g., primary motor cortex (M1)) (Cristini et al., 2023; Krakauer et al., 2019). (Section 1.1.4 for a more detailed and exhaustive explanation of explicit and implicit processes during motor learning and consolidation).

1.1.2. Motor learning paradigms

Two main experimental paradigms have been used to understand the motor learning processes. On the one hand, the motor sequence learning paradigm assesses how the temporal organization of a group of actions is learned. In this type of tasks, participants usually respond manually to the spatial location of visual stimulus that appear in a cyclic sequence without external perturbation (Dayan & Cohen, 2011; Doyon et al., 2009; Doyon & Benali, 2005; Foerde & Poldrack, 2009). This paradigm is necessary to study the capability to select and execute actions in the appropriate order (Krakauer et al., 2019). However, this motor learning paradigm presents two critical limitations: (1) results cannot differentiate whether the learned sequence is related to the knowledge of the sequence order (i.e., cognitive learning) or the capability to select and perform movements (i.e., motor learning); and (2) there is lack of evidence regarding how the scientific knowledge provided by this paradigm supports learning of more complex and continuous skills (Krakauer et al., 2019).

On the other hand, the motor adaptation paradigm studies how an individual adapts the execution of an already known motor skill to new environmental, instrumental or body conditions (Dayan & Cohen, 2011; Doyon et al., 2009; Doyon & Benali, 2005; Krakauer et al., 2019). To elicit adaptation in motor tasks, different approaches have been employed. One common approach is the visuomotor adaptation experiments where visual consequences of motor commands are altered, but the proprioceptive consequences remain unaffected (Shadmehr et al., 2010), that is, a mismatch between the motion of the effector and the corresponding visual feedback is imposed. For example, a popular visuomotor perturbation used in the study of motor adaptation is to change the visuomotor gain by using prism glasses that displace the visual field vertically or laterally (Fernández-Ruiz, Hall, Vergara, & Díaz, 2000). Also, a computer based task commonly used to apply visuomotor perturbation is the rotational visuomotor adaptation task (rVMA), in which participants make reaching movements from a starting position to a target, while the visual feedback is rotated by an angle in relation to the starting position of the movement (Angulo-Barroso et al., 2019; Ferrer-Uris et al., 2017, 2018; Gentili et al., 2011; Krakauer et al., 2005). For these adaptation tasks, results cannot be exclusively related to the implicit

readjustment of the movement, as there is always doubts about the involvement of other learning processes (e.g., cognitive strategies like an explicit re-aiming) (Krakauer et al., 2019). However, if cautious experimental design and interpretation of the results is performed, this paradigm may provide a window to understand readjusting and learning mechanisms related to the on-line learning and off-line learning and the implicit and explicit processes involved during motor learning.

1.1.3. Learning phases: on-line and off-line learning

The learning of a motor task may occur in two different times: (1) while practicing the motor task, which is known as adaptation or on-line learning, and it refers to the performance change during the skill practice period; and (2) after practicing the motor task, which is known as off-line learning, and it concerns to the performance change from the end of the skill practice to a retention test (Wanner et al., 2020), assessing in this way the amount of memory consolidation (Dubrowski, 2005).

During on-line learning, the process of learning a motor task is usually characterized through a learning curve, where an improvement in the task's performance is expected across practice (repetitions of trials). Depending on the nature of the task, the variable used to measure performance, and the participants' performance, the shape of the learning curve can be fitted by a variety of mathematical functions, such as the S-shaped, hyperbolic, linear, or exponential models (Newell et al., 2001). In adaptation paradigms, where error reduction is usually used as a performance measure, the learning curve is typically best fitted by a double-exponential decay function. This function is characterized by an initial fast error reduction rate, followed by a slower decline of the error (Angulo-Barroso et al., 2019; Ferrer-Uris et al., 2017, 2018; Krakauer et al., 2005, 2019). According to this, two distinct timescales can be identified in these double-exponential learning curves: (1) an early phase characterized by a fast learning where a great and rapid improvement in performance takes place over the course of few trials, and (2) a later phase identified by a slow learning in which additional and gradual performance improvement requires several practice trials and tends to plateau (Dayan & Cohen, 2011; Doyon & Benali, 2005; Doyon & Ungerleider, 2002; Floyer-Lea & Matthews, 2005; Krakauer et al., 2019; Smith et al., 2006).

On the other hand, the off-line learning processes are usually assessed via retention tests. These tests are performed after a period of non-practice, which can range from few minutes to many days (Dubrowski, 2005; Krakauer et al., 2005, 2019; Krakauer & Shadmehr, 2006). During these tests, the learner is required to perform again the previously practiced motor task. The comparison between the performance shown during practice and the performance demonstrated during the retention tests allows the characterization of the motor consolidation level of the previously acquired motor skill (Dayan & Cohen, 2011; Doyon & Benali, 2005; Robertson et al., 2004; Romano et al., 2010). When motor skills are consolidated, they can be stored in long term memory (Bekinschtein et al., 2008; Dayan & Cohen, 2011; Krakauer & Shadmehr, 2006; Robertson et al., 2004) and be effectively executed after a non-practice period (Doyon & Benali, 2005; Puttemans et al., 2005). Moreover, in robustly consolidated adaptation tasks, participants adapt faster to external perturbations, in comparison with the initial rate of adaptation when they have experienced that perturbation before (Krakauer et al., 2019; Landi et al., 2011; Smith et al., 2006).

1.1.4. Explicit and implicit learning

The early-fast and later-slow phases that characterize the double-exponential learning curves of adaptation paradigms suggest that explicit and implicit processes contribute to solve the problem at hand (Krakauer et al., 2019; Smith et al., 2006; Taylor et al., 2014). Explicit processes appear to be related to a deliberate strategy to modify the goal towards a different location than the presented target, and are driven by target error mechanisms (i.e., the mismatch between the target location and the feedback location). These processes seem to be mainly used in the fast phase to compensate the imposed perturbation guided by the comparison of task errors and the performance results. Additionally, implicit processes seem to be related to an unintentional strategy and driven by sensory prediction errors mechanisms (i.e., the mismatch between the predicted aiming location and the feedback of the real location at the end of the movement) contributing to recalibrate continuously the movements facing the perturbation. These implicit processes are largely evidenced in the slow phase of the learning curve (Krakauer et al., 2019; Taylor et al., 2014). On the other hand, it is thought that the results observed during retention tests are inherently and mainly related to explicit processes mediated by retrieval mechanisms (Morehead et al., 2015).

However, recent studies proposed that both processes, explicit and implicit, are involved in the performance of a learned task after a period of non-practice (Albert et al., 2021; Coltman et al., 2019, 2021; Hadjiosif et al., 2023; Yin & Wei, 2020).

It has been proposed that the explicit processes involved in the learning of an adaptation task (e.g., rVMA task) are supported by high-level cognitive strategies (Wolpe et al., 2020). Specifically, spatial working memory and response inhibition contributions are typically proposed for the fast phase (Anguera et al., 2010; Christou et al., 2016; Gentili et al., 2010; Goto et al., 2011; Seidler et al., 2017). Moreover, spatial working memory is closely related to attention, since attention determines what information is encoded in spatial working memory, which in turn is used to redirect attention (Awh & Jonides, 2001; Bahmani et al., 2019).

1.1.5. Motor learning and cortical activity: functional Near Infrared Spectroscopy (fNIRS) technique

Various brain areas are involved and linked to inhibitory control, spatial working memory and attention, but it is widely accepted that the prefrontal cortex (PFC) is a crucial one (Rowe et al., 2000; Shewokis et al., 2011). The PFC participates in several executive processes such as the updating and maintenance of the spatial working memory, the response selection (Miyake et al., 2000; Shewokis et al., 2011), the encoding of a new motor transformation which requires the inhibition of the pre-existing motor skill representations (Gentili et al., 2011), and it is part of a network structure involved in the control of attention (Rossi et al., 2009; Siegel et al., 2015). It has also been proposed that the PFC is more implicated during the fast phase of the learning curve, when explicit processes are more relevant (Taylor & Ivry, 2014; Wolpe et al., 2020). In contrast, it is suggested that the PFC shows a gradual reduction of its involvement as learning progresses (Gentili et al., 2010, 2011, 2013; Goto et al., 2011; Shewokis et al., 2011; Tinga et al., 2021). That is, as the new motor skill representation is gradually encoded, implicit processes are mainly used and the task execution becomes more automatic and less cognitively demanding (Fuster, 2000; Gentili et al., 2011; Hayashi et al., 2016). In addition, some studies have provided evidence that more efficient learners recruit more the right PFC (Anguera et al., 2010; Seidler et al., 2017) suggesting that the right PFC may help us to

explore the explicit processes implication during the learning of a motor adaptation task such as the rVMA.

To study brain activity during the execution of visuomotor tasks, many of the investigations carried out to date have used neuroimaging tools such as functional magnetic resonance imaging (fMRI) (e.g. Anguera et al., 2010; Boe et al., 2012; Debas et al., 2010; Graydon et al., 2005) or electrophysiological methods such as the electroencephalogram (EEG) (e.g., Gentili et al., 2015; Landsness et al., 2011). But there are several technical and budgetary difficulties when studies of motor performance are carried out with these tools, limiting the number and type of motor tasks that can be used. For example, fMRI and EEG are highly sensitive to movement. Or in the case of fMRI, in addition to the limited temporal resolution, subjects are placed horizontally in a less-ecologically valid position to perform a motor task, since in the daily day most motor behaviors take place while standing or sitting. In contrast, some studies have used functional near infrared spectroscopy (fNIRS) as a neuroimaging tool in the field of motor control (Gentili et al., 2010, 2013; Goto et al., 2011; Tinga et al., 2021), which is more logistically and budgetarily available, and due to its technical characteristics, fNIRS allows the study of cortical brain activity in situations that are more similar to daily routines, being robust to motion artifacts and conferring more cleanliness after data processing. fNIRS is a non-invasive tool which continually monitors the concentration changes of oxygenated and deoxygenated hemoglobin ($[\Delta O_2Hb]$ and $[\Delta HHb]$, respectively) at the cortical level. The relative changes in the $[O_2Hb]$ are usually used to infer neural activity (Haeussinger et al., 2014; Herold et al., 2018). It has been demonstrated that fNIRS is a suitable tool for assessing PFC activity because this cortical area is easily accessible to fNIRS' probes, and thus, can indirectly measure the implication of this brain area during the learning of visuomotor tasks (i.e., adaptation and retention sets) (Ayaz et al., 2012).

During the execution of a motor adaptation task, the general pattern of hemodynamic changes in the PFC areas is characterized by larger $[\Delta O_2Hb]$ concentrations in the first blocks of trials compared to the last blocks (Gentili et al., 2010, 2013; Goto et al., 2011; Tinga et al., 2021). Therefore, the dynamics of $[\Delta O_2Hb]$ could reflect the efficiency and quality of motor learning performance at the behavioral level (Gentili et al., 2010, 2013;

Goto et al., 2011; Ono et al., 2015; Seidler et al., 2017; Tinga et al., 2021). Remarkably, based on our current knowledge, there is a notable absence of studies reporting hemodynamic changes during retention tests. This fact underscores the significance of our investigation, as it would provide evidence about the relationship between brain hemodynamics and motor consolidation that appears to be underexplored in the existing scientific literature.

1.2. Impact of the cardiovascular physical activity and physical exercise on motor learning

Both physical activity and physical exercise are terms that contribute to good wellbeing and health, and they are directly related to physical fitness, but these concepts are frequently confused and misused interchangeably. Physical activity refers to any bodily movement executed by the skeletal muscles which entails energy expenditure. Activities of daily life are framed within this term, since they are not necessarily structured activities and practiced with a sport or health goal. Conversely, physical exercise is also executed by the skeletal muscles and results in energy expenditure because it is a form of physical activity, but it involves planned, structured and repetitive bodily movements, and they are performed with the purpose of accomplishing a specific goal, for example, improving physical fitness (Caspersen et al., 1985; Dasso, 2019). The health-related components of physical fitness are cardiovascular fitness, body composition, muscular strength, muscular endurance, and flexibility (Caspersen et al., 1985; Corbin et al., 2000). In this project we attend to the cardiovascular fitness component, which is defined as “A health-related component of physical fitness that relates to ability of the circulatory and respiratory systems to supply oxygen during sustained physical activity” (From Surgeon General's Report on Physical Activity and Health, USDHHS, 1996 as adapted from Corbin and Lindsey, 1994).

It is known that cardiovascular physical activity and exercise in long-term or acute doses have a remarkable structural and functional impact in the brain by regulating the brain blood flow and oxygenation (Moriarty et al., 2019), and the lactate biomarker levels, which are related to the survival of neurons, axonal myelination and mediate the liberation of molecular growth factors that, in turn, regulate neurogenesis, angiogenesis and synaptogenesis, for example, brain derived neurotrophic factor (BDNF), insulin-like growth

factor 1 (IGF-1) or vascular endothelial growth factor (VEGF) (Cotman et al., 2007; El-Sayes et al., 2019; Feter et al., 2019; Roberta et al., 2020; Taubert et al., 2015; Voss et al., 2013). All these mechanisms lead to a neuronal plasticity that promotes cortical organization and reorganization when the organism learns a new motor skills (Dayan & Cohen, 2011; Doyon & Benali, 2005). Moreover, the cortical changes that are derived from the acquisition of a new motor skill are reinforced when the motor learning task is combined with exercise (Singh et al., 2016), and in the same vein, exercise through the assiduous practice of a motor ability modulates the brain structure noted by changes in grey and white matter, increases of cell size and density of the spines, growth of new neurons and enhancing myelination. In fact, experts in a sport field show neural efficiency in comparison with beginners (Roberta et al., 2020). Thus, the conjunction of physical activity or exercise together with a motor learning task can further facilitate learning (Bloom et al., 2022; Cuenca-Martínez et al., 2020; Roberta et al., 2020).

1.2.1. Long-term exercise

We refer to long term exercise as cardiovascular exercise that is practiced over long time periods, from days to months or even years. It is scientifically proven that regular exercise favors the state of the skeletal, cardiac muscle cells and brain health, the reorganization of the architecture of the neural networks and thus, the neuronal plasticity. The consistent experience of movement would prime the underlying neurobiological mechanisms and create the favorable neural environment for the adaptations of brain structures to external stimuli. But additionally, the assiduous practice of exercise allows abilities such as the regulation and control of movements, and the development and training of precision and coordination (Kleim & Jones, 2008; Lehmann & Taubert, 2018; Roberta et al., 2020). It has also been shown that the positive effects of regular exercise on cognition are more notable in those processes that require high executive functions, for example, planning, monitoring, scheduling or task coordination (Dishman et al., 2006), or other cognitive processes such as attention, memory or processing speed (de Sousa et al., 2018; Erickson et al., 2019; Smith et al., 2010). Therefore, exercise practice over long periods benefits the abilities and cognitive processes that are indispensable for motor skill practice and learning. Along with this, the evidence also shows a good functional and structural impact of regular exercise on

those brain regions in charge of the exposed cognitive processes, especially the PFC (Colcombe et al., 2004, 2006), which has also a relevant role in exercise tolerance and termination (Robertson & Marino, 2016). Besides, Kempermann (2002) suggested that the combination of exercise with cognitive challenging tasks could have a more positive impact in brain structure and function than the isolate practice of the exercise or the cognitive task alone.

Not only brain functionality and cognitive processes are relevant for skill acquisition, but psychological components also influence the learning of motor skills. The optimizing performance through intrinsic motivation and attention for learning (OPTIMAL) theory proposed by Wulf & Lewthwaite (2016) focuses also on affective processes and its interrelation with the cognitive processes. According to the OPTIMAL theory, the learner's performance expectancies and the learner's autonomy are two relevant variables for learning. The expectancies are beliefs about what could happen in the future, and they depend to a large degree on the self-efficacy, which in turn determines the learner goal setting and the self-regulation of behaviors that lead to the achievement of the goals. The expectancies are also affected by the context, for example, positive feedback, social-comparative feedback, and modelling. The learner autonomy refers to the need of the learners to play an active role in self-regulated their behavior and have the feeling of control over the situation. When the learners have the sense of choosing their actions during practice, the motor learning is enhanced, probably because they experience a higher mental engagement, deeper processing, self-regulation strategies and motivation to learn (Tomprowski & Pesce, 2019). These variables potentially underlay physical exercise effects on cognition, consequently, the development and reinforcement of psychological strategies can be carried out through continuous and tenacious exercise practice. In fact, Diamond & Ling (2020) proposed some central characteristics that an exercise intervention should include to impact the executive functions: practice conditions that challenge the executive functions; compromising learning tasks that also involve emotional investment; instructional environments with supportive instructors; and performance that leads to sense of competence and self-confidence.

Many of the studies involving the effect of long-term exercise on cognitive function aspects generally comprises animals, elderly, or non-healthy people (e.g., Parkinson or Alzheimer patients, or those who have suffered stroke). But, for example, Richards et al. (2003) conducted a follow-up study during 17 years in middle-aged adults, and they reported that the practice of physical activity at 36 years of age was associated with slower memory decline in the following years, and the interruption of exercising after that age was linked with lower protection of memory functions. When we focus on complex motor learning, the scarce of research is even more pronounced. Lehmann et al. (2022) carried out a 2-week intervention of cardiovascular exercise in adults and then observed its impact on a 6-weeks learning of a dynamic balancing task. Dynamic brain changes were measured by using fMRI before (baseline), at regular time intervals during the study and at the end. The changes in white matter microstructure in parietooccipital and sensorimotor areas of the right hemispheric was different in those who exercised versus those in the control group, and these brain changes correlated with better learning in the exercised group. Cameron, Lucas, & Machado (2014) explored in young women the oxygen availability while performing visuomotor tasks. The maintenance of higher anterior frontal oxygen availability during engagement of more posterior brain regions was found in women who reported higher chronic physical activity levels. At the same time, the higher anterior frontal oxygen availability correlated with better cognitive performance. But, apart from these studies, the reviews often mentioned the same studies, the one by Bakken et al. (2001) in which 5 of 10 elderly subjects were subjected to an exercise intervention composed by calisthenics, cycling and walking for 8 weeks. The exercise group showed a positive development in accuracy of a finger-movement tracking task from pre- to post- intervention in comparison with the non-exercised subjects, whose performance became worse. But the conclusions of this study should be taken with caution because of the small sample. The other commonly cited paper is the animal study of Buitrago et al. (2004), where they observed a positive transfer effect from wheel-running movements to a rotarod (balance) task, where rats benefited from the exercise in terms of better motor control through the maintenance of balance and speed. Therefore, despite the limited studies about the impact of long-term exercise on motor learning, it is proven that exists a positive transfer effect of cardiovascular exercise on motor skill learning (Kleim & Jones, 2008). A different question

is whether a short bout of exercise could also have positive effects on motor skill learning. It is known that the adaptations induced by long-term exercise are more maintainable in comparison to acute exercise (Hötting & Röder, 2013). Evidence also suggests that a single bout of exercise is sufficient to boost the neurobiological substrates of motor learning.

1.2.2. Acute exercise

In this context, acute exercise entails cardiovascular exercise on a single bout. A single session of cardiovascular exercise is enough to trigger systemic physiological response, increase cognitive function, corticospinal tract excitability, and cortical activity in frontal and motor brain regions. Apart from the neuroplasticity facilitation, an acute bout of exercise prior to the motor learning session could increase the arousal and induce the organism to an optimal mood for a high performance and great acquisition of the upcoming learning (Lehman & Taubert, 2018; McDonnell et al., 2013; Roig et al., 2016; Singh et al., 2016; Smith et al., 2014; Taubert et al., 2015). In addition, acute exercise at moderate or high intensities, but not fatiguing exercise, reduces intracortical inhibition, triggering a favorable environment for neuroplasticity, and subserving the brain adaptations (Lehman & Taubert, 2018; Singh & Staines, 2015) and the essential cognitive functions for motor learning, that is, learning processes (Austin & Loprinzi, 2019; Perini et al., 2016), memory formation processes (Coles & Tomporowski, 2008; Hsieh et al., 2016; Martins et al., 2013; Roig et al., 2013), executive functions (e.g., motor response inhibition) (Chu et al., 2015; Samani & Heath, 2018; Tsukamoto et al., 2016) or attention (Hsieh et al., 2018). In this way, a bout of exercise might be an effective facilitator of performance improvements during motor skill acquisition (Statton et al., 2015). Furthermore, the neuroplastic and cognitive modulations of the exercise bout can outlast the learning session and affect the subsequent off-line learning and consolidation (Muellbacher et al., 2002; Roig et al., 2012, 2013), but this lasting effect is achieved with high intensity but not moderate intensity exercise (Statton et al., 2015).

1.2.2.1. Behavioral aspects

Ferrer-Uris et al. (2017) studied the impact of a single bout of high intense exercise on the adaptation and retention (learning and consolidation) at 1 hour, 24 hours and 7 days after the adaptation experimental session of a rotational visuomotor task (the same motor task which is used in the present project). Both, participants who underwent the exercise and those who did not, showed no differences in learning in terms of similar error reduction during the adaptation. However, at 1 hour retention there was a significant error reduction in the exercised group, but not in the following retentions. These findings are supported by other studies in which they also used high intensity exercise, the learning of the motor skill was not enhanced by the exercise bout, but there were improvements in the retentions (Mang et al., 2016; Roig et al., 2012). In contrast, Neva et al. (2019) assessed the effects of a single bout of moderate-intensity cycling exercise on the adaptation and retention at 24 hours of a rotational visuomotor task very similar to the one used by Ferrer-Uris et al. (2017). The results were that in comparison to a rest condition, the exercise enhanced the performance during the adaptation and retention sets in terms of refined accuracy and, reaction and movement time decrement. These differences between the studies of Ferrer-Uris et al. (2017), Mang et al (2016) and Roig et al. (2012) versus Neva et al. (2019) are very probably due to the intensity of exercise, moderator which is explained in section 1.2.3.

A bout of exercise after a learning session could be very promising for consolidation, it helps motor memory to be resistant to degradation over time (Holman & Staines, 2021). Although the mechanisms of this are still not entrenched at all, it is known that after undergoing a motor learning session, the motor memory trace is in a labile state which may get stabilized to result in an effective consolidation. In that critical period, the neurobiological mechanisms remain active and in that reached optimal mood proper for motor skill acquisition. The persistent release of growth factors, in that critical time window, which induce the neuroplasticity might contribute to the consolidation (Kuhne et al., 2021; Lehman & Taubert, 2018; Roig et al., 2013, 2016; Segal et al., 2012; Skriver et al., 2014; Thomas et al., 2016). In the studies of Ferrer-Uris et al. (2017) and Roig et al. (2012) mentioned before, some of the participants were subjected to an exercise session after the practice of the visuomotor task. What they found out were positive consequences

of exercise in the short-term (Ferrer-Uris et al., 2017; Roig et al., 2012) and long-term consolidation (Roig et al., 2012). Roig et al. (2012) conclude that exercise after vs. before the motor practice had a greater benefit in long-term retention.

1.2.2.1. Cortical activity aspects

When a bout of exercise is practiced there is a constant brain blood flow and the consumption of oxygen shifts according to the demanding areas. To illustrate, a bout of exercise at certain intensities reliably increases the oxygenated and deoxygenated hemoglobin level in areas where the cognitive functions required for motor learning and execution rely, for example, the PFC (Giles et al., 2014). This activation increases during exercise, and it remains elevated some minutes after the cessation of the exercise bout, for example, up to 30 min in the case of 30 min of low-moderate cardiovascular exercise (Moriarty et al., 2019; Perini et al., 2016; Singh et al., 2016). Because of this elicited activation in the pertaining brain areas, a bout of exercise just prior to the performance of a cognitive task could serve as a cognitive booster for task execution and acquisition. For example, Singh et al. (2016) studied the cortical response to a visuomotor task after a standard 20 min bike exercise, they took to participants transcranial magnetic stimulation (TMS) measures pre-exercise, then participants underwent the exercise bout followed by the motor task, and finally TMS measures were recorded again. They observed that motor task execution in combination with exercise enhanced the cortical excitability to a greater extent than motor task execution alone, in terms of increased amplitude of motor evoked potentials (MEP) within the trained muscle cortical representation. However, there were no behavioral differences between the group which combined exercise and motor execution, and the group that just executed the motor task. But they suggested that it was probably because the motor task was not sensitive enough to catch the subtle changes that were reflected in cortical excitability.

In regard to the consolidation, Dal Maso et al. (2018) and Holman & Staines (2021) analyzed the impact of acute high intensity exercise and moderate intensity exercise, respectively. In these cases, the exercise was practiced after the motor task execution, and they took behavioral and electrophysiological measures of brain activity during the task performance. In both studies, the group who exercised had better performance at retention

(at 24 hours in the study of Dal Maso et al., 2018; at 7 days in the study of Holman & Staines, 2021) than the control group. In addition, Dal Maso et al. (2018) observed that in sensorimotor areas, the addition of exercise increased the functional connectivity and reduced beta band amplitude. This reduction of beta band amplitude is a phenomenon known as event related desynchronization (ERD), which represents neural activity related to movements planning and execution, suggesting that exercise made the neural networks more efficient. These findings were reaffirmed by a subsequent study by the same authors in which they analyzed the data set in a finer, more refined and optimized manner, using deep learning architecture (Ghosh et al., 2019). Holman & Staines (2021) observed that during the learning session there was an increase from early to late visuomotor learning in movement-related cortical potentials (MRCPs), a neural marker for motor representation and execution of motor commands. These cortical adaptations were correlated with the performance changes at retention, and exercise reinforced that relationship.

1.2.3. Moderators

As it has been pointed in the previous sections, the temporal order between the exercise session and the execution of the motor task is a remarkable moderator of the learning and its memory consolidation. The impact scope of an exercise bout depends on whether the exercise was practiced before or after the learning session. The greatest benefits of exercise in cognitive function are showed when the exercise bout take place before the learning (Labban & Etnier, 2011) and, in general, researchers usually place the exercise practice before the performance of the motor task, probably because of the triggering effects of exercise in the brain environment. When exercise is executed before the motor task practice it mainly enhances the skill learning, and when the exercise takes place after the motor task practice, it could help the consolidation, but the neuronal mechanisms that mediate motor memory consolidation and its interaction with exercise are not well known (Taubert et al., 2015). Given that the effects of cardiovascular exercise on cognition are time-dependent, when it comes to acute exercise (Roig et al., 2016), another moderator closely related to the temporal order is the temporal proximity. Excessively long times between the sessions of exercise and motor practice can reduce the benefits of exercise on memory and result in null effect. Thomas et al. (2016) studied the role of the exercise timing in motor memory

consolidation, they placed the exercise session at 20 minutes, 1 hour and 2 hours after the visuomotor learning session. What they concluded is that benefits from exercise diminished as the temporal proximity between the exercise and motor learning session increased.

Regarding the intensity of exercise, moderate exercise intensity promotes an optimal neurobiological environment for learning-induced plasticity. Even if high intensities elicits a more pronounced growth factors increase, and it could mean that higher exercise intensities might prime the neurobiological system of motor skill learning and consolidation at a higher and longer extent than moderate or low intensities (Baker et al., 2010; Taubert et al., 2015), the very high concentration of growth factors and other hormones and neurotransmitters (e.g., norepinephrine and dopamine) could saturate the brain system and produce reductions of neuronal activity (Cristini et al., 2023). Moreover, when exercise is practiced prior to the motor learning session, high intensities can lead to a poorer performance because of the fatigue effects, the enhancement of cortisol levels and dehydration, and when it involves the same effectors that are used for the execution of the motor task to be learned (Cian et al., 2001; Taubert et al., 2015). Statton et al. (2015) stated that moderate intensity exercise led to greater performance throughout a motor learning session but not affecting the amount of consolidation. In the same line, Snow et al. (2016) observed that moderate intensity exercise facilitates the maintenance of performance during the motor skill learning, but it did not affect the consolidation. On the other hand, Roig et al. (2012) used high intensity exercise and they showed that it can have lasting effects and improve retention. Same findings were found by Thomas et al. (2016), who studied the role of exercise intensity using the same task and exercise protocol that Roig et al. (2012). They found that high intensity in comparison with moderated intensity or no exercise condition, enables greater changes in performance at retention after 1 hour and 7 days post motor learning. (Skriver et al., 2014) performed a high intensity exercise and found that the resulting elevated blood lactate and BDNF levels were related to the magnitude of motor skill acquisition and retention of a visuomotor accuracy-tracking task. But, at the same time, the role of exercise intensity seems to be affected by other moderators such as the nature and complexity of the motor task. For example, while Roig et al. (2012) used a visuomotor accuracy-tracking task and found that 20 minutes of high intensity exercise facilitated the 24 hours and 7 days retentions but not the acquisition, Mang et al. (2014)

used a continuous tracking task and found under the same duration and intensity of exercise that it improved both, the acquisition and 24 hours retention. These effects and results may also depend on the duration of exercise and the fitness level of participants.

The duration of the exercise is another factor to take into account, because if the duration is too short could not be enough to elicit neurobiological changes, or if it is too long it could generate fatigue and dehydration that interferes with the cognitive and learning performance (Cian et al., 2001). Finally, regarding the fitness level, the induced neuroplasticity is greater in subjects with high cardiovascular fitness levels in comparison with sedentary population. Increased cortical excitability was found in very active compared to sedentary subjects (Cirillo et al., 2009) and there is greater BDNF release after a session of exercise in those with higher cardiovascular level (Dinoff et al., 2017). But this is a very extensive point which will be further developed in the section 1.3.

Apart of the influence of the exposed exercise parameters, there are other strategies to optimize motor learning and its consolidation: practice distribution (massed or distributed); practice scheduling (blocked or random); movement feedback; attentional focus; performance of other motor tasks, which disrupt the consolidation through the interference; or sleep, that can enhance off-line learning (Taubert et al., 2015).

1.3. Impact of the cardiovascular fitness level on motor learning

1.3.1. Cardiovascular fitness level and cognitive functioning

A huge number of studies suggest that the cardiovascular fitness level is a mediating mechanism through which exercise influences cognitive functions (Pesce, 2012). Previously, it has been defined what cardiovascular fitness is, and its assessment is accomplished through maximal continuous graded cardiovascular exercise tests. One of the most used field tests is the 20 m shuttle run test (20mSRT) (Léger & Lambert, 1982; Léger et al., 1984) from which it can be settled the maximal cardiovascular power, by predicting the maximal oxygen consumption (VO_{2max}) (Léger et al., 1988). In addition, this test can be complemented with instruments that provide objective measurements of oxygen consumption, such as the gas analyzer K4 b² (COSMED, Wearable Metabolic Systems, Italy).

The cardiovascular fitness state arrange the quality and effectiveness of vascularization and cerebral blood flow, which in turn determines certain physiological variability, such as differences in lactate threshold (Bonafiglia et al., 2016), BDNF release (Dinoff et al., 2017; Skriver et al., 2014) and BDNF response to exercise (Chang et al., 2012). Therefore, the brain plasticity, the corticospinal tract excitability and oxygenation are conditioned and subjected to the health state that the cardiovascular fitness level dictates (Cirillo, Lavender, Ridding, & Semmler, 2009; Salzman 2022; Taubert, Villringer, & Lehmann, 2015). In fact, one exercise session increases corticospinal tract excitability, but those who have a low fitness level do not experience any changes (Lulic et al., 2017). Observing the cerebral oxygenation, those with high cardiovascular fitness level benefit from greater oxygenation than those with a lower fitness level (Salzman et al., 2022). Additional studies showed that cardiovascular fitness was positively associated with cognitive aspects, specifically those related to executive functions (Dupuy et al., 2015; Hillman et al., 2008), for example, inhibitory control (Ludyga et al., 2019; Netz et al., 2023), and also with other cognitive domains such as learning (Holzsneider et al., 2012), memory (Erickson et al., 2009; Loprinzi et al., 2023) and attention (Luque-Casado et al., 2013, 2016; Pontifex et al., 2009). High-fit individuals show faster cognitive processing and an enhanced ability to allocate attentional resources, and it is fundamental because the monitorization of significant

sources of information affects other mechanisms, for example, the learning and memorization of new abilities in a motor task (Hillman et al., 2008, 2009; Luque-Casado et al., 2016). Moreover, those individuals who exercise regularly and are highly active show general benefits in motor cortex function, enhancing its neuroplasticity, which could boost the motor learning. Although, there are mixed results regarding the retentions (Cirillo et al., 2009; Hübner & Voelcker-Rehage, 2017). In this manner, the cardiovascular fitness level seems to be tightly and positively associated with motor processes (Hillman et al., 2002), especially on the fast phase of motor learning in complex motor tasks, which is highly cognitively driven and there are high cognitive loads (Halsband & Lange, 2006; Hübner & Voelcker-Rehage, 2017).

1.3.2. Cardiovascular fitness level and motor learning relationship

Despite the apparently and scientifically proven influence of the level of cardiovascular fitness in brain functionality and cognitive functions, and its moderator role on the effect of exercise on motor processes, such as cognitive and motor inhibition, in the sense that high fit people benefit more from exercise than low fit people (Netz et al., 2023), there are controversial conclusions from the studies that address the impact of the level of this physical fitness component on motor learning. In the study of Etnier et al. (2001), high fit individuals showed better motor learning and retention than their lower fit counterparts, but in this study, there was an age gap, the fit individuals were young adults (20 – 40 years) and the lower fit individuals were old adults (60 – 80 years). It is known that the performance of old population will be intrinsically poorer to that of the young population, due to the age-related cognitive decline (Hübner et al., 2019). In a more recent study, participants with high and low cardiovascular fitness level were subjected to an exercise intervention after the execution of a visuomotor tracking task, motor learning and its retention were analyzed. Both cohorts were not different in the baseline performance, and the two groups improved its motor performance during the learning experimental set, but there was no different learning effect due to the fitness level. In the same way, there were no group differences in the retention experimental set. These findings suggest that there is no influence of the cardiovascular fitness level in the effects that an exercise session could induce on learning (Hung et al., 2021).

These varied and a priori contradictory findings could be explained by the modulation effect that awareness, that bear on explicit or implicit processes of motor learning, also has in the interaction between cardiovascular exercise, motor acquisition, and memory consolidation. The awareness level during practice is determinant to the engagement of PFC networks in the acquisition of new motor skills and to the consolidation of motor memories (Grafton et al., 1995). In this framework, and according to the Reticular-Activating Hypofrontality (RAH) model (Audiffren, 2016; Dietrich & Audiffren, 2011), explicit and implicit learning could be differently influenced by exercise, since different brain regions are involved in these two processes (i.e., prefrontal cortex in explicit processes, and subcortical and motor-related cortical regions in implicit processes). Given that exercise could be a cognitive demanding activity, explicit processes are supported by high-level cognitive strategies and the brain has limited cognitive capacity, the addition of exercise to a motor learning session could downregulate the PFC, and in consequence, impair the explicit processes functionality. Therefore, cardiovascular exercise facilitates the consolidation of the implicit learning components, but when it comes to the explicit component, the influence of cardiovascular exercise depends on the cardiovascular fitness level, having a positive effect in those with a good fitness and a negative effect in the unfit population (Cristini et al., 2023).

Sex differences in the exercise response has been extensively examined (Barha & Liu-Ambrose, 2018), but independently of the exercise repercussion and fitness level, the scientific literature also reports that there are some sex differences per se in learning processes which are attributed to social influence, and the brain organizational effects of genetic and gonadal hormones factors during early development, and to their mediation and modulation of gender stereotypes effects during puberty and adulthood. Such differences have relatively small magnitude, and they occur depending on the type of task, its demands, the difficulty, and the experimental design (Dalla & Shors, 2009; Hausmann et al., 2009; Marrocco & McEwen, 2016). Concerning the motor control area, it has been stated through throwing accuracy tasks that men outperform women in baseline accuracy and spatial ability (Hall & Kimura, 1995; Kimura, 2004; Watson & Kimura, 1989). The explanation could be that men and women would use different visuomotor strategies (Moreno-Briseño

et al., 2010). However, at least in the study of Moreno-Briseño et al. (2010), the error reduction during the adaptation set was similar in both sex cohorts.

1.3.3. Cortical activity aspects of the cardiovascular fitness level and motor learning relationship

In one study in which motor skill learning and functional neuroplasticity changes were compared during a static balance task, between endurance athletes and nonathletes who underwent multimodal balance training, the athletes presented a better baseline performance and the training induced superior functional neuroplasticity in the sense of stronger decrease in deoxygenated hemoglobin in the primary motor cortex (Seidel et al., 2017). Moreover, neuroimaging data suggests that cardiovascular fitness is also closely related to prefrontal neural networks, since they seem to be very reactive to physical activity or exercise (Colcombe & Kramer, 2003; Hillman et al., 2008; Salzman et al., 2022). In this line, participants with higher fitness level show greater activation and more efficient neural processing in prefrontal and parietal regions than their lower fitness level counterparts, and in turn, greater enhancements in cognitive performance (Colcombe et al., 2004; Holzsneider et al., 2012; Moriarty et al., 2019). However, the brain functionality depends to a large extent on the supply from metabolic and blood flow activity, that entails the glucose and oxygen provision. Studies using hypoxic paradigms have proved that the insufficiency of oxygen availability in the brain deteriorates the cognitive performance (Williams et al., 2019). In connection with this, the cardiorespiratory hypothesis stipulates that higher levels of fitness are associated with cerebral blood flow and metabolic activity increases (Agbangla et al., 2021), in consequence, improvements or higher cardiovascular fitness levels are linked with increases in prefrontal oxygenation and better cognitive performance, specially executive functions performance, in terms of better accuracy and faster response times (Agbangla et al., 2021; Ainslie et al., 2008; Albinet et al., 2014; Dupuy et al., 2015; Hyodo et al., 2016). In this framework, it could be assumed or inferred that the higher fitness levels, the most optimal prefrontal oxygenation for the acquisition, execution, and retention of motor abilities.

In general, high cardiovascular fitness has been related to increased cerebral oxygenation and better cognitive performance, but there are sex differences in learning and their effects

on the brain anatomy and functionality (Dalla & Shors, 2009). For example, estrogens regulate spine synapse in the prefrontal cortex and primary motor cortex, which are motor learning related areas (Marrocco & McEwen, 2016). There are also physiological differences that give rise to distinctions in baseline cerebral blood flow and hemodynamics (Nevo et al., 2007). In the case of women, when the task demands increase, the high fit usually present increased bilateral activation in the PFC, and the lower fit women show less activation in the right PFC, in comparison with their left PFC and the right PFC of high fit women. When it comes to both high and lower fit women in conjunction, the oxygenation changes in the right PFC mediate the relationship between their cardiovascular fitness level and executive performance (Albinet et al., 2014; Cameron et al., 2014; Dupuy et al., 2015). In contrast, in the case of men, the mediating role of the oxygenation changes is more highlighted on the left PFC, showing the high fit men greater left-lateralized activation when performing an executive function task (Hyodo et al., 2016).

1.4. Rationale for the research project

Extensive scientific literature supports the impact that cardiovascular physical activity and exercise, in long-term or acute doses, have in the brain structure and cognitive function. This impact is because of the regulation exerted on certain biomarkers levels, which in turn are responsible of the survival and liberation of other neuronal processes (Cotman et al., 2007; El-Sayes et al., 2019; Feter et al., 2019; Roberta et al., 2020; Taubert et al., 2015; Voss et al., 2013), but also, due to the regulation of brain blood flow and oxygenation (Moriarty et al., 2019). Specially, the PFC is a brain area very reactive to physical activity and exercise (Colcombe & Kramer, 2003; Hillman et al., 2008; Salzman et al., 2022), this area is involved in executive functions and other cognitive processes (e.g., inhibitory control, planning, monitoring, response selection, spatial working memory or attention) (Dishman et al., 2006; Rowe et al., 2000; Shewokis et al., 2011) that are indispensable for motor learning. Despite numerous studies on the benefits of leading a physically active lifestyle, researchers show discrepancies in the type and way of impact that cardiovascular physical activity or exercise have on the most complex organ of our body and with an infinite number of unknowns, that is, the brain, and consequently in the behavior. The different findings and even contradictions are explained by several reasons: the

experimental design, experimental procedures, exercise characteristics, sample size, data preprocessing and statistical decisions, or even publication bias (Ciria et al., 2023). Apart from them, there is a possible factor which should not be ignored when studying the impact of cardiovascular physical activity or exercise, that is, the cardiovascular fitness level, since the influence of physical activity or exercise on cognitive functions is mediated by the individual's fitness level (Pesce, 2012).

On the other hand, within the framework of the scientific area that concerns us, which is the motor control, and because of our vocational background on cognitive neuroscience and sport science, we had special interest in the processes required to learn and perform goal-directed movements. Therefore, we used the rotational visuomotor adaptation task (rVMA), that is a motor task framed within the adaptation paradigms and visuomotor adaptation approaches (Angulo-Barroso et al., 2019; Ferrer-Uris et al., 2017, 2018; Gentili et al., 2011; Krakauer et al., 2005; Shadmehr et al., 2010), in order to study the readjusting and learning mechanisms related to on-line and off-line learning (Smith et al., 2006; Taylor et al., 2014; Wanner et al., 2020). Moreover, the rotational visuomotor tasks are sensitive enough to also study the explicit and implicit processes engaged during motor learning (Krakauer et al., 2019).

Considering the exposed information, we found it fitting to contribute new knowledge to science and society through the study of motor learning behavior and some of the underlying cognitive processes in the PFC, while learning a rotational visuomotor adaptation task and during the evaluation of the consolidated learning. In addition, we studied it in adults with different cardiovascular fitness levels, to shed light on the potential differentiating role of this variable. As a secondary level of questions, we also examined sex differences within this experimental design.

Capítulo 2: Objectives and hypothesis

2.1. Objectives

The general objective of this project was to study the relationship between the behavioral performance and the underlying brain activity of the right pre-frontal cortex (PFC) occurred during a motor task learning, including its adaptation and memory retentions, and the impact of the cardiovascular fitness level on the motor learning. In addition, secondary and supplementary to the general objective, birth sex influence in the motor learning, in its underlying brain activity and in the cardiovascular fitness impact on behavioral performance was explored.

To achieve the general objective, we defined several specific objectives:

O1: Motor learning performance and the underlying pre-frontal cortex activity.

O1.1. To assess the hemodynamic cortical changes in the right prefrontal cortex (PFC) while learning (adaptation) a rotational visuomotor adaptation task (rVMA) and during the testing of its memory consolidation (retentions).

O1.2. To observe whether there are sex differences in the right PFC hemodynamics changes during the learning of the rVMA task and its memory consolidation after 1h and 24h.

O2: Motor learning and cardiovascular fitness level impact.

O2.1. To assess the relationship between the cardiovascular fitness level and the learning (adaptation) and memory consolidation (retentions) of a rotational visuomotor adaptation task (rVMA).

O2.2. To explore if sex differences exist in the impact of cardiovascular fitness level on motor learning and its memory consolidation.

O2.3. To observe the impact of different cardiovascular fitness levels on the underlying hemodynamic cortical changes presented on the right PFC during the adaptation and retention tests of the rVMA task.

2.2. Hypothesis

The following hypotheses for each specific objective were expected:

H1: (1) activation of the right PFC during the rVMA learning would be higher (i.e., large increase of $[\Delta O_2Hb]$) at the earlier stages of the adaptation set than at the later stages of the adaptation and retention after 1 h and 24 h; (2) right PFC activation at retention after 1 h and 24 h would be higher to the activation shown during the later stages of the adaptation; (3) the right PFC activation would be positively related to the behavioral performance, especially at early stages of the adaptation set; (4) the hypothesized pattern of the right PFC activity ($[\Delta O_2Hb]$) during the adaptation and retention will better characterize women than men (birth sex criteria).

H2: (1) Individuals with higher cardiovascular fitness level will show better motor learning (less errors, faster rate of learning, and better consolidation after 1 h and 24 h) when they have to adapt to a visuomotor perturbation through the rotational visuomotor adaptation task (rVMA); (2) no sex differences will be present when it comes to the impact of cardiovascular fitness level on motor learning and its memory consolidation; (3) participants with high cardiovascular fitness level vs. participants with low cardiovascular fitness level will exhibit a larger increase in $[\Delta O_2Hb]$ at earlier stages of the adaptation and retention at 1 h and 24 h.

Capítulo 3: Method

3.1. Participants

A total of fifty-seven young adults (aged between 19 and 30 years) took part in the study voluntarily, but four of them missed some experimental session, therefore, fifty-three participants made up the final sample (25 men and 28 women) (Table 3.1). The following inclusion criteria were checked to ensure compliance with the motor learning task and the cardiovascular test: (1) no self-reported contraindications to perform physical exercise (PAR-Q for adults, validated by Chisholm, Collis, Kulak, Davenport, & Gruber, 1975) (Annex II); (2) no prior experience with the proposed learning task (i.e., the rotational visuomotor adaptation task, rVMA); (3) self-reported absence of health, neurological, psychiatric, or physical impairment; (4) normal or corrected-to-normal visual acuity; (5) right-handedness; (6) average or above-average intelligence assessed through the Test of Nonverbal Intelligence, fourth edition (TONI-4-IQ) (Brown, Sherbenou, & Johnsen, 2019, Spanish adaptation by Ruiz-Fernández, 2019); and (7) current absence of medication or drugs use that may affect the nervous system or the ability to learn. Participants were fully informed about the study and they gave their written informed consent prior to the start of the experiment (Annex III). Additionally, participants signed a responsible statement for research participation because of the health crisis caused by COVID-19 (Annex IV) and a responsible declaration of active disease absence (Annex V). The study was approved by the Ethic Committee of Clinical Research of the Catalan Sport Administration (reference code: 32/CEICGC/2020) (Annex VI).

Table 3.1. Participants demographic characteristics.

N	53
Birth sex (men/women)	25/28
Age (years)	22.76 ± 2.92
Height (cm)	169.02 ± 8.40
Body mass (kg)	67.43 ± 11.61
BMI (kg/m ²)	23.49 ± 2.94
TONI-4-IQ	104.89 ± 9.45

Averages and standard deviations of the participants characteristics.

Abbreviations: BMI = Body Mass Index; TONI-4-IQ = Test of Nonverbal Intelligence-version 4-Intellectual Quotient.

Table 3.2. Exclusion criteria and sample.

		O1	O2	
		Motor learning behavioral data and brain activity data	Motor learning behavioral data and cardiovascular fitness data	Motor learning behavioral data, cardiovascular fitness data and brain activity data
Participants who met the inclusion criteria and came to the study			57	
Participants who missed some experimental session			4	
Total included in the sample			53	
<i>Exclusion criteria</i>				
rVMA task	<u>Removal of participants</u>			
	Data adjustment (IDE and RMSE) < 0.6 and the learning curve did not show learning	6	6	6
	<u>Removal of participants</u>			
	Percentage of lost trials within the first 50 trials of the AD set exceeded the 40%	7	7	7
	<u>Removal of participants or only RL variables</u>			
	Number of lost trials in the first epoch of AD set exceeded the 50% and the learning curve showed an unusual shape	2 (RL variables)	2 (participants)	0

fNIRS	<u>Removal of participants</u> No clear heart rate availability in the power spectrum of absolute O ₂ Hb and HHb concentration	7		7
	<u>Removal of participants</u> Excessive motion artifacts	15		15
	<u>Removal of participants</u> Excessive values (more than $\pm 7\mu M$) on [ΔO ₂ Hb] time series	6		6
K4 b ²	<u>Removal of participants</u> Threshold of 85% of the theoretical maximal heart rate		0	0
Total excluded from the sample		35 participants	15 participants	35 participants
Total included in the final sample		18 participants: • 17 participants with all sets and variables • 1 participant without the RL variable	38 participants with all sets and variables	10 participants: 18 participants could be included, but from those we selected: • 5 participants with the highest cardiovascular fitness level • 5 participants with the lowest cardiovascular fitness level

Exclusion criteria established for statistical purposes in the data belonging to each tool used in the study. Abbreviations: rVMA task = Rotational Visuomotor Adaptation task; fNIRS = Functional Near Infrared Spectroscopy data; IDE = Initial Directional Error; RMSE = Root Mean Square Error; AD = Adaptation; O₂Hb = oxygenated hemoglobin; HHb = deoxygenated hemoglobin; [ΔO₂Hb] = concentration change of oxygenated hemoglobin.

The sample for each objective of the study belonged to the 53 participants, but they were screened and selected according to (1) the data reduction (see section 3.7) and (2) the statistical requirements of each objective (see section 3.8) (Table 3.2). Hence, the objective 1, which encompassed the motor learning behavioral data and right PFC activity data, was composed by a total of 18 participants: 17 participants with all sets and variables, and 1 participant without the rate of learning variable. The objective 2, which comprised the motor learning behavioral data, cardiovascular fitness data and right PFC activity data, was composed by (1) 38 participants for the motor learning behavioral data and cardiovascular fitness data relationship, who conserved all experimental sets and variables; (2) 10 participants divided in 5 highest fit participants and 5 lowest fit participants groups for the motor learning behavioral data, cardiovascular fitness data and right PFC activity data relationship, who conserved all experimental sets and variables.

3.2. The rotational visuomotor adaptation task

To assess motor learning, a rotational visuomotor adaptation task (rVMA) was implemented. The rVMA took place in a quiet room in which participants were seated in front of a 19-inch computer screen located at 1 m distance and at eye level. Participants were asked to rest their dominant arm over a flat surface keeping an elbow flexion of 90° and a comfortable shoulder position. Maintaining this position, they grasped a joystick with their dominant hand, using a claw-type grip. The height and position of the joystick were individually adjusted to meet the position criteria. The joystick controlled a green dot (1 x 1 cm) which was initially located in the center of the screen. Red dots were used as targets (1 x 1 cm) and individually appeared at a radius distance of 13 cm from the center of the screen and in eight random possible locations (45°, 90°, 135°, 180°, 225°, 270°, 315°, and 360°). The targets appeared successively every 1.5 s and remained visible on the screen during 750 ms. The instructions given to the participants were to move the green dot, located in the center of the screen, to reach the red dot target, located in the radius. Then, they had to move back the green dot to the initial center position. They were asked to do the reaching movements as fast and straight as possible, in a single move per trial. Participants faced two conditions: (1) the non-rotated condition in which trials did not have any rotation (0° of rotation) and, therefore, the joystick movement and the screen cursor movement were

congruent; and (2) the rotated condition in which trials had a rotation (60° clockwise) presenting a visual-motor mismatch between the joystick and the screen cursor movements that was unknown to the participant (Angulo-Barroso et al., 2019; Ferrer-Uris et al., 2017, 2018). Cartesian x-y coordinates of the joystick movement and time were registered at 120Hz via an NI-6008 card (National Instruments Corporation).

3.3. Optical neuroimaging: functional near infrared spectroscopy

During the rVMA task, a one-channel continuous wave functional near infrared spectroscopy device (fNIRS, Portalite, Artinis Medical Systems, The Netherlands) was placed on the right prefrontal cortex (PFC) zone (Fp2 location as specified by the extended 10-20 International System; Jasper, 1958) to quantify relative brain hemodynamic changes (i.e., changes in oxyhemoglobin [O₂Hb] and deoxyhemoglobin [HHb]). The fNIRS channel had three light sources each of which transmitted light at two different wavelengths (standard wavelengths of 760 nm and 850 nm which are used to measure concentration changes in [O₂Hb] and [HHb], respectively) and one light receiver (a high sensitive PIN diode with ambient light protection). The optode separations, i.e., the separation between each light source and the light receiver, were 30 mm, 35 mm and 40 mm. Data acquisition sampling rate was set to 10 Hz.

3.4. The 20-meter shuttle run test

The 20-meter shuttle run test (20mSRT; Léger et al., 1988) was used to obtain an estimation of cardiovascular fitness. During this test participants had to continuously run back and forth between two lines 20 m apart in a 1.5 m wide corridor. The running speed was paced through an audio signal emitted at set intervals from a prerecorded tape. Participants had to match the arrival at each end of the corridor (stepping the line) with the auditory signal. The test speed started at 8.5 km/h and it increased by 0.5 km/h every minute. The test ended when participants were late at reaching the line for two consecutive auditory signals (i.e., not following the auditory-paced rhythm) or when they were not able to continue and abandoned.

3.5. Gas analyzer

During the 20mSRT, gas exchange was registered breath-by-breath, using a telemetric portable gas analyzer (K4 b², COSMED Wearable Metabolic Systems, Italy) connected to the participants while they were running. This allowed us to obtain an objective measure of cardiovascular fitness level (i.e., relative maximal oxygen uptake VO_{2max} ($ml \cdot kg^{-1} \cdot min^{-1}$)). Prior to each test, ambient conditions were measured and the K4 b² unit was calibrated with known concentration gases, the linearity of the gas measurer was checked by a 3-liter calibration syringe according to the manufacturer's recommendations. In addition, the RR intervals (time between peak values in an electrocardiogram) were registered using a Polar RS800CX (Polar Electro) at 1000 Hz frequency. The heart rate (HR) served as a control parameter for the effort level of the participant. In adults, maximal HR (HR_{max}) is calculated based on the participant age (HR_{max} = 220 b/min – age). A threshold of 85% of the participant's theoretical maximal heart rate was established to consider the 20mSRT performed with enough effort (Davis, 1995).

3.6. Experimental protocol

Two experimental sessions were completed by each participant (see Figure 3.1). Before the experimental sessions, participants answered the inclusion checklist and filled the Physical Activity Readiness Questionnaire (PAR-Q for adults, Chisholm, et al., 1975) (Annex II) to review their health status.

In the first session, participants undertook the Test of Nonverbal Intelligence - fourth edition to assess their intelligence level edition (TONI-4-IQ) (Brown, Sherbenou, & Johnsen, 2019, Spanish adaptation by Ruiz-Fernández, 2019). Then, participants performed the rVMA task across various sets. First, they performed a familiarization set of the rVMA task which was composed by 20 non-rotated trials (0° of rotation). Once the familiarization was completed, a baseline set (BA) of 104 non-rotated trials (0° of rotation) was performed. Following the baseline set, participants were engaged in an adaptation set (AD), composed by 312 trials with a 60° clockwise rotation. One hour after the end of the adaptation set, participants performed a retention set (RT1) consisting of 104 clockwise rotated trials at 60°. Between the AD and RT1, participants took a rest period during which they answered

the International Physical Activity Questionnaire short form (IPAQ-SF) (Annex VII) and basic anthropometry measures (height and body mass) were taken. Participants were not allowed to listen to music, do any exercise or sleep during the 1 h resting period.

The second session was held 24 hours after the end of the adaptation set. Participants started the session performing a 24 h-term retention set (RT24) with 104 trials rotated 60° clockwise. Finally, participants were engaged in the 20-meter shuttle run test (20mSRT; Léger et al., 1988) to assess their cardiovascular fitness level.

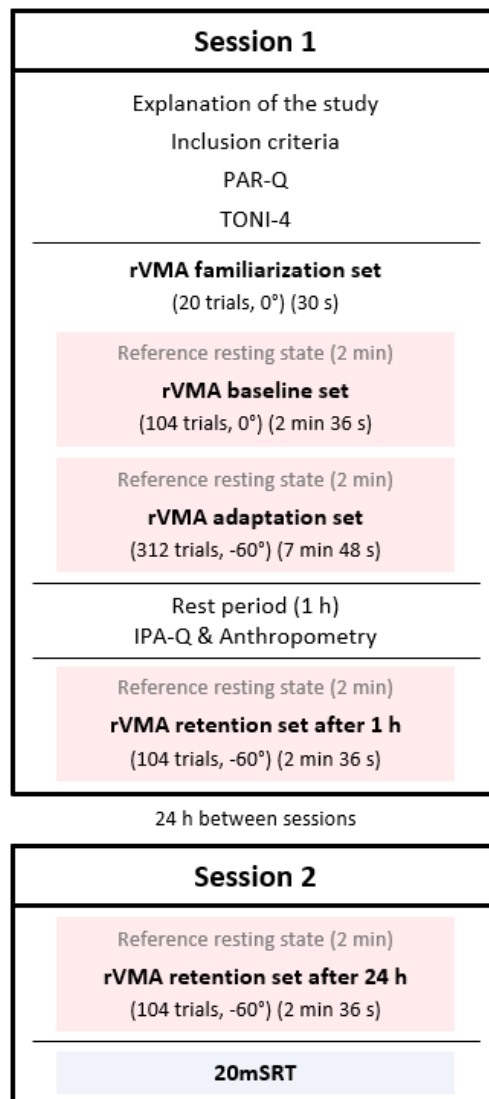


Figure 3.1. Schematic overview of the experimental procedure. Number of trials, rotation, and time duration of each rVMA task set are in parenthesis. The experimental rVMA task sets in which fNIRS signals were recorded are red shaded, and these sets were initiated with the participant resting for two minutes to obtain a reference resting state of the pre-frontal cortex. The exercise session in which K4 b² registered the gas exchange is blue shaded.

Concerning the fNIRS recording, the fNIRS device was placed on the participants right prefrontal cortex location prior to the start of the rVMA task. In the first session, it was situated after undertaking the TONI-4-IQ and before the familiarization set of the rVMA. In order to avoid some minimal change in the channel position during the session, participants wore the device during the 1 h resting period and it was not removed until the end of the session. In the second session, the fNIRS channel was placed at the beginning of the session, prior to the rVMA set, and it was removed just after finishing the set. In addition, once the participants wore the fNIRS device, they were asked to rest seated for 2 minutes looking to the black computer screen just before the start of each rVMA sets: rVMA baseline, rVMA adaptation, rVMA RT1h (session 1), and rVMA RT24h (session 2), to record a reference resting state in the fNIRS signals (see Figure 3.1). Each reference resting state period was followed by the corresponding rVMA experimental sets with brain activity signals registered throughout all trials included in that particular set.

3.7. Data reduction and variables

3.7.1. Rotational visuomotor adaptation task data

The rVMA data fitting and reduction was carried out using custom-made MATLAB R2017b program (The MathWorks, Inc.). An eight-order dual-pass Butterworth filter (cut-off frequency of 12 Hz) was implemented to low-pass filter the x-y cartesian positions. To accept a trial for analysis, it was required that the start position of the green dot was situated within the 20% of the center-to-target distance, and the travelled distance of the green dot reached at least the 90% of the center-to-target distance. In this way, the following percentage of trials were eliminated in each set of the study (53 participants): 0,71% at BA; 6,86% at AD; 1,32% at RT1; 0,78% at RT24. In case of objective 1 (38 participants): 0,33% at BA; 3,45% at AD; 0,48% at RT1; 0,46% at RT24. For objective 2 (18 participants): 0,37% at BA; 4,34% at AD; 0,37% at RT1; 0,37% at RT24. The nearest point in an outward movement equal to or lower than 10% of the center-to-target distance was referred as the movement onset of the accepted trials. The point where the speed decreased to a 10% of the maximum speed value was established as the movement offset. In addition, for statistical purposes, the AD set was divided into three sub-sets (AD1, AD2 and AD3) of equal time duration as the retention sets (104 trials, equivalent to 2 min and 36 s of

duration). Similarly, all sets and sub-sets (AD1, AD2, AD3, RT1, RT24) of the rVMA were divided into epochs (average of eight trials each one, 12 seconds of duration per epoch), so smoothed time-series analyses could be conducted.

Once the data was processed, the movement in each trial was characterized by calculating the following descriptive variables: movement time (MT, ms), travel distance (TD, cm) and reaction time (RT, ms). MT and TD indicate the time and the traveled space between the onset and offset of the movement. RT refers to the time between the target appearance and the movement onset. According to previous research using visuomotor tasks (Angulo-Barroso et al., 2019; Contreras-Vidal et al., 2005; Ferrer-Uris et al., 2017, 2018; Gentili et al., 2013), the movement output error was determined through the following two variables (see Figure 3.2): (1) the initial directional error (IDE, degrees), which was calculated as the absolute angular difference between the vector of the ideal trajectory and the vector of the real trajectory. It was calculated at 80 ms after trial movement onset, therefore, it is a movement measure before visual feedback is available for trajectory corrections and reflects motor planning (Contreras-Vidal et al., 2005). (2) The root mean square error (RMSE), which was calculated as a representation of the straightness of the movement, having into account the ideal trajectory and the real trajectory during the whole trial duration:

$$RMSE = \sqrt{\sum_{i=1}^N [(x_1 - x_2)^2 + (y_1 - y_2)^2] \frac{1}{N}}$$

where (x1, y1) and (x2, y2) are the coordinates of the real and ideal trajectory, and N is the number of points in the path. In this case, visual feedback is used to correct the trajectory.

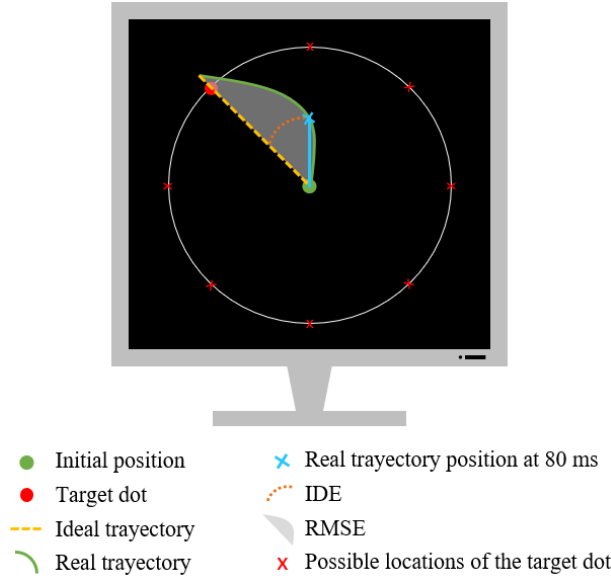


Figure 3.2. Graphical representation of the rotational visuomotor adaptation task (rVMA) and the two error variables calculated. The initial directional error (IDE, dashed orange line) is defined as the absolute angle conformed by the ideal trajectory (dashed yellow line) and the vector defined by the initial position (filled green circle) and the cursor position at 80 ms after movement onset (blue line). The root mean square error (RMSE, grey) is the area included between the ideal trajectory and the real trajectory (green line). The filled red circle is the current target and the red crosses are the possible locations where the target dot could appear.

During the adaptation set, it is usual to find an initial rapid-error decay followed by a slower decline. This pattern has been best fitted with a double exponential function in previous research (Krakauer et al., 2005):

$$y = a * e^{b*x} - c * e^{d*x}$$

where y is the error (epoch's mean), x is the epoch number and a , b , c and d are parameters. In the first half of the function of each error variable, it was calculated the first derivate and evaluated at epoch 1. In this way it was obtained the initial rate of learning (RL) for the IDE (IDE-RL) and RMSE (RMSE-RL) (Coats et al., 2014). Each individual exponential function was visually inspected for a plateau to check if learning was achieved and three criteria were established to determine good quality of data (see Table 3.2): (1) they were excluded from the project those participants in which the data adjustment of IDE and RMSE (whose value ranges between 0 and 1) was less than 0.6 and the learning curve did not show learning after the visual inspection; (2) they were also excluded those participants in which the percentage of lost trials within the first 50 trials of the AD set exceeded 40%;

and (3) when the number of rejected trials in the first epoch exceeded 50% and the learning curve showed an unusual shape after the visual inspection, participants were directly excluded in the objective 1, and the RL for the IDE and RMSE was not considered for analysis in the objective 2.

For each error variable it was also calculated the offline gains, that are a measure of the consolidation after a period of non-practice and express a change in skill between sessions (Brown & Robertson, 2007; Ostadan et al., 2016; Press et al., 2005). They were obtained by the difference between the average of the last 32 trials of the AD set and the first 32 trials of each retention set (OffG-IDE-RT1, OffG-RMSE-RT1, OffG-IDE-RT24, OffG-RMSE-RT24). Thus, a positive value of offline gains would manifest an offline skill improvement, and the improvement would be greater as the value of offline gains is larger, on the contrary, a negative value means an offline skill deterioration and it would be worse as the negative value is larger.

3.7.2. Functional near infrared spectroscopy data

Optical intensity data was converted into O₂Hb and HHb time series via Oxysoft 3.0.103.3 software (Artinis Medical Systems, The Netherlands) by using Modified Beer-Lambert law (Cope et al., 1988). Participant-specific differential path-length factor (DPF) was used for this conversion based on the age of the participant (Duncan et al., 1996; Scholkmann & Wolf, 2013). Afterwards, data was processed using custom-made MATLAB (Mathworks Co., MA, USA) scripts: (1) the data from the three light sources of the channel located on the right PFC were averaged; (2) it was checked heart rate availability in the power spectrum of absolute oxyhemoglobin concentration (O₂Hb) and absolute deoxyhemoglobin concentration (HHb) time series by using Welch method with Hanning window (500 data points and overlapping of 50% of the window size); (3) motion artifacts were removed by applying a hybrid Daubechies 5 wavelet based filter (Molavi & Dumont, 2012) and spline interpolation (Scholkmann et al., 2010); and (4) to delete frequencies that belonged to normal physiological activity, such as Mayer waves (0.05-0.2 Hz), respiration (0.15-0.4 Hz) and heartbeat (>1 Hz), a 2nd-order band-pass Butterworth filter (cut-off frequency range of 0.008 Hz - 0.02 Hz) (Fekete et al., 2011) was used. Therefore, of the 53 participants who initially made up the sample of the study, some of

them were excluded for posterior analysis because no clear heart rate beat ($\sim 1\text{Hz}$) could be detected (13.21% of participants), or some sets were excluded when excessive motion artifacts were present (11.32% at BA; 20.75% at AD; 7.55% at RT1; 9.43% at RT24%).

Second, after the above preprocessing steps on O_2Hb and HHb time series, concentration changes of oxyhemoglobin ($[\Delta\text{O}_2\text{Hb}]$) and deoxyhemoglobin ($[\Delta\text{HHb}]$) were estimated by normalizing O_2Hb and HHb relative to the pre-stimulus period of the last 10 seconds from the reference 2 minutes resting state of each set, which was considered as a baseline ($\text{O}_2\text{Hb}_{\text{Baseline}}$, $\text{HHb}_{\text{Baseline}}$). Therefore $[\Delta\text{O}_2\text{Hb}]$ and $[\Delta\text{HHb}]$ were estimated as shown below:

$$[\Delta\text{O}_2\text{Hb}] = \text{O}_2\text{Hb} - \text{mean}(\text{O}_2\text{Hb}_{\text{Baseline}})$$

$$[\Delta\text{HHb}] = \text{HHb} - \text{mean}(\text{HHb}_{\text{Baseline}})$$

An exploratory data analysis on $[\Delta\text{O}_2\text{Hb}]$ time series from the rVMA task was carried out to detect excessive values (more than $\pm 7\mu\text{M}$). Sets with excessive values of $[\Delta\text{O}_2\text{Hb}]$ were discarded from posterior analysis (0% at BA; 3.77% at AD; 1.89% at RT1; 7.55% at RT24%). Those participants who lost one or various sets because of motion artifacts or excessive values of $[\Delta\text{O}_2\text{Hb}]$ were completely excluded from the study (see Table 3.2). Finally, and similar to rVMA data, $[\Delta\text{O}_2\text{Hb}]$ and $[\Delta\text{HHb}]$ time series from all sets and sub-sets (AD1, AD2, AD3, RT1, RT24) were divided into epochs (median of eight trials each, 12 seconds of duration per epoch).

Concerning the variables for the statistics, it was calculated from the $[\Delta\text{O}_2\text{Hb}]$ and $[\Delta\text{HHb}]$ time series the median values in every rVMA set and sub-set.

3.7.3. Gas analyzer data

Concerning the K4 b², data was processed by the software K4 b² V1.6. Measures of VO_2 ($\text{ml}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$) and HR were time aligned to the start of the exercise, data artifacts were manually removed after visual inspection, and data was smoothed calculating the average of the values over 15 s intervals (Baiget et al., 2020; Nevill et al., 2021).

Then, the cardiovascular fitness level variable was characterized by the relative maximal oxygen uptake $\text{VO}_{2\text{max}}$ ($\text{ml}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$). Therefore, $\text{VO}_{2\text{max}}/\text{Kg}$ was defined as the maximum VO_2 ($\text{ml}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$) averaged value reached in the last completed stage of the 20mSRT.

3.8. Statistical Analysis

Variables obtained from the rVMA were used to study the motor learning ability, data obtained from optical neuroimaging helped us to explore the right PFC activity during the learning of the rVMA, and data obtained from the gas analyzer served us to characterize the participants cardiovascular fitness level. Normality distribution was tested for all variables, except the fNIRS variables, via exploration of histograms, Q-Q plots and with the Shapiro-Wilk's normality test. When the normality assumption was a requirement and it failed, variable transformation or non-parametric alternative tests were adequately conducted.

The effect sizes were calculated by the Cohen's criteria (Cohen, 1988): η_p^2 was considered for ANOVAs (small effect = 0.01 to 0.05; medium effect = 0.06 to 0.13; large effect = 0.14 or greater); d was considered for t -tests (small effect = 0.20 to 0.49; medium effect = 0.50 to 0.79; large effect = 0.80 or greater); r was considered for Pearson correlations (no correlation = 0; weak correlation = greater than 0 to .04 or smaller than 0 to -.04; moderate correlation = .04 to .08 or -.04 to -.08; strong correlation = 0.8 to 1, or -.08 to -1).

3.8.1. Objective 1

For the purpose of exploring the cortical activity in the right pre-frontal cortex (PFC) during the learning and consolidation assessment (adaptation and retentions) of a rotational visuomotor adaptation task, we first divided the AD set into three sub-sets and we calculated epochs of eight trials for all the sets and sub-sets (AD1, AD2, AD3, RT1, RT24), as it was explained before (see 3.7. section). Then, general linear mixed model (GLMM) approach with repeated measures design was used to assess the behavioral and the PFC activity changes during learning and consolidation assessment by controlling for inter-individual differences. Therefore, the variables in our model were the IDE, RMSE and $[\Delta O_2Hb]$. Sets (AD1, AD2, AD3, RT1, RT24) were included in the model as fixed effects; epochs and participants were defined as random effects; the interaction sets x epochs was entered as two-way repeated measures ANOVA using a 5 (Sets) x 13 (Epochs) design. For the IDE variable it was not positively defined the Hessian matrix, in consequence, the random effect was removed for the analysis, to protect the fit validity of the model. We performed Pearson residual normality analyses as well for all the variables, with Gamma distribution in the case of the IDE and RMSE variables, to verify the validity of the

assumption of the statistical model. Significant main effects and interactions were followed up with post-hoc analyses. In addition, Cohen's d was calculated to establish the effect sizes of the pairs compared in the post-hocs.

In addition to the GLMM, cross-correlations analysis with the sample average for each variable (IDE, RMSE, $[\Delta O_2Hb]$) and the qualitative analysis of the patterns observed in the average group by epochs graphs, in each experimental set and sub-set, were conducted to explore the continuous relationship between rVMA and fNIRS data series. Autocorrelation assumption was checked before conducting the cross-correlations and all the cross-correlations were observed at time 0 s. Moreover, the significance of the correlations was determined when the absolute r value was greater than $2/(n-|k|)^{1/2}$ (n = number of observations, k = time delay) (Minitab, 2023). In this way, in our study the significance was reached when $r > 0.55$.

On the other hand, it has been suggested that the temporal hemoglobin changes registered by fNIRS in the forehead region could not be due solely to the cortical hemodynamic, but also to systemic physiological changes (e.g., heart rate, blood pressure) (Gentili et al., 2010; Haeussinger et al., 2014; Leff et al., 2011). Simultaneous changes of the $[\Delta O_2Hb]$ and the $[\Delta HHb]$ could give an indication of the presence of these systemic physiological changes. In light of that, we checked the presence of systemic physiological changes in the hemoglobin signals by performing cross-correlations analysis between the sample average of the $[\Delta O_2Hb]$ and the $[\Delta HHb]$ variables.

Due to the brain hemodynamic could reflect the efficiency and quality of motor learning (Gentili et al., 2010, 2013; Goto et al., 2011; Ono et al., 2015; Seidel et al., 2017; Tinga et al., 2021), and specially the early phase of the adaptation set is highly cognitive driven and implies a high cognitive load (Halsband & Lange, 2006; Hübner & Voelcker-Rehage, 2017) we inspected if the right PFC activation at earlier stages of the adaptation could have some relation with the consolidation of the motor learning after 1 h and 24 h (IDE and RMSE measures), and the change in skill between sessions (OffG measures). To do so, Pearson correlations were conducted between the individuals' median value of hemoglobin concentration change at AD1 sub-set (AD1- $[\Delta O_2Hb]$), and the individuals' mean value of the two error variables and off-line gains at 1h and 24h retention sets (RT1-IDE, RT1-

RMSE, RT1-IDE-OffG, RT1-RMSE-OffG, RT24-IDE, RT24-RMSE, RT24-IDE-OffG, RT24-RMSE-OffG).

Also, several studies suggested the early phase of learning, which is characterized by a fast rate of learning, to be related to the explicit processes during the adaptation and the retentions (Krakauer et al., 2019; Morehead et al., 2015; Taylor et al., 2014), and at the same time, the explicit processes are linked to the PFC activation (Taylor & Ivry, 2014; Wolpe et al., 2020). Motivated by this, additional Pearson correlation analysis were performed between the individuals' initial rate of learning of the two error variables (IDE-RL, RMSE-RL) and the individuals' median value of hemoglobin concentration change at AD1 sub-set (AD1- $[\Delta O_2Hb]$), RT1 (RT1- $[\Delta O_2Hb]$) and RT24 (RT24- $[\Delta O_2Hb]$) sets. Moreover, since the great amount of learning occurs during the early phase of adaptation, just additional improvements take place in the later phase (Dayan & Cohen, 2011; Doyon & Benali, 2005; Doyon & Ungerleider, 2002; Floyer-Lea & Matthews, 2005; Krakauer et al., 2019; Smith et al., 2006) and the results in the retention tests are mediated by the retrieval mechanisms of the learning occurred during the adaptation, we wanted to explore the relationship between the initial rate of learning and the performance at the end of the adaptation and at the retention sets, Pearson correlations were performed between the individuals' rate of learning of the IDE-RL and RMSE-RL, and the individuals' mean value of IDE and RMSE at AD3 sub-set, RT1 and RT24 sets.

Additionally and supplementarily, possible sex differences presented during the adaptation and retentions of the rVMA task were checked qualitatively. Thus, the whole sample was splitted in two groups (men and women) and epochs graphs with the average of each group in each adaptation sub-set and retention sets were constructed for the error variables (IDE and RMSE) and for the hemodynamic variable ($[\Delta O_2Hb]$), which reflected the behavioral performance and brain activity, respectively. Epochs graphs for $[\Delta HHb]$ were also inspected in conjunction with epochs graphs for $[\Delta O_2Hb]$ to check the presence of systemic physiological changes in the hemoglobin signals.

3.8.2. Objective 2

With the aim to assess the impact of cardiovascular fitness level on the learning and consolidation (adaptation and retentions) of a rotational visuo-motor adaptation task, the first step was to explore if there were significant differences in the two error variables of the rVMA (IDE and RMSE) throughout the adaptation and retention sets and sub-sets. To do so, the AD set was firstly divided into the three sub-sets and we calculated the individuals' mean value of the trials of the two error variables in all the sets and sub-sets (AD1, AD2, AD3, RT1, RT24) of the rVMA task. Then, we considered a factorial design in which the sets were manipulated within-participants, hence, one-way (5 Sets) repeated-measures ANOVA was performed for each error variable. Greenhouse-Geisser sphericity-correction (Greenhouse & Geisser, 1959) was applied when appropriate and Bonferroni adjustments were applied. Moreover, to compare the consolidation after 1 h versus 24 h, offline gains (RT1-IDE-OffG, RT1-RMSE-OffG, RT24-IDE-OffG, RT24-RMSE-OffG) were compared by paired *t*-tests.

Afterwards, Pearson correlation analyses were performed between the K4b² variable (VO_{2max}/Kg) and the individuals' mean value of each rVMA error variable (IDE and RMSE) to explore the possible linear relationship between different cardiovascular fitness levels and the performance in the motor skill adaptation set (AD), throughout its three subsets (AD1, AD2 and AD3), and in the retention sets (RT1 and RT24). Likewise, the rate of learning (IDE-RL and RMSE-RL) and offline gains (RT1-IDE-OffG, RT1-RMSE-OffG, RT24-IDE-OffG, RT24-RMSE-OffG) were also evaluated by Pearson correlations across the fitness level spectrum.

Supplementary to these analyses, exploratory analyses with sex were conducted to test if sex differences were present when we evaluate the influence of cardiovascular fitness level on the learning and consolidation of the rVMA (Moreno-Briseño et al., 2010). Accordingly, independent *t*-tests were performed to check if there were differences in age, height, body mass, BMI, TONI-4-IQ and cardiovascular fitness level between the two groups. Then, we conducted two ANOVAs considering a mixed factorial design, the Sex (male, female) was entered in the analyses as a between-participants factor along with the sets as within-participants factors. Therefore, it was performed a two-way 2 (Sex) x 5 (Sets) repeated-

measures for every error variable, and a two-way 2 (Sex) x 2 (Retention sets) repeated-measures for IDE-OffG and RMSE-OffG. For the Pearson correlations, the sample was splitted in two groups (men and women) and all the correlations explained before for the whole sample, between the VO_{2max}/Kg variable and the individuals' mean value of each error variable, the rate of learning variables and offline gains variables, were performed independently in each group.

The possible impact that different cardiovascular fitness levels could have on the performance (IDE and RMSE variables) through the adaptation and retentions, and on the underlying hemodynamic cortical changes ($[\Delta O_2Hb]$ variable) presented on the right PFC was inspected qualitatively. Firstly, epochs of eight trials were calculated for all the sets and sub-sets (AD1, AD2, AD3, RT1, RT24), as it was explained before (see 3.7. section). Then, two groups were defined, one group was composed by the 5 participants with the higher cardiovascular fitness levels and the other group was composed by the 5 participants with the lower cardiovascular fitness levels. Afterwards, epochs graphs with the average of each group in each rVMA experimental set and sub-set were crafted for every variable. Also, the possible presence of systemic physiological changes was visually inspected in the hemoglobin signals ($[\Delta O_2Hb]$ and $[\Delta HHb]$).

Table 3.3. Variables and statistical analysis performed in each objective.

O1			O2			
Variables	<u>rVMA</u>	<u>NIRS</u>	<u>rVMA</u>	<u>K4 b²</u>	<u>NIRS</u>	<u>Sample characteristics</u>
	IDE	[ΔO_2Hb]	IDE	VO_{2max}/Kg	[ΔO_2Hb]	Age
	RMSE	[ΔHHb]	RMSE		[ΔHHb]	Height
	IDE-RL		IDE-RL			Body mass
	RMSE-RL		RMSE-RL			BMI
	IDE-OffG		IDE-OffG			TONI-4-IQ
	RMSE-OffG		RMSE-OffG			
Statistical analysis	- General Linear Mixed Model (GLMM) for IDE, RMSE and [ΔO_2Hb] median - Fixed effects: sets (AD1, AD2, AD3, RT1, RT24) - Random effects: epochs and participants - Two-way 5 (Sets) x 13 (Epochs) repeated-measures ANOVA - Pearson residual normality analysis - Cross-correlations analysis at AD1, AD2, AD3, RT1, RT24 with sample average: - IDE and RMSE - IDE and [ΔO_2Hb] - RMSE and [ΔO_2Hb] [ΔO_2Hb] and [ΔHHb] - Pearson correlations: - AD1-[ΔO_2Hb] and RT1-IDE - AD1-[ΔO_2Hb] and RT1-RMSE - AD1-[ΔO_2Hb] and RT1-IDE-OffG		- One way (5 Sets) repeated-measures ANOVA for IDE and RMSE - T-test: - RT1-IDE-OffG vs RT24-IDE-OffG - RT1-RMSE-OffG vs RT24-RMSE-OffG - Pearson correlations: VO_{2max}/Kg and IDE, RMSE through AD1, AD2, AD3, RT1, RT24 VO_{2max}/Kg and IDE-RL, RMSE-RL VO_{2max}/Kg and RT1-IDE-OffG, RT24-IDE-OffG, RT1-RMSE-OffG, RT24-RMSE-OffG - Sex analyses: - T-test with VO_{2max}/Kg and sample characteristics of men vs. women - Two-way 2 (Sex) x 5 (Sets) repeated-measures ANOVA for IDE and RMSE - Two-way 2 (Sex) x 2 (Retention sets)			

-
- AD1-[ΔO_2Hb] and RT1-RMSE-OffG
 - AD1-[ΔO_2Hb] and RT24-IDE
 - AD1-[ΔO_2Hb] and RT24-RMSE
 - AD1-[ΔO_2Hb] and RT24-IDE-OffG
 - AD1-[ΔO_2Hb] and RT24-RMSE-OffG
 - Pearson correlations:
 - IDE-RL and AD1-[ΔO_2Hb]
 - IDE-RL and RT1-[ΔO_2Hb]
 - IDE-RL and RT24-[ΔO_2Hb]
 - IDE-RL and AD3-IDE
 - IDE-RL and RT1-IDE
 - IDE-RL and RT24-IDE
 - RMSE-RL and AD1-[ΔO_2Hb]
 - RMSE-RL and RT1-[ΔO_2Hb]
 - RMSE-RL and RT24-[ΔO_2Hb]
 - RMSE-RL and AD3-RMSE
 - RMSE-RL and RT1-RMSE
 - RMSE-RL and RT24-RMSE
 - Sex qualitative analysis:
Epochs graphs with the average of the men and the women groups, through AD1, AD2, AD3, RT1, RT24 and with the IDE, RMSE, [ΔO_2Hb] and [ΔHHb]
- repeated measures ANOVA for IDE-OffG and RMSE-OffG
 - Same whole sample Pearson correlations for men and women independently
 - Cardiovascular fitness level qualitative analysis:
Epochs graphs with the average of the high and the low cardiovascular fitness level groups, through AD1, AD2, AD3, RT1, RT24 and with the IDE, RMSE, [ΔO_2Hb] and [ΔHHb]

Abbreviations: rVMA = Rotational Visuomotor Adaptation; IDE = Initial Directional Error; RMSE = Root Mean Square Error; IDE-RL = Rate of Learning for the Initial Directional Error; RMSE-RL = Rate of Learning for the Root Mean Square Error; IDE-OffG = Offline Gains for the Initial Directional Error; RMSE-OffG = Offline Gains for the Root Mean Square Error; [ΔO_2Hb] = concentration change of oxygenated hemoglobin; [ΔHHb] = concentration change of deoxygenated hemoglobin; VO_{2max}/Kg = maximal oxygen uptake relative to body mass; BMI = Body Mass Index; TONI-4-IQ = Test of Nonverbal Intelligence – version 4 – Intellectual Quotient; AD1 = first subset of the adaptation set; AD2 = second subset of the adaptation set; AD3 = third subset of the adaptation set; RT1 = retention set after 1h; RT24 = retention set after 24h.

Capítulo 4: Actividad del córtex prefrontal durante el aprendizaje motor y su consolidación

4.1. Participantes

Los resultados de este capítulo se derivan de la muestra de 18 participantes seleccionada para estudiar la relación entre la ejecución comportamental durante el aprendizaje motor (adaptación y retenciones) y la actividad cerebral subyacente. De esos 18 participantes, 17 participantes conservaban todos los sets y variables, y 1 participante conservaba todos los sets, pero perdió la variable RL (ver Tabla 3.2 para los criterios de exclusión y muestra seleccionada). A su vez, la muestra de 18 participantes fue dividida por sexos para alcanzar el objetivo secundario y suplementario, es decir, observar la influencia del sexo en el aprendizaje motor (adaptación y retenciones) y la actividad cerebral subyacente (ver Tabla 4.1 para las características demográficas de la muestra).

Tabla 4.1. Características demográficas de la muestra completa y dividida por sexos.

	Muestra total	Hombres	Mujeres
N	18	9	9
Edad (años)	24.22 ± 3.12	25.22 ± 2.73	23.22 ± 3.31
Estatura (cm)	170.17 ± 7.73	175.89 ± 5.53	164.44 ± 4.75
Masa corporal (kg)	67.84 ± 12.22	76.33 ± 9.95	59.34 ± 7.47
BMI (kg/m ²)	23.31 ± 3.14	24.66 ± 3.05	21.95 ± 2.74
TONI-4-IQ	107 ± 11.39	109 ± 11.61	105 ± 11.49

Promedios y desviaciones estándar de las características de los participantes. Abreviaciones: BMI = Índice de Masa Corporal (Body Mass Index); TONI-4-IQ = Test de Inteligencia No verbal-versión 4-Cociente Intelectual (Test of Nonverbal Intelligence-version 4-Intellectual Quotient).

Nota: algunas de las tablas y figuras que se presentan en este capítulo (Figura 4.1 y 4.2; Tabla 4.3, 4.4, 4.5, 4.6 y 4.7), para representar los resultados de los 18 participantes seleccionados para estudiar la relación entre la ejecución comportamental durante el aprendizaje motor y la actividad cerebral subyacente, están incluidas en un artículo que actualmente se encuentra en revisión en la revista *Psychology of Sport & Exercise*: **Ramos, M. Á.**, Busquets, A., Ferrer-Uris, B., Eken, A., Beslija, F., Zhang, F., Durduran, T., & Angulo-Barroso, R. Relationship between overall right pre-frontal cortex activity and learning and retention of a visuomotor adaptation task: a continuous analysis.

4.2. Resultados

Los valores de las variables descriptivas pueden encontrarse en la Tabla 4.2.

Tabla 4.2. Valores descriptivos de la ejecución en la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA) en cada set y sub-set, y diferenciando entre sexos.

	Muestra total	Hombres	Mujeres
Línea base			
BA-IDE (°)	5.84 ± 1.82	5.79 ± 1.71	5.90 ± 2.03
BA-RMSE (cm)	0.82 ± 0.07	0.84 ± 0.05	0.80 ± 0.09
BA-MT (ms)	159.20 ± 22.93	158.20 ± 28.16	160.20 ± 17.95
BA-TD (cm)	6.59 ± 0.74	6.66 ± 0.79	6.52 ± 0.73
BA-RT (ms)	344.50 ± 31.17	343.42 ± 32.92	345.59 ± 31.28
Adaptación			
AD-IDE-RL	-16.56 ± 22.12	-17 ± 17.45	-16.07 ± 27.74
AD-RMSE-RL	-1.25 ± 1.43	-1.30 ± 1.23	-1.20 ± 1.72
Adaptación 1			
AD1-IDE (°)	29.16 ± 9.54	29.18 ± 12.13	29.15 ± 6.79
AD1-RMSE (cm)	1.91 ± 0.52	1.96 ± 0.51	1.85 ± 0.56
AD1-MT (ms)	188.75 ± 40.27	182.68 ± 37.50	194.82 ± 44.24
AD1-TD (cm)	6.26 ± 1.05	6.49 ± 1.15	6.03 ± 0.95
AD1-RT (ms)	365.87 ± 72.47	375.82 ± 81.72	355.91 ± 65.27
Adaptación 2			
AD2-IDE (°)	17.74 ± 7.69	16.10 ± 10.18	15.38 ± 4.65
AD2-RMSE (cm)	1.16 ± 0.31	1.17 ± 0.26	1.16 ± 0.37
AD2-MT (ms)	196.66 ± 37.21	198.74 ± 37.22	194.59 ± 39.34
AD2-TD (cm)	6.26 ± 0.96	6.43 ± 0.93	6.09 ± 1.01
AD2-RT (ms)	350.27 ± 50.02	348.65 ± 59.51	351.89 ± 42.07
Adaptación 3			
AD3-IDE (°)	13.08 ± 4.80	11.92 ± 5.31	14.24 ± 4.21
AD3-RMSE (cm)	1.06 ± 0.18	1.05 ± 0.19	1.06 ± 0.17
AD3-MT (ms)	201.03 ± 37.64	200.03 ± 34.19	202.04 ± 42.89
AD3-TD (cm)	6.28 ± 0.70	6.35 ± 0.71	6.22 ± 0.74
AD3-RT (ms)	347.94 ± 45.32	344.50 ± 42.61	351.38 ± 50.23

Retención 1h			
RT1-IDE (°)	11.08 ± 3.78	12.12 ± 4.60	10.04 ± 2.61
RT1-IDE-OffG (°)	-2.39 ± 5.43	-5.50 ± 5.20	0.72 ± 3.71
RT1-RMSE (cm)	1.01 ± 0.17	1.02 ± 0.18	0.99 ± 0.16
RT1-RMSE-OffG (cm)	-0.18 ± 0.26	-0.23 ± 0.30	-0.14 ± 0.22
RT1-MT (ms)	182.12 ± 34.86	182.37 ± 37.68	181.88 ± 34.08
RT1-TD (cm)	6.65 ± 0.81	6.61 ± 0.92	6.69 ± 0.74
RT1-RT (ms)	349.21 ± 35.60	351.56 ± 41.47	346.86 ± 31.01
Retención 24h			
RT24-IDE (°)	12.26 ± 3.49	12.03 ± 3.64	12.49 ± 3.55
RT24-IDE-OffG (°)	-3.30 ± 4.07	-4.81 ± 3.74	-1.79 ± 4
RT24-RMSE (cm)	1.07 ± 0.15	1.04 ± 0.14	1.10 ± 0.15
RT24-RMSE-OffG (cm)	-0.30 ± 0.26	-0.33 ± 0.28	-0.27 ± 0.26
RT24-MT (ms)	189.74 ± 35.84	188.32 ± 34.99	191.16 ± 38.74
RT24-TD (cm)	6.60 ± 0.76	6.55 ± 0.80	6.65 ± 0.76
RT24-RT (ms)	345.56 ± 32.45	350.90 ± 34.07	340.22 ± 31.83

Promedios y desviaciones estándar en los diferentes sets, sub-sets y variables de la tarea rVMA. Abreviaciones: IDE = Initial Directional Error (Error de Dirección Inicial); RMSE = Root Mean Square Error (Raíz del Promedio de Errores al Cuadrado); MT = Movement Time (Tiempo en Movimiento); TD = Travel Distance (Distancia Recorrida); RT = Reaction Time (Tiempo de Reacción); RL = Rate of Learning (Tasa Inicial de Aprendizaje); OffG = Offline Gains (Ganancias entre sesiones); BA = Línea Base; AD = Adaptación; AD1 = primer sub-set de la adaptación; AD2 = segundo sub-set de la adaptación; AD3 = tercer sub-set de la adaptación; RT1 = set de retención al cabo de 1h; RT24 = set de retención al cabo de 24h.

Primeramente, nos centramos en estudiar la relación entre la ejecución comportamental durante el aprendizaje motor y la actividad cerebral subyacente. Los valores descriptivos de los datos procesados y los valores estimados del Modelo Mixto Lineal General (GLMM), procedentes de las medidas de comportamiento y de los cambios hemodinámicos cerebrales de los 18 participantes seleccionados, se recogen en la Tabla 4.3 y Figura 4.1.

Tabla 4.3. Ejecución comportamental y hemodinámica del córtex prefrontal derecho en cada set y sub-set de la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA).

	AD1	AD2	AD3	RT1	RT24
Datos procesados					
IDE (°)	30.89 ± 1.31	15.75 ± 0.63	13.08 ± 0.45	11.11 ± 0.46	12.29 ± 0.46
RMSE (cm)	2.02 ± 0.08	1.17 ± 0.02	1.06 ± 0.02	1.01 ± 0.02	1.07 ± 0.02
[ΔO ₂ Hb] (μm)	0.09 ± 0.06	0.12 ± 0.06	-0.07 ± 0.01	-0.17 ± 0.06	0.11 ± 0.07
[ΔHHb] (μm)	-0.02 ± 0.02	-0.00 ± 0.02	0.07 ± 0.02	-0.15 ± 0.02	-0.20 ± 0.02
Estimaciones del GLMM					
IDE (°)	25.21 ± 0.92	15.30 ± 0.57	12.63 ± 0.41	8.94 ± 0.29	11.21 ± 0.36
RMSE (cm)	1.49 ± 0.05	1.14 ± 0.04	1.04 ± 0.04	0.93 ± 0.04	0.97 ± 0.04
[ΔO ₂ Hb] (μm)	-0.01 ± 0.01	0.12 ± 0.05	-0.06 ± 0.09	-0.01 ± 0.01	0.00 ± 0.01

Valores centrales y errores estándar calculados a partir de las épocas y del ajuste del Modelo Mixto Lineal General (GLMM) en cada set y sub-set de la tarea rVMA, para cada variable de error y de cambio de concentración de hemoglobina oxigenada. Abreviaciones: IDE = Initial Directional Error (Error de Dirección Inicial); RMSE = Root Mean Square Error (Raíz del Promedio de Errores al Cuadrado); [ΔO₂Hb] = cambio de concentración de hemoglobina oxigenada; [ΔHHb] = cambio de concentración de hemoglobina desoxigenada; AD1 = primer sub-set de la adaptación; AD2 = segundo sub-set de la adaptación; AD3 = tercer sub-set de la adaptación; RT1 = set de retención al cabo de 1h; RT24 = set de retención al cabo de 24h.

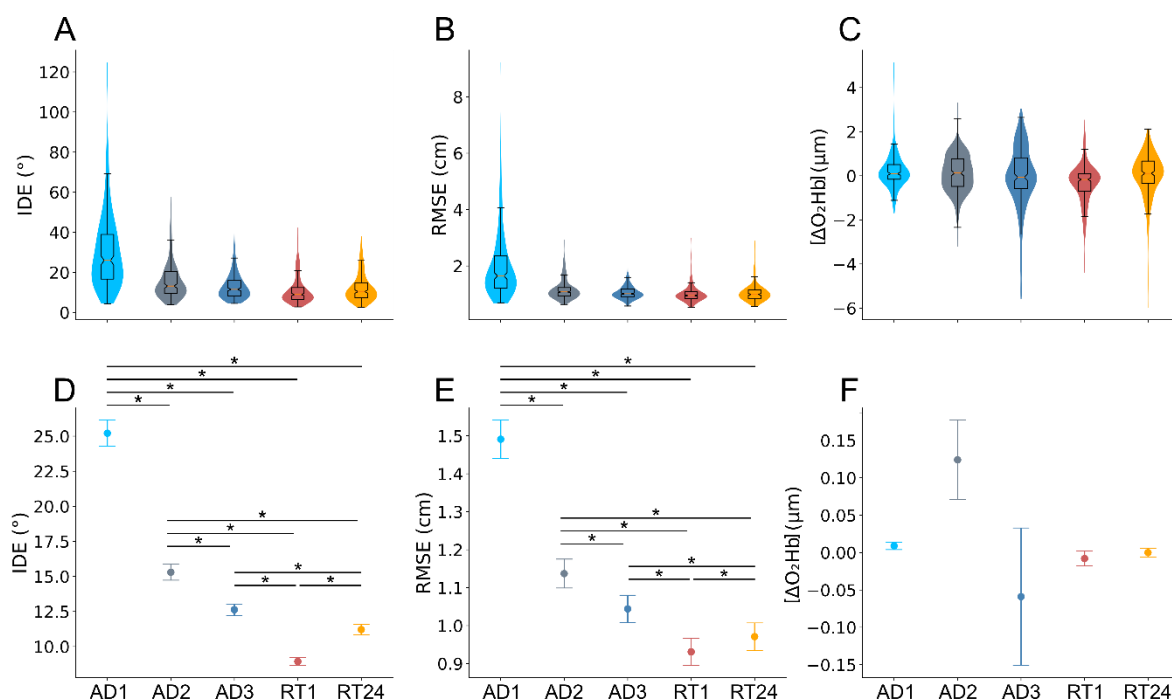


Figura 4.1. Caracterización de la ejecución comportamental y hemodinámica del córtex prefrontal derecho en cada set y sub-set de la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA). Las gráficas de la primera fila (A, B, C) representan la distribución de los datos mediante diagramas de caja y diagramas de violín, mientras que las gráficas de la segunda fila (D, E, F) muestran el valor promedio y error estándar estimados en cada set y sub-set de la tarea rVMA, obtenidos a partir del Modelo Mixto Lineal General (GLMM). Abreviaciones: IDE = Initial Directional Error (Error de Dirección Inicial); RMSE = Root Mean Square Error (Raíz del Promedio de Errores al Cuadrado); [ΔO₂Hb] = cambio de concentración de hemoglobina oxigenada; AD1 = primer sub-set de la adaptación; AD2 = segundo sub-set de la adaptación; AD3 = tercer sub-set de la adaptación; RT1 = set de retención al cabo de 1h; RT24 = set de retención al cabo de 24h. * indica que hay diferencias estadísticamente significativas en los análisis post-hoc.

Según el análisis GLMM (ver Tabla 4.4 y ANEXO VIII para los análisis de normalidad de residuos de Pearson), la ejecución comportamental, medida por las dos variables de error (IDE y RMSE) a través de los sets y sub-sets de la tarea rVMA, mostró que en ambas variables el efecto principal de Sets era significativo ($p < .001$), tal y como era de esperar basándonos en los resultados del capítulo anterior. Los análisis post-hoc revelaron una reducción significativa del error, en términos del IDE y RMSE, conforme el set de adaptación avanzaba ($p < .001$), encontrándose más reducido en las retenciones ($p < .01$), especialmente en la retención al cabo de 1h (RT1) ($p < .01$). (Detalles estadísticos se encuentran en la Tabla 4.5 para el IDE y Tabla 4.6 para el RMSE). La actividad del PFC derecho, medida a través del cambio de concentración de hemoglobina oxigenada ([ΔO₂Hb]) durante los sets y sub-sets de la tarea rVMA, no mostró efecto principal de Sets.

Tabla 4.4. Resultados de los análisis del Modelo Mixto Lineal General (GLMM).

Variables	Efecto principal	F	df	p	Post-hocs
IDE (°)	Sets	88.57	4, 381	<.001	AD1 > AD2 > AD3 > RT24 > RT1
RMSE (cm)	Sets	85.06	4, 272	<.001	AD1 > AD2 > AD3 > RT24 > RT1
[ΔO ₂ Hb] (μm)	Sets	2.09	4, 66	0.09	-

Abreviaciones: IDE = Initial Directional Error (Error de Dirección Inicial); RMSE = Root Mean Square Error (Raíz del Promedio de Errores al Cuadrado); [ΔO₂Hb] = cambio de concentración de hemoglobina oxigenada; AD1 = primer sub-set de la adaptación; AD2 = segundo sub-set de la adaptación; AD3 = tercer sub-set de la adaptación; RT1 = set de retención al cabo de 1h; RT24 = set de retención al cabo de 24h. Los resultados del IDE y [ΔO₂Hb] provenientes del GLMM fueron obtenidos eliminando el efecto aleatorio del modelo, debido a que la matriz Hessiana o G no estaban positivamente definidas cuando el efecto aleatorio era incluido.

Tabla 4.5. Resultados de los análisis post-hoc del Modelo Mixto Lineal General (GLMM) realizado con el Error de Dirección Inicial (IDE) a través de los sets y sub-sets de la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA).

Comparaciones por parejas de los sets y sub-sets	t	df	p	d de Cohen	Intervalo de confianza al 95%	
					Límite inferior	Límite superior
AD1 – AD2	9.14	284	< .001	0.96	7.78	12.05
AD1 – AD3	12.47	232	< .001	1.19	10.60	14.57
AD1 – RT1	16.84	198	< .001	1.32	14.37	18.18
AD1 – RT24	14.13	219	< .001	1.24	12.05	15.95
AD2 – AD3	3.82	349	< .001	0.32	1.30	4.05
AD2 – RT1	10	264	< .001	0.55	5.11	7.62
AD2 – RT24	6.07	325	< .001	0.41	2.76	5.41
AD3 – RT1	7.43	284	< .001	0.28	2.71	4.67
AD3 – RT24	2.61	390	.01	0.11	0.35	2.48
RT1 – RT24	-4.97	279	< .001	0.17	-3.18	-1.37

Abreviaciones: AD1 = primer sub-set de la adaptación; AD2 = segundo sub-set de la adaptación; AD3 = tercer sub-set de la adaptación; RT1 = set de retención al cabo de 1h; RT24 = set de retención al cabo de 24h. Los resultados del IDE provenientes del GLMM fueron obtenidos eliminando el efecto aleatorio del modelo, debido a que la matriz Hessiana no estaba positivamente definida cuando el efecto aleatorio era incluido. Estadísticamente significativo cuando $p \leq .05$. La interpretación de la d de Cohen se rige por los siguientes criterios: efecto pequeño = 0.20 – 0.49; efecto moderado = 0.50 – 0.79; efecto grande = igual o mayor que 0.80.

Tabla 4.6. Resultados de los análisis post-hoc del Modelo Mixto Lineal General (GLMM) realizado con la Raíz del Promedio de Errores al Cuadrado (RMSE) a través de los sets y sub-sets de la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA).

Comparaciones por parejas de los sets y sub-sets	<i>t</i>	<i>df</i>	<i>p</i>	<i>d</i> de Cohen	Intervalo de confianza al 95%	
					Límite inferior	Límite superior
AD1 – AD2	9.06	177	< .001	0.94	0.28	0.43
AD1 – AD3	11.96	157	< .001	1.09	0.37	0.52
AD1 – RT1	15.11	156	< .001	1.13	0.49	0.63
AD1 – RT24	13.88	163	< .001	1.05	0.45	0.60
AD2 – AD3	4.95	224	< .001	0.35	0.06	0.13
AD2 – RT1	11.33	263	< .001	0.47	0.17	0.24
AD2 – RT24	8.75	297	< .001	0.26	0.13	0.20
AD3 – RT1	8.02	243	< .001	0.19	0.09	0.14
AD3 – RT24	4.85	268	< .001	0.04	0.04	0.10
RT1 – RT24	-2.74	179	.01	0.19	-0.07	-0.01

Abreviaciones: AD1 = primer sub-set de la adaptación; AD2 = segundo sub-set de la adaptación; AD3 = tercer sub-set de la adaptación; RT1 = set de retención al cabo de 1h; RT24 = set de retención al cabo de 24h. Estadísticamente significativo cuando $p \leq .05$. La interpretación de la *d* de Cohen se rige por los siguientes criterios: efecto pequeño = 0.20 – 0.49; efecto moderado = 0.50 – 0.79; efecto grande = igual o mayor que 0.80.

Para examinar la relación continua entre la ejecución comportamental (IDE y RMSE) y la actividad cerebral ($[\Delta O_2Hb]$), realizamos análisis de correlación cruzada usando el promedio de toda la muestra a través de cada una de las épocas (Tabla 4.7), junto con la inspección cualitativa de los patrones gráficos contruidos a partir del promedio de toda la muestra y a través de las épocas (Figura 4.2). Los resultados señalaron que en AD1, tanto el IDE como el RMSE estaban correlacionados negativamente con $[\Delta O_2Hb]$ ($r = -.93$ en el caso del IDE; $r = -.92$ en el caso del RMSE). Estas correlaciones negativas indicaban que el IDE y el RMSE cambiaron a través de los ensayos en la dirección opuesta a la de $[\Delta O_2Hb]$. Las gráficas con los promedios de grupo reflejan un rápido descenso para las dos variables de error durante las primeras cinco-seis épocas (40-48 ensayos), mientras que a partir de ese punto hasta el final de AD1 la disminución del error fue menor. Por otro lado, $[\Delta O_2Hb]$ claramente incrementó durante las primeras cinco épocas y luego permaneció casi constante o incrementó ligeramente. En AD2, las dos variables de error también estuvieron

correlacionadas con $[\Delta O_2Hb]$, pero positivamente ($r = .66$ en el caso del IDE; $r = .67$ en el caso del RMSE), lo que indicaba que las variables comportamentales y la actividad del PFC evolucionaban en la misma dirección. Según las gráficas, en este caso las tres variables mostraron un decremento durante este sub-set, pero la cantidad de decremento variaba entre ellas. Mientras que el IDE y RMSE menguaron muy ligeramente durante todo el sub-set, el $[\Delta O_2Hb]$ presentó un decremento más pronunciado durante la primera mitad del sub-set, alcanzando y manteniéndose en valores cercanos a 0 durante la segunda mitad. En AD3, solo el RMSE estuvo positivamente correlacionado con $[\Delta O_2Hb]$ ($r = .66$), en cambio el IDE no se correlacionó con $[\Delta O_2Hb]$ ($r = .33$). Dicha correlación positiva indicaba, como se puede observar en las gráficas del promedio de grupo, que las dos variables presentaban una tendencia a disminuir ligeramente sus valores a través de este sub-set. En RT1, las dos variables de error estuvieron significativa y positivamente correlacionadas con $[\Delta O_2Hb]$ ($r = .92$ en el caso del IDE; $r = .85$ en el caso del RMSE), indicando así que la reducción del error iba en consonancia con la reducción de la actividad del PFC. Curiosamente, se ve en la gráfica de $[\Delta O_2Hb]$ que los valores de esta variable empezaron levemente por encima de 0 en este set, que es similar al valor inicial en el set de adaptación, y luego fueron disminuyendo continuamente por debajo de 0. Finalmente, en RT24 no hubo correlaciones significativas entre las dos variables de error y la variable de actividad cerebral ($r = .07$ en el caso del IDE; $r = .15$ en el caso del RMSE). Los análisis cualitativos con las gráficas del promedio de grupo mostraron patrones similares para el IDE y RMSE, con una rápida reducción del error desde la primera época a la segunda época, seguida de valores de error bajos, mantenidos a lo largo del set. Por otro lado, $[\Delta O_2Hb]$ inicialmente incrementó y tras cinco épocas (40 ensayos) volvió adquirir valores cercanos o por debajo de 0.

Tabla 4.7. Resultados de los análisis de correlación cruzada.

	[ΔO_2Hb] (μm)	
	<i>r</i>	<i>SE</i>
AD1		
IDE (°)	-.93*	0.28
RMSE (cm)	-.92*	0.28
[ΔHHb] (μm)	-.55	0.28
AD2		
IDE (°)	.66*	0.28
RMSE (cm)	.67*	0.28
[ΔHHb] (μm)	-.72*	0.28
AD3		
IDE (°)	.33	0.28
RMSE (cm)	.66*	0.28
[ΔHHb] (μm)	-.18	0.28
RT1		
IDE (°)	.92*	0.28
RMSE (cm)	.85*	0.28
[ΔHHb] (μm)	.95*	0.28
RT24		
IDE (°)	.07	0.28
RMSE (cm)	.15	0.28
[ΔHHb] (μm)	.37	0.28

Valores *r* y errores estándar (*SE*) de las correlaciones cruzadas entre las variables de error y la variable de cambios de hemoglobina, a través de los sets y sub-sets de la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA). Abreviaciones: IDE = Initial Directional Error (Error de Dirección Inicial); RMSE = Root Mean Square Error (Raíz del Promedio de Errores al Cuadrado); [ΔO_2Hb] = cambio de concentración de hemoglobina oxigenada; [ΔHHb] = cambio de concentración de hemoglobina desoxigenada; AD1 = primer sub-set de la adaptación; AD2 = segundo sub-set de la adaptación; AD3 = tercer sub-set de la adaptación; RT1 = set de retención al cabo de 1h; RT24 = set de retención al cabo de 24h. * indica que la correlación cruzada es estadísticamente significativa.

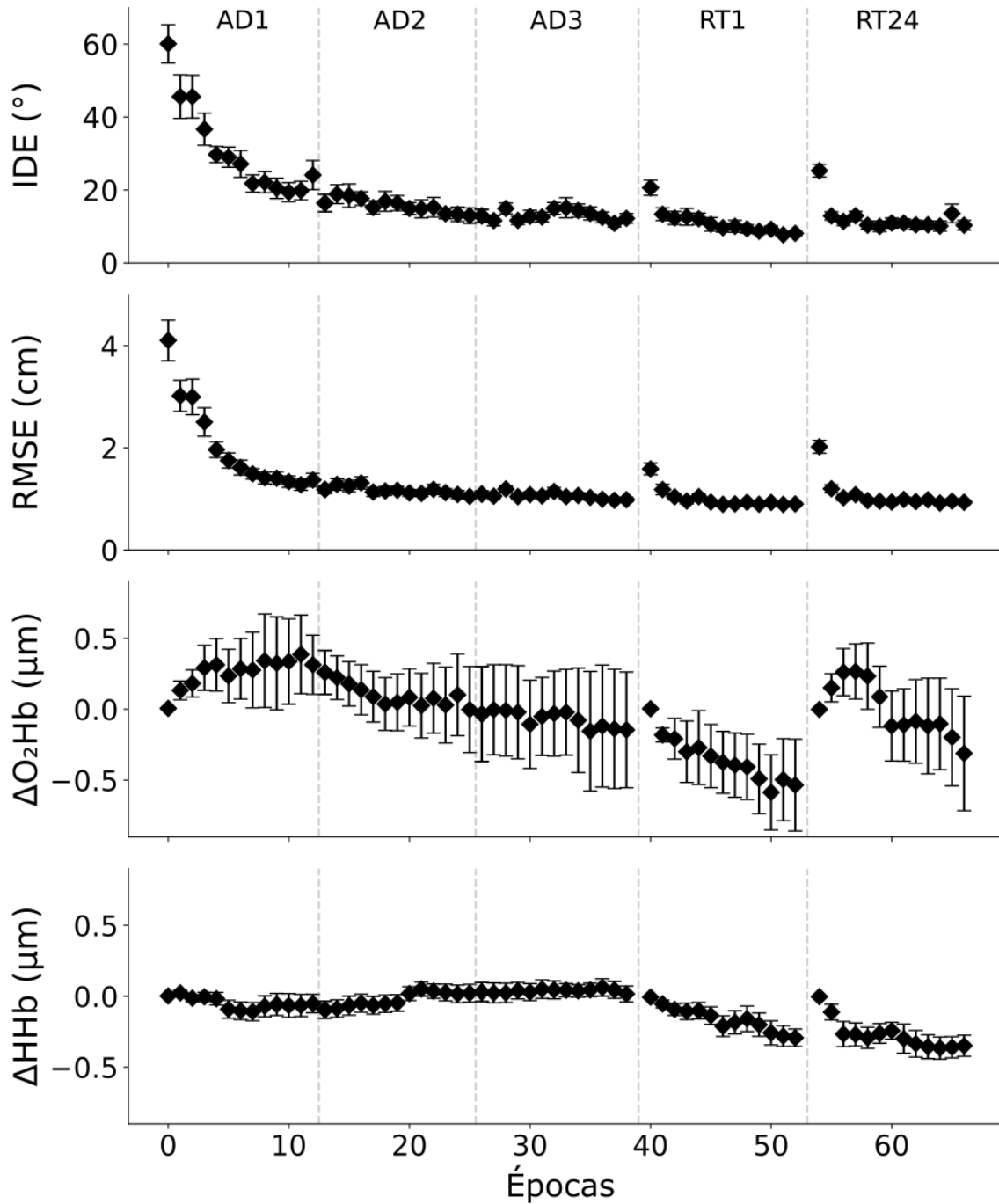


Figura 4.2. Gráficas de la ejecución comportamental y actividad del córtex prefrontal (PFC) derecho. La ejecución comportamental se representa con las variables de error IDE = Initial Directional Error (Error de Dirección Inicial) y RMSE = Root Mean Square Error (Raíz del Promedio de Errores al Cuadrado), y la actividad del PFC se representa con las variables de hemodinámica [ΔO_2Hb] = cambio de concentración de hemoglobina oxigenada y [ΔHHb] = cambio de concentración de hemoglobina desoxigenada. Para cada variable se representan las épocas (conjunto de ocho ensayos) y sus errores estándar, a través de los sets y sub-sets de la tarea rVMA. AD1 = primer sub-set de la adaptación; AD2 = segundo sub-set de la adaptación; AD3 = tercer sub-set de la adaptación; RT1 = set de retención al cabo de 1h; RT24 = set de retención al cabo de 24h.

Con respecto a los análisis de correlación cruzada entre $[\Delta O_2Hb]$ y $[\Delta HHb]$ realizados para dilucidar la posible existencia de cambios fisiológicos sistémicos (Tabla 4.7), se apreciaron dinámicas diferentes entre las dos variables durante el set de adaptación (Figura 4.2). En AD1, la relación entre $[\Delta O_2Hb]$ y $[\Delta HHb]$ era negativa ($r = -.55$), y en AD2, $[\Delta O_2Hb]$ y $[\Delta HHb]$ correlacionaron significativamente y de forma negativa también ($r = -.72$), indicando que las dos variables evolucionaron en direcciones diferentes en estos dos sub-sets. Es decir, las gráficas reflejan que mientras $[\Delta O_2Hb]$ mostró un patrón de aumento en AD1 y después de decremento en AD2, $[\Delta HHb]$ levemente disminuyó en AD1 y luego aumentó en AD2. En AD3, $[\Delta O_2Hb]$ presentó una correlación no significativa con $[\Delta HHb]$ ($r = -.18$). Los resultados de las correlaciones cruzadas en estos tres sub-sets de la adaptación nos dicen que los cambios en $[\Delta O_2Hb]$ y $[\Delta HHb]$ probablemente no se debieron a cambios fisiológicos sistémicos. Examinando los sets de retención, las dos variables hemodinámicas estuvieron correlacionadas positivamente en RT1 ($r = .95$), las dos menguando a través del set, como reflejan las gráficas, lo que sugiere que posiblemente ocurrieron cambios fisiológicos sistémicos. Sin embargo, en RT24 esta correlación no fue significativa ($r = .37$), señalando que los cambios entre las variables hemodinámicas durante este set no estaban relacionados.

Por otro lado, las correlaciones de Pearson realizadas para ver la influencia de la activación del PFC durante la fase inicial de la adaptación sobre la consolidación al cabo de 1h y 24h, y sobre el cambio de habilidad entre sesiones, nos muestran diferentes relaciones (Tabla 4.8). AD1- $[\Delta O_2Hb]$ no se correlacionó significativamente con el IDE, ni con sus “offline gains”, tanto en RT1 como en RT24. Sin embargo, sí que hubo correlaciones significativas y negativas entre AD1- $[\Delta O_2Hb]$ y el RMSE en RT1 y RT24. También, AD1- $[\Delta O_2Hb]$ correlacionó, pero positivamente, con RMSE-OffG pertenecientes a RT1, pero no ocurrió lo mismo con RMSE-OffG pertenecientes a RT24, donde no se mostró correlación significativa.

Tabla 4.8. Resultados de las correlaciones entre la activación del córtex prefrontal derecho en el primer sub-set de la adaptación y la ejecución conductual en las retenciones al cabo de 1h y 24h.

	AD1- $[\Delta O_2Hb]$ (μm)		
	<i>r</i>	<i>p</i>	N
RT1			
IDE (°)	-.19	.46	18
IDE-OffG (°)	.37	.13	18
RMSE (cm)	-.62	.01*	18
RMSE-OffG (cm)	.60	.01*	18
RT24			
IDE (°)	-.15	.54	18
IDE-OffG (°)	.37	.14	18
RMSE (cm)	-.64	.00*	18
RMSE-OffG (cm)	.43	.08	18

Valores *r*, *p* y N de las correlaciones de Pearson realizadas entre la variable de hemodinámica cerebral y las variables de error y sus respectivas variables de “offline gains” a través de los sets de retención de la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA). Abreviaciones: AD1- $[\Delta O_2Hb]$ = cambio de concentración de hemoglobina oxigenada en el primer sub-set de la adaptación; IDE = Initial Directional Error (Error de Dirección Inicial); IDE-OffG = “offline gains” calculado a partir del IDE; RMSE = Root Mean Square Error (Raíz del Promedio de Errores al Cuadrado); RMSE-OffG = “offline gains” calculado a partir del RMSE; RT1 = set de retención al cabo de 1h; RT24 = set de retención al cabo de 24h. Estadísticamente significativo cuando $p \leq .05$, * indica que la correlación es significativa. La interpretación de *r* se rige por los siguientes criterios: correlación nula = 0; correlación débil = más de 0 – .04 o menor que 0 – -.04; correlación moderada = .04 – .08 o -.04 – -.08; correlación fuerte = 0.8 – 1 o -.08 – -1.

Las correlaciones de Pearson entre la tasa inicial de aprendizaje, calculada a partir del IDE y del RMSE, y la activación del PFC en AD1, RT1 y RT24, para ver la relación entre el aprendizaje rápido y los procesos explícitos, mostraron que no había relaciones significativas entre las variables (Tabla 4.9). Los mismos resultados se dieron en las correlaciones realizadas para ver la relación entre el gran y rápido aprendizaje que ocurre en la fase temprana de la adaptación, el aprendizaje adicional del final de dicha fase y la consolidación. Esto es, las correlaciones entre la tasa inicial de aprendizaje, calculada a partir del IDE y del RMSE, y la ejecución comportamental en el final de la adaptación y en las dos retenciones de la tarea rVMA (Tabla 4.9).

Tabla 4.9. Resultados de las correlaciones entre la tasa de aprendizaje inicial y las diferentes variables de activación cerebral y ejecución conductual en diferentes sets y sub-sets de la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA).

	IDE-RL			RMSE-RL		
	<i>r</i>	<i>p</i>	N	<i>r</i>	<i>p</i>	N
AD1						
[ΔO_2Hb] (μm)	.31	.23	17	-.17	.51	17
AD3						
IDE (°)	.13	.61	17	-	-	-
RMSE (cm)	-	-	-	.15	.56	17
RT1						
[ΔO_2Hb] (μm)	.08	.75	17	.13	.61	17
IDE (°)	.28	.28	17	-	-	-
RMSE (cm)	-	-	-	-.02	.95	17
RT24						
[ΔO_2Hb] (μm)	-.47	.06	17	-.17	.52	17
IDE (°)	.18	.49	17	-	-	-
RMSE (cm)	-	-	-	-.03	.91	17

Valores *r*, *p* y N de las correlaciones de Pearson realizadas entre la variable de tasa de aprendizaje inicial y las variables de hemodinámica cerebral y de error a través de diferentes sets y sub-sets de la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA). Abreviaciones: IDE-RL = tasa inicial de aprendizaje calculada a partir del IDE; RMSE-RL = tasa inicial de aprendizaje calculada a partir del RMSE; [ΔO_2Hb] = cambio de concentración de hemoglobina oxigenada; IDE = Initial Directional Error (Error de Dirección Inicial); RMSE = Root Mean Square Error (Raíz del Promedio de Errores al Cuadrado); AD1 = primer sub-set de la adaptación; AD3 = tercer sub-set de la adaptación; RT1 = set de retención al cabo de 1h; RT24 = set de retención al cabo de 24h. Estadísticamente significativo cuando $p \leq .05$, * indica que la correlación es significativa. La interpretación de *r* se rige por los siguientes criterios: correlación nula = 0; correlación débil = más de 0 – .04 o menor que 0 – -.04; correlación moderada = .04 – .08 o -.04 – -.08; correlación fuerte = 0.8 – 1 o -.08 – -1.

Secundaria y suplementariamente, con el fin de observar la influencia del sexo en el aprendizaje motor y la actividad cerebral subyacente, los patrones de ejecución comportamental y hemodinámica de los 9 hombres y 9 mujeres fueron comparados también cualitativamente mediante las gráficas construidas a partir del promedio de cada grupo y a través de las épocas (Figura 4.3). Según los gráficos de las variables IDE y RMSE, la ejecución comportamental en hombres y mujeres tuvo una dinámica muy semejante. No obstante, sí que se pueden apreciar diferencias entre sexos cuando observamos los patrones

gráficos de $[\Delta O_2Hb]$ a través de los sets y sub-sets. Al inicio de AD1, los dos grupos redujeron rápidamente el error, y tras cinco-seis épocas (40-48 ensayos) la reducción continuó de forma más moderada hasta el final de este sub-set. $[\Delta O_2Hb]$ siguió en este caso el mismo patrón entre hombres y mujeres, una cadencia de elevación leve. En AD2, se aprecia en ambos grupos que el IDE y RMSE continuaron en liviana decadencia, hasta estabilizarse y permanecer constantes con valores muy bajos en AD3. Pero $[\Delta O_2Hb]$ experimentó un descenso en el caso de los hombres, comenzó en AD2 con valores ligeramente por encima de 0, en la segunda mitad del sub-set alcanzó valores negativos y acabó manteniendo valores constantes por debajo de 0, hasta que llegó AD3 y continuó la disminución de concentración de hemoglobina, de forma moderada pero progresiva. Por el contrario, en el grupo de mujeres, $[\Delta O_2Hb]$ se mantuvo prácticamente constante conforme se avanzaba en AD2 y hasta el final de AD3, donde disminuyó ligeramente. Durante RT1 y sobre todo durante RT24, en las dos cohortes se produjo una notable reducción del error de la primera época a la segunda, para después seguir en continuo y mesurado decremento. En RT1, $[\Delta O_2Hb]$ presentó un continuo descenso por debajo de 0 en los dos grupos, aunque en el caso de las mujeres la concentración comenzó a subir hacia el final del sub-set. En RT24, en los hombres el $[\Delta O_2Hb]$ comenzó en incremento y tras tres épocas (24 ensayos) se produjo un descenso continuado hasta acabar con los valores negativos más grandes de todos los sets, por contra, en las mujeres la concentración de hemoglobina oxigenada fue incrementándose conforme avanzaban los ensayos.

Adicionalmente, también observamos la posibilidad de que tuvieran lugar cambios fisiológicos sistémicos, tanto en el grupo de hombres como de mujeres. En el grupo de hombres descartamos a priori la posible existencia de cambios fisiológicos sistémicos, puesto que $[\Delta O_2Hb]$ y $[\Delta HHb]$ no cambiaban simultáneamente en ninguna de los sets. En cambio, en el grupo de mujeres inferimos la existencia de cambios fisiológicos sistémicos durante RT1.

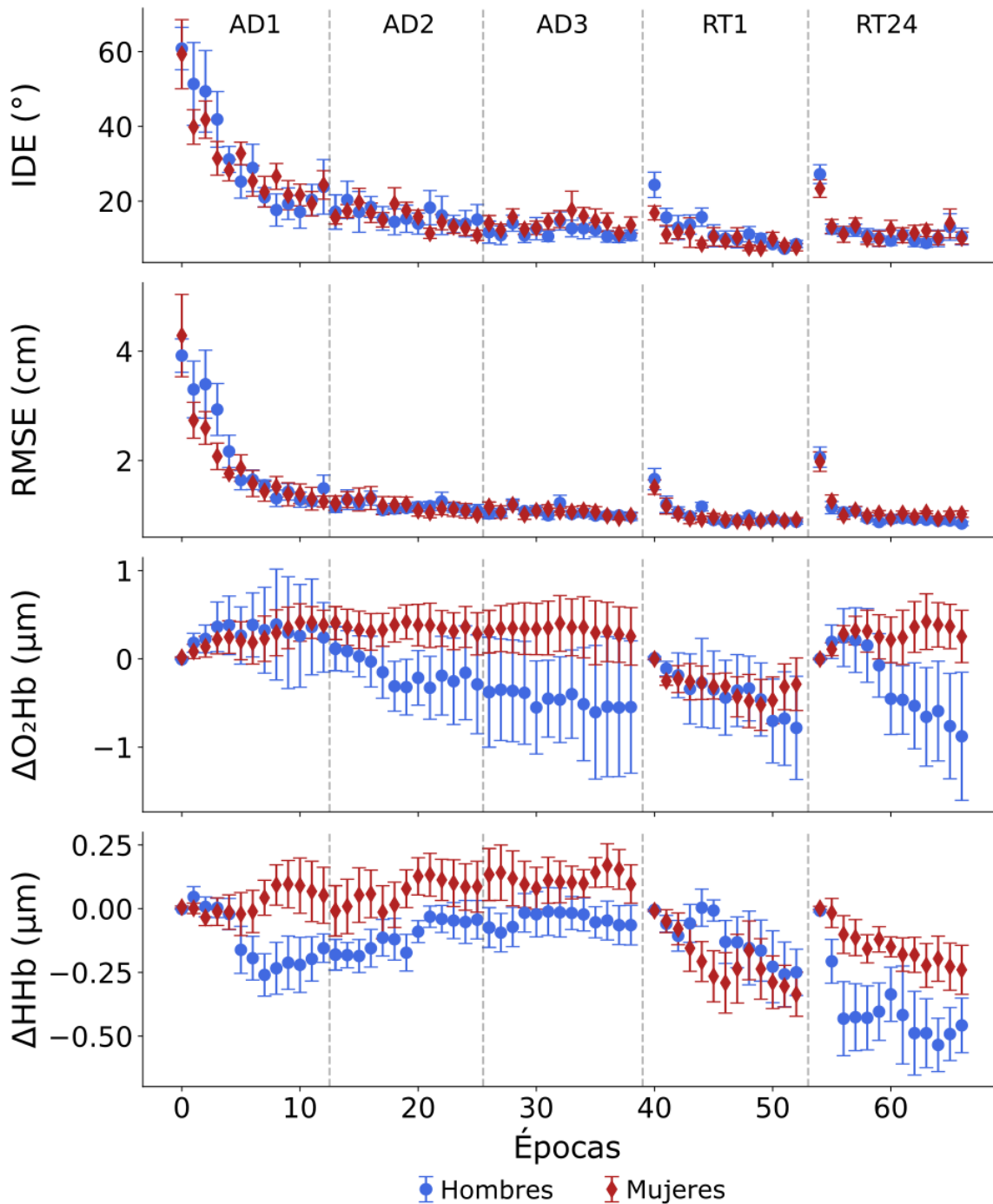


Figura 4.3. Gráfica de la ejecución comportamental y actividad del córtex prefrontal (PFC) derecho de los hombres (puntos azules) y mujeres (rombos rojos). La ejecución comportamental se representa con las variables de error IDE = Initial Directional Error (Error de Dirección Inicial) y RMSE = Root Mean Square Error (Raíz del Promedio de Errores al Cuadrado), y la actividad del PFC se representa con las variables de hemodinámica $[\Delta O_2Hb]$ = cambio de concentración de hemoglobina oxigenada y $[\Delta HHb]$ = cambio de concentración de hemoglobina desoxigenada. Para cada variable se representan las épocas (conjunto de ocho ensayos) y sus errores estándar, a través de los sets y sub-sets de la tarea rVMA. AD1 = primer sub-set de la adaptación; AD2 = segundo sub-set de la adaptación; AD3 = tercer sub-set de la adaptación; RT1 = set de retención al cabo de 1h; RT24 = set de retención al cabo de 24h.

4.3. Discusión

El objetivo en este capítulo era examinar de forma continua la ejecución comportamental a la par que la actividad subyacente del PFC derecho, durante el aprendizaje (adaptación) y la evaluación de la consolidación (retención) de la tarea rVMA. Los hallazgos más importantes fueron la relevante relación entre la activación del PFC derecho y la reducción del error durante AD1, RT1 y RT24, que abordamos a continuación. De forma secundaria, sondeamos cualitativamente si había diferencias de sexo (considerando el sexo asignado al nacer) en la ejecución y en los cambios hemodinámicos del PFC derecho durante la adaptación y las retenciones al cabo de 1h y 24h de la tarea rVMA. Lo más destacable de los patrones gráficos encontrados fue la distinta evolución que tuvo en hombres y mujeres la actividad del PFC subyacente a la disminución del error durante la adaptación y retenciones.

4.3.1. Activación del córtex prefrontal durante el aprendizaje motor y su consolidación

Como se esperaba, encontramos una reducción del error conforme se avanzaba en la práctica de ensayos durante la adaptación, medida a través del IDE y RMSE. La curva de aprendizaje obtenida en nuestro estudio apoya lo encontrado en estudios previos (Ferrer-Uris et al., 2017; Krakauer et al., 2019; Smith et al., 2006), en los que el patrón conductual durante el aprendizaje de una tarea sensoriomotora es descrito como un proceso de dos escalas temporales: (1) una fase temprana caracterizada por una grande y rápida reducción del error, en nuestro caso, el primer sub-set de la adaptación (AD1), pero sobre todo durante sus primeros 50 ensayos aproximadamente; y (2) una fase tardía, identificada por un aprendizaje lento en el que llegan a alcanzarse mejoras adicionales y más graduales, en nuestro estudio sería desde el final de AD1 hasta el final de toda la adaptación (incluyendo AD2 y AD3). Dada la curva de aprendizaje de dos escalas temporales y los datos de actividad cerebral vistos en previos estudios, la literatura sugiere que el aprendizaje de una tarea de adaptación visomotora implica procesos explícitos e implícitos (Krakauer et al., 2019; Smith et al., 2006; Taylor et al., 2014).

Nuestros resultados proporcionan un análisis continuo y, por tanto, información más íntegra que enriquece el conocimiento relativo a los procesos explícitos e implícitos en la curva de

aprendizaje de dos escalas temporales. De hecho, nuestros datos sugieren un incremento más progresivo y tardío de la actividad del PFC (medida a través de $[\Delta O_2Hb]$) durante la adaptación, y una participación distintiva del PFC durante las retenciones, dependiendo del intervalo de tiempo transcurrido desde el final de la adaptación hasta la reexposición a la tarea. Los análisis continuos sobre los cambios en la actividad del PFC en relación con los datos comportamentales mostraron que el rápido decremento del error no ocurrió simultáneamente con el incremento de la concentración de hemoglobina oxigenada. Por el contrario, el mayor pico de concentración de hemoglobina tuvo lugar cuando la reducción del error disminuyó su velocidad de mejora en la segunda mitad de AD1. Estos resultados podrían ser explicados por la idea de que el proceso de adaptación visomotora es el resultado de múltiples estrategias de aprendizaje en cooperación (Taylor & Ivry, 2011; Wolpe et al., 2020), que podrían coordinarse en diferentes tiempos o incluso solaparse (Christou et al., 2016). Taylor & Ivry (2014) propusieron que en la fase temprana de aprendizaje rápido tiene lugar una estrategia exploratoria donde soluciones diferentes son evaluadas en base al aprendizaje de un-ensayo (modelo de aprendizaje libre de refuerzo). Parece ser que el principal causante del error cometido durante los procesos exploratorios es el componente conocido como “aiming error” o error de puntería, que sería la diferencia entre la localización donde predices que estará el objetivo y a la que se apunta, y la localización real percibida de donde está el objetivo al final del movimiento, y es guiado por mecanismos de error de predicción sensorial que no involucran el PFC. Después, cuando los participantes hacen reducciones del error más pequeñas, tiene lugar una estrategia diferente apoyada en un aprendizaje de ensayo-a-ensayo (modelo de aprendizaje basado en el refuerzo), conducida por el componente llamado “target error” o error de objetivo, que sería la diferencia entre la localización del objetivo a alcanzar y la localización real percibida, y en el que el PFC sí tiene relevancia. La secuencia de estas dos estrategias de aprendizaje, modelo libre de refuerzo (implicación del PFC) y modelo basado en el refuerzo (no implicación del PFC), podría justificar nuestros resultados. Otra posible táctica de aprendizaje complementaria a la propuesta anterior, y que tiene que ver con el incremento progresivo y tardío del PFC durante AD1, es el aprendizaje estructural (Bond & Taylor, 2017; Braun et al., 2009). Según este enfoque, un contexto altamente consistente (por ejemplo, en nuestro estudio todos los ensayos presentaban la rotación de -60°) confiere

predictibilidad a la perturbación impuesta (Hadjiosif et al., 2023; Mutha et al., 2014), facilitando que la estrategia exploratoria inicial, en la que no hay implicación del PFC, rápidamente reduzca la dimensionalidad del espacio para buscar la solución adecuada. Tras esto, procesos que sí involucraban el PFC pueden crear reglas efectivas y eficientes (por ejemplo, estructuras) que permiten el procesamiento de información sensorial relevante para realizar la acción (es decir, la adaptación del mapa visomotor).

Con respecto a la temporalidad de los procesos de aprendizaje y en la línea de estudios previos (Christou et al., 2016), nuestros resultados parecen indicar que los procesos explícitos e implícitos se compensan los unos a los otros para adaptarse a la perturbación visomotora, sugiriendo que los dos procesos operan en una forma de impulso-tracción. Es decir, la exploración inicial relacionada con los procesos implícitos, con la participación de mecanismos de error de predicción sensorial, daría paso a un aprendizaje explícito al inicio de la adaptación. A partir de estos procesos explícitos surgirían las reglas que relacionan la información sensorial y la acción en el nuevo mapa visomotor, dando paso otra vez a los procesos implícitos. Y estos procesos implícitos refinarían el nuevo mapa visomotor durante la fase lenta de la adaptación. Indirectamente, los resultados obtenidos en nuestro estudio apoyan la idea de que los procesos implícitos no son monótonos (Christou et al., 2016) y que la correcta implementación de una estrategia cognitiva requiere tanto el reclutamiento de áreas cerebrales de alto nivel tales como el PFC (procesos explícitos), como que estas áreas puedan desvincularse de las redes sensoriomotoras que implementan el mapeo visomotor (procesos implícitos) (Standage et al., 2023).

Las diferencias individuales que determinan la contribución y la duración de los procesos explícitos e implícitos podrían ser la causa de la variabilidad observada en la actividad del PFC durante el set de adaptación de nuestro estudio (Standage et al., 2023; Wolpe et al., 2020). A pesar de la variabilidad del grupo, vista en los análisis cualitativos y de correlación cruzada, nuestros resultados se sumarían a la literatura que presenta evidencia comportamental y de actividad cerebral sobre la implicación de los procesos explícitos durante la fase rápida de la adaptación (Anguera et al., 2010; Gentili et al., 2011; Goto et al., 2011; Taylor et al., 2014). Estudios previos, que investigaron la participación de los procesos explícitos en tareas de adaptación sensoriomotora, usaron en general pruebas

indirectas, por ejemplo, autoinformes o reportes verbales de la dirección de la acción previamente al comienzo de cada ensayo (Taylor et al., 2014; Taylor & Ivry, 2011). Es posible que el previo reporte sobre la dirección pusiera en alerta a los participantes acerca de las ventajas de cambiar la dirección de la acción para que la ejecución fuera correcta y, en consecuencia, esto incrementó el uso de estrategias explícitas desde el comienzo de la adaptación (Coltman et al., 2021; Leow et al., 2017). También, las diferencias en el diseño de la tarea sensoriomotora (tiempo de exposición en la pantalla del objetivo a alcanzar, o el intervalo de tiempo entre ensayos o bloques de ensayos) podrían dar lugar a diferencias en el grado y temporalidad de participación de los procesos explícitos e implícitos. La presencia en la pantalla del objetivo a alcanzar durante un largo tiempo (por ejemplo, 2 s en el estudio de Gentili et al. (2011) o 4 s en el de Anguera et al. (2010), en comparación con los 0.75 s de nuestro estudio) podría incrementar el tiempo para planear y preparar el movimiento (procesos explícitos) (Fernandez-Ruiz et al., 2011; Leow et al., 2017). Aunque las instrucciones que dimos en nuestro estudio no incitaban a los participantes a tener que reaccionar lo más rápido posible, el poco tiempo en pantalla del objetivo a alcanzar podría haber dado lugar a la creación de un umbral de tiempo muy reducido para la preparación y reacción del participante. De esta manera, no podemos descartar que nuestro diseño pudiera haber promovido el uso de procesos implícitos. Nuestros participantes ejecutaron 312 ensayos consecutivos con 0.75 s entre ensayos, mientras que otros estudios reportaron mayores tiempos, desde 1 s hasta más de 2 s (Anguera et al., 2010; Gentili et al., 2011; Goto et al., 2011) e incluso, en algunos estudios había 1 min de descanso entre bloques de 6 o 20 ensayos (Gentili et al., 2011; Goto et al., 2011). Tras haber experimentado el error de los ensayos ejecutados y cuando la predictibilidad del error es alta, estos tiempos más largos entre ensayos permitirán tener más tiempo para planear la acción de los ensayos posteriores (Mutha et al., 2014). Además, se podría decir que el tiempo entre bloques implica el uso de “savings”, se ha propuesto que este término se refiere a un fenómeno derivado del almacenamiento del aprendizaje implícito en la memoria a corto plazo, especialmente el componente temporal más volátil que empezaría a desvanecerse después de 60 s (Hadjiosif et al., 2023). Finalmente, la definición propuesta en algunos artículos de las fases rápida y lenta determinaba los ensayos que se habían de incluir en cada fase, esto pudo dar lugar al desacuerdo con nuestros resultados. Por ejemplo, Anguera et al. (2010)

caracterizó las fases rápida y lenta con el promedio de 72 ensayos (los primeros 3 bloques para la fase rápida y los últimos 3 bloques para la fase lenta, cada bloque compuesto por 24 ensayos) y sugirieron una rápida activación del PFC en la fase rápida. Observando nuestros resultados en las gráficas del promedio de grupo y caracterizando las fases rápida y lenta de la misma manera, con el promedio de 72 ensayos (primeras 9 épocas y últimas 9 épocas, respectivamente), es posible que sí hubiésemos llegado a conclusiones semejantes. Dadas las diferentes formas de caracterizar las fases de la adaptación y las consecuentes discrepancias que parece haber al comparar los resultados encontrados en los diferentes estudios, nuestra forma de analizar de manera continua los datos comportamentales y de actividad cerebral cobra aún más sentido.

Tras el set de adaptación, muchos estudios evalúan la consolidación de lo aprendido para cerciorarse de que tuvo lugar un verdadero aprendizaje (Krakauer et al., 2005, 2019; Krakauer & Shadmehr, 2006). Nuestros resultados demuestran la consolidación del nuevo mapa visomotor al cabo de 1 h y de 24 h, puesto que al volver a ejecutar en las retenciones la tarea rVMA con la misma perturbación que durante la adaptación (-60° de rotación), el valor promedio de error fue más bajo en los dos sets de retención que al final de la adaptación. Además, se observó en las gráficas de los dos sets de retención una rápida reducción del error tras muy pocos ensayos de reexposición a la tarea (fenómeno de “savings”), con valores de error en la primera época muy cercanos a la mitad de aquellos presentados al principio de la adaptación. También, a partir de la segunda época de las dos retenciones se observaron valores de error muy similares a aquellos vistos al final de la adaptación. Resultados parecidos de “savings” se han encontrado en estudios previos (Ferrer-Uris et al., 2017; Krakauer et al., 2005, 2019; Krakauer & Shadmehr, 2006) y se ha propuesto que la reexposición a la misma perturbación sirve como una clave para recordar la estrategia correcta usada durante la adaptación y, por tanto, se asocia el fenómeno de “savings” con los procesos explícitos (Huang et al., 2011; Morehead et al., 2015; Taylor et al., 2014). De hecho, en nuestro estudio vemos que el incremento de concentración de hemoglobina oxigenada durante la primera fase de la adaptación se relacionaba positivamente con el decremento del error en las retenciones y con la mejora de la habilidad adquirida que tiene lugar en un periodo de 1 h sin práctica (final de AD e inicio de RT1). Por tanto, la progresiva aparición de los procesos explícitos que encontramos en esta fase

parece ser positivamente relevante para la generación de “savings” y para seguir mejorando la habilidad una vez acabado el periodo de práctica, al menos en el corto plazo. Y también, la hemodinámica cerebral no solo reflejaría la eficiencia y calidad del aprendizaje motor (Gentili et al., 2010, 2013; Goto et al., 2011; Ono et al., 2015; Seidel et al., 2017; Tinga et al., 2021), sino que también podría plasmar la consolidación en memoria, especialmente la hemodinámica durante esa fase temprana que está altamente sujeta a los procesos cognitivos del PFC (Halsband & Lange, 2006; Hübner & Voelcker-Rehage, 2017). No obstante, estudios recientes encontraron que los procesos de aprendizaje rápido y lento contribuían a la generación de “savings” mediante el reconocimiento de errores y adaptación de los movimientos (Albert et al., 2021; Coltman et al., 2019, 2021; Criscimagna-Hemminger & Shadmehr, 2008; Hadjiosif et al., 2023). Morehead et al. (2015) resaltó la posibilidad de que lo almacenado en memoria podría ser accesible para los procesos explícitos e implícitos a través de (1) un proceso de adaptación basado en el error, para garantizar una respuesta de ejecución acertada teniendo en cuenta las reglas que conectan la información sensorial y la acción (procesos explícitos), y (2) un proceso de apuntar hacia el objetivo que optimiza la selección de una respuesta basada en mecanismos de error de predicción sensorial (procesos implícitos).

Nuestros análisis cualitativos y continuos de la actividad del PFC y del comportamiento simultáneo, y la relación entre estas dos fuentes de datos, mostraron que las curvas de ejecución presentadas en las retenciones al cabo de 1h y 24h posiblemente involucraban el PFC de forma diferente. Mientras que en las dos retenciones los errores fueron mejorando, en RT1, $[\Delta O_2Hb]$ empezó en valores cercanos a 0 y menguó a lo largo del set, mientras que en RT24 la actividad del PFC aumentó durante los primeros 40 ensayos y luego volvió a adquirir valores cercanos a 0. Estos resultados se suman a la evidencia presentada en estudios previos, la consolidación del nuevo mapa visomotor está guiada por diferentes mecanismos cuya participación dependerá del tiempo transcurrido entre la sesión de aprendizaje (adaptación) y las sesiones de retención (Della-Maggiore et al., 2017; Hadjiosif et al., 2023; Ruitenberg et al., 2018). Della-Maggiore et al. (2017) exploró en cinco puntos temporales diferentes, dentro de un periodo de 24 h (15 min, 1 h, 3 h, 5.5 h y 24 h), la conectividad funcional cerebral inducida por la adaptación. Identificaron una red neuronal compuesta por el córtex motor, pre-motor, parietal posterior, el putamen y el cerebelo, la

cual fue relacionada positivamente con los “savings” vistos en la consolidación al cabo de 24 h. Esta red incrementó gradualmente su conectividad, alcanzando un pico a las 5.5 h post-adaptación. Dada la conectividad de esta red durante las primeras horas (el PFC no estaba incluido) en el estudio de Della-Maggiore et al. (2017), podría ser que en nuestro estudio la limitada actividad positiva del PFC a la 1 h post-adaptación indicara que la consolidación a corto plazo del mapa visomotor está pobremente relacionada con esta área cerebral que tiene que ver con el aprendizaje explícito. Sin embargo, la actividad cerebral al cabo de 1 h debe de interpretarse con precaución en nuestro estudio, debido a que las correlaciones cruzadas positivas encontradas entre $[\Delta O_2Hb]$ y $[\Delta HHb]$ durante RT1 sugieren la posible existencia de cambios fisiológicos sistémicos, aunque, dado que las dos señales hemodinámicas disminuyeron durante RT1, no es probable que el cambio sistémico observado pudiera afectar la interpretación de nuestros resultados (Cui et al., 2010; Tachtsidis & Scholkmann, 2016).

En cuanto a la retención tras 24 h, nuestros resultados mostraron un aumento de la actividad del PFC durante la primera parte de RT24 (40 ensayos aproximadamente), sugiriendo que los procesos explícitos podrían tener más que ver con la memoria a medio y largo plazo. Similarmente, Ruitenberg et al. (2018) observaron un aumento de la activación de áreas frontales, parietales y del cíngulo durante la fase rápida (64 ensayos) de la curva de aprendizaje perteneciente a las retenciones de varios días, incluyendo la retención al cabo de 1 día (días 1, 7, 42 y 84). Viendo nuestros resultados y los resultados presentados en estudios previos, parece ser que cuando hay un periodo de tiempo relativamente corto (1 h) entre el final de la adaptación y el test de retención, los participantes podrían reconocer rápidamente la perturbación y utilizar el mapa visomotor creado recientemente, aún presente en la red cortical-cerebelar, usando directamente mecanismos de error de predicción sensorial para optimizar la selección de respuesta (procesos implícitos). Pero, cuando el periodo de tiempo es más largo (24 h), los participantes tienen que elegir entre dos mapas visomotores memorizados que compiten entre sí, uno creado en el contexto de no rotación y otro en la situación de rotación, de esta manera, un proceso exploratorio rápido junto con un proceso de adaptación basada en el error (proceso explícito) son necesarios al inicio para recordar qué mapa visomotor es más adecuado para la situación actual.

4.3.2. Activación del córtex prefrontal durante el aprendizaje motor y su consolidación: relevancia del sexo

Al dividir la muestra según el sexo masculino y femenino, se puede ver que, en los dos grupos, tanto el IDE como el RMSE nos indican que el error se iba reduciendo conforme se avanzaba en el número de ensayos realizados en el set de adaptación. Las curvas de aprendizaje de cada variable comportamental tenían el mismo patrón en los dos grupos, esto es, la curva esperada del aprendizaje de una tarea sensoriomotora, que se compone por dos fases temporales (Angulo-Barroso et al., 2019; Ferrer-Uris et al., 2017, 2018; Krakauer et al., 2005, 2019): (1) la fase temprana, del mayor y más rápido aprendizaje, en nuestro caso se corresponde con el sub-set AD1, sobre todo durante los primeros 50 ensayos; (2) la fase tardía, del aprendizaje adicional y más lento, se corresponde con el final de nuestro sub-set AD1 hasta AD2 y AD3.

A nivel conductual las gráficas nos muestran que el patrón de aprendizaje era prácticamente el mismo en hombres y mujeres, resultado que ya se ha visto en estudios previos (Moreno-Briseño et al., 2010), pero la actividad del PFC derecho subyacente a la disminución del error, medida por la dinámica de $[\Delta O_2Hb]$, evolucionaba de forma divergente. En el grupo de hombres y mujeres, la grande y rápida reducción del error de la fase temprana conllevaba un incremento de hemoglobina oxigenada que se mantendría estable en la segunda mitad de AD1. Pero en los siguientes sub-sets (AD2 y AD3), en los que la reducción del error era más liviana, $[\Delta O_2Hb]$ de hombres y mujeres continuó su evolución de manera dispar. Mientras que en los hombres la concentración de hemoglobina fue disminuyendo a lo largo de esta fase tardía, adquiriendo valores por debajo de 0, en las mujeres se fue manteniendo estable, con valores cercanos pero superiores a 0. En resumen, el incremento de actividad del PFC durante el primer tercio de la adaptación fue más progresivo y tardío en los dos grupos, al igual que en la muestra en su conjunto (ver sección 4.3.1), pero al contrario que en los hombres, en las mujeres ese incremento se mantuvo estable para el resto de la adaptación.

Por los patrones de hemoglobina oxigenada inferimos que hombres y mujeres, nada más iniciar el aprendizaje visomotor, empleaban la estrategia exploratoria, seguramente facilitada por la consistencia y predictibilidad que confería nuestra tarea rVMA (Hadjiosif

et al., 2023; Mutha et al., 2014). Es decir, el PFC no estaba implicado y el aprendizaje se sustentaba en un modelo libre de refuerzo. Pero llegando a la mitad de la fase temprana, ambos grupos cambiaron a la estrategia basada en el refuerzo, en la que se crean reglas efectivas, eficientes y necesarias para procesar la información sensorial relevante para la acción y, así, crear el nuevo mapa visomotor, involucrando en este caso al PFC (Bond & Taylor, 2017; Braun et al., 2009; Taylor & Ivry, 2014). Después de esto es cuando hombres y mujeres continuaron aprendiendo con estrategias diferentes. Una vez que ya se crearon las reglas y estructuras del nuevo mapa visomotor, los hombres continuaron aplicando el nuevo mapa visomotor creado usando tan solo el modelo de aprendizaje basado en mecanismos de predicción sensorial (Krakauer et al., 2019; Taylor et al., 2014; Taylor & Ivry, 2014). Por tanto, el papel del PFC quedó obsoleto. En contraposición, las mujeres continuaron con el aprendizaje apoyado en la creación de reglas que relacionan la información sensorial y la acción, y demandando así la actividad del PFC.

Con estos resultados, entendemos que ambos grupos emplearon los mismos procesos en la fase temprana del aprendizaje, es decir, comenzaron con la puesta en marcha de procesos implícitos, para poco después proseguir con procesos explícitos. Pero una vez situados en la fase tardía, en los hombres tenían lugar los procesos implícitos otra vez, y las mujeres perseveraron con la aplicación de los procesos explícitos. La causa a esta divergencia en los procesos empleados por hombres y mujeres puede explicarse por varias razones no excluyentes e incluso complementarias: (1) los efectos que los factores genéticos y hormonas gonadales pudieran tener en la organización cerebral durante el desarrollo temprano (Dalla & Shors, 2009; Hausmann et al., 2009; Marrocco & McEwen, 2016); (2) los efectos reguladores de los estrógenos en la anatomía y funcionalidad de áreas relativas al aprendizaje motor (Dalla & Shors, 2009; Marrocco & McEwen, 2016); (3) las diferencias fisiológicas que dan lugar a distinciones basales en el flujo sanguíneo y hemodinámica cerebral (Nevo et al., 2007); (4) uso de estrategias de aprendizaje diferentes (Moreno-Briseño et al., 2010).

En los sets de retención se aprecian patrones de activación del PFC diferentes, seguramente porque la consolidación del nuevo mapa visomotor precisa de distintos mecanismos cuya

participación depende del tiempo transcurrido entre la sesión de adaptación y las sesiones de retención (Della-Maggiore et al., 2017; Hadjiosif et al., 2023; Ruitenberg et al., 2018).

En la retención al cabo de 1 h, mientras que el error disminuía rápidamente de la primera a la segunda época para después permanecer estable con valores muy reducidos, vemos que la activación del PFC de hombres y mujeres era la misma, salvo al final del set. Es decir, $[\Delta O_2Hb]$ comenzó con valores muy ligeramente por encima de 0 y fue menguando progresivamente a lo largo del set, este hallazgo junto con los del estudio de Della-Maggiore et al. 2(017) nos hacen sospechar que el PFC no estaba implicado en la consolidación a corto plazo del nuevo mapa visomotor. Tal vez a corto plazo el nuevo mapa visomotor y sus reglas estén aún muy accesibles en memoria y solo sean necesarios los procesos implícitos y mecanismos de predicción sensorial. No obstante, el PFC de las mujeres comenzó a incrementar su activación hacia el final del set. La explicación que le damos a esto es que la estrategia de aprendizaje más utilizada por las mujeres durante el set de adaptación fue el aprendizaje explícito y la constante creación de reglas, con lo que en la retención presentaron la tendencia a utilizar el tipo de aprendizaje con el que aprendieron durante la adaptación. De todas formas, estos resultados y conclusiones del grupo de mujeres deben ser tomados con precaución, teniendo en cuenta que en este grupo, durante esta retención, cabe la posibilidad de la ocurrencia de cambios fisiológicos sistémicos.

En la retención a las 24 h se aprecia que en los dos grupos hubo un aumento de actividad del PFC durante la primera parte de esta retención, durante los primeros 40 ensayos aproximadamente. Pero a partir de ese punto, $[\Delta O_2Hb]$ de cada grupo continuó su curso de manera dispar, disminuyendo progresivamente en el grupo de hombres, llegando a alcanzar los valores más bajos de hemoglobina oxigenada de todos los sets, e incrementando sutilmente en el grupo de mujeres. En la consolidación a medio plazo parece que el PFC tiene un papel más activo (Ruitenberg et al., 2018), pero mientras que los hombres liberan su implicación en cuanto han recordado el mapa visomotor que han de utilizar (procesos implícitos), las mujeres necesitan seguir estableciendo las reglas del mapa visomotor (procesos explícitos). Estos patrones sugieren que entre hombres y mujeres era diferente el empleo de estrategias de aprendizaje (Moreno-Briseño et al., 2010) y procesos explícitos e implícitos en esta retención.

Además de las diferentes estrategias de aprendizaje utilizadas por hombres y mujeres, también se sabe que durante tareas que implican el uso de funciones ejecutivas, la oxigenación del PFC derecho es más destacable en el caso de las mujeres (Albinet et al., 2014; Cameron et al., 2014; Dupuy et al., 2015) que en el caso de los hombres, en los cuales resalta más el PFC izquierdo (Hyodo et al., 2016). Puesto que en nuestro estudio medimos la activación del PFC derecho y las mujeres presentan más actividad, nuestros resultados podrían apoyar la literatura que reporta esas diferencias de lateralización entre hombres y mujeres cuando se enfrentan a una tarea que demanda el uso de funciones ejecutivas.

4.4. Conclusiones

En resumen, nuestros resultados derivados de la muestra general sugieren que la adaptación sensoriomotora es el resultado de múltiples estrategias de aprendizaje en cooperación, en las que procesos explícitos e implícitos tienen lugar de forma coordinada y compensatoria, ocurriendo en tiempos diferentes o incluso solapándose, operando así en una forma de impulso-tracción. Nosotros proponemos que la fase temprana y rápida de la adaptación se iniciaría con procesos exploratorios (procesos implícitos) que no se relacionan con un incremento de la actividad del PFC, y luego tendría lugar un modelo de aprendizaje basado en el refuerzo que posiblemente se combinaría con un aprendizaje estructural (procesos explícitos), lo cual sí se relaciona con un aumento de la actividad del PFC. Mientras que, en la fase tardía y lenta de la adaptación, el nuevo mapa visomotor se refinaría por mecanismos de error de predicción sensorial (procesos implícitos). Además, nuestros resultados sugieren que hay una positiva relevancia de los procesos explícitos de la fase temprana para la generación de “savings” y mejora de la habilidad durante un periodo de no práctica, y apoyan la implicación de procesos implícitos y explícitos durante la retención, pero que se dan de manera diferente, dependiendo del tiempo transcurrido desde el final de la adaptación hasta la reexposición a la tarea en la retención. Cuando ese tiempo es relativamente corto (1 h), los participantes podrían reconocer rápidamente la perturbación que ya se presentó durante la adaptación y resolver la situación usando mecanismos de error de predicción sensorial (procesos implícitos). Por el contrario, cuando el tiempo transcurrido es mayor (24 h), los participantes tendrían que realizar primero un proceso

exploratorio (procesos implícitos), dando paso después a un modelo de aprendizaje basado en el error (procesos explícitos), para reconocer y recordar qué mapa visomotor memorizado es el más útil para la situación actual y, entonces, usarlo involucrando mecanismos de error de predicción sensorial (procesos implícitos).

Por último, observando las dinámicas de aprendizaje de hombres y mujeres por separado vemos que, en ambos, la adaptación sensoriomotora también tiene lugar a través de estrategias de aprendizaje relativas a procesos explícitos e implícitos, que se dan en la forma de impulso-tracción. Los dos grupos comienzan usando las mismas estrategias, pero llegado un punto temporal, el curso de concentración de hemoglobina oxigenada diverge, indicándonos diferentes activaciones y procesos de aprendizaje. Mientras que para ambos sexos la fase temprana y rápida del aprendizaje comienza con el empleo de la estrategia exploratoria (procesos implícitos) y luego tiene lugar la estrategia estructural, basada en reglas de aprendizaje (procesos explícitos), en la fase tardía del aprendizaje es cuando aparecen las diferentes estrategias de aprendizaje existentes entre hombres y mujeres. Los hombres se manejan en esta segunda fase utilizando únicamente mecanismos de predicción sensorial (procesos implícitos) para ir mejorando el nuevo mapa visomotor, por el contrario, las mujeres siguen con la estrategia del aprendizaje estructural (procesos explícitos). En el caso de los hombres vemos que la implicación de procesos explícitos e implícitos dependerá del tiempo transcurrido entre el final de la sesión de adaptación y el inicio de la sesión de retención. En la retención a corto plazo (1 h) solo les son necesarios mecanismos de predicción sensorial para emplear el nuevo mapa visomotor creado anteriormente (procesos implícitos). Pero en la retención a medio plazo (24 h) necesitan realizar primero una exploración (procesos implícitos), luego continúan con recordando las reglas del nuevo mapa visomotor creado (procesos explícitos) y, por último, van empleando esas reglas con mecanismos de predicción sensorial (procesos implícitos). Sin embargo, en el caso de las mujeres vemos que, en la retención a corto plazo, aunque comienzan y prosiguen con el uso de procesos implícitos únicamente, acaban requiriendo los procesos explícitos para la correcta reducción del error. De tal modo que en la retención a medio plazo usan prácticamente todo el tiempo los procesos explícitos.

Además de las diferentes estrategias de aprendizaje utilizadas por ambos sexos llegado un punto temporal, nuestro estudio parece apoyar la conclusión de que durante tareas que demandan la ocupación de funciones ejecutivas, la activación del PFC derecho es más resaltada en las mujeres que en los hombres.

Capítulo 5: Impacto del nivel de condición física cardiovascular en el aprendizaje motor y su consolidación

5.1. Participantes

Los resultados de este capítulo se derivan de (1) la muestra de 38 participantes seleccionada para llevar a cabo el objetivo 1 de este capítulo, es decir, estudiar la relación entre la ejecución comportamental procedente del aprendizaje motor (adaptación y retenciones) y el nivel de forma física cardiovascular (CF) (ver Tabla 3.2 para los criterios de exclusión y muestra seleccionada). A su vez, esta muestra fue dividida por sexos para alcanzar el objetivo secundario y suplementario (ver Tabla 5.1 para las características demográficas de la muestra); y (2) la muestra de 10 participantes seleccionada para alcanzar el objetivo 2 de este capítulo, o sea, observar la relación entre la ejecución comportamental durante el aprendizaje motor (adaptación y retenciones), el nivel de forma física cardiovascular (CF) y la actividad cerebral subyacente (ver Tabla 3.2 para los criterios de exclusión y muestra seleccionada, y Tabla 5.3 para las características demográficas de la muestra). Además, los hábitos de actividad física también fueron registrados mediante el cuestionario IPAQ-SF (ver Tabla 5.2 para la muestra del objetivo 1 y Tabla 5.4 para la muestra del objetivo 2 de este capítulo).

Tabla 5.1. Características demográficas de la muestra seleccionada para el objetivo 1.

	Muestra completa	Hombres	Mujeres
N	38	20	18
Sexo al nacer (hombres/mujeres)	20/18	-	-
Edad (años)	23.05 ± 3.13	23.05 ± 2.93	23.06 ± 3.42
Estatura (cm)	169.74 ± 8.58	175.70 ± 5.89	163.11 ± 5.76
Masa corporal (kg)	69.11 ± 11.83	75.63 ± 8.48	61.86 ± 10.90
BMI (kg/m ²)	23.90 ± 3.09	24.49 ± 2.63	23.24 ± 3.49
TONI-4-IQ	104.97 ± 9.85	106.60 ± 9.68	103.17 ± 10

Promedios y desviaciones estándar de las características de los participantes. Abreviaciones: BMI = Índice de Masa Corporal (Body Mass Index); TONI-4-IQ = Test de Inteligencia No verbal-versión 4-Cociente Intelectual (Test of Nonverbal Intelligence-version 4-Intellectual Quotient).

Tabla 5.2. Características descriptivas de los hábitos de actividad física de la muestra seleccionada para el objetivo 1.

	Muestra completa	Hombres	Mujeres
Actividades de intensidad alta	3.53	3.83	3.19
Actividades de intensidad moderada	2.56	2.55	2.56
Actividades de intensidad baja	9.23	8.64	9.88
Tiempo sentado	53.14	53.73	52.50

Horas a la semana dedicadas a actividades físicas de diferente intensidad.

Tabla 5.3. Características demográficas de la muestra seleccionada para el objetivo 2.

	Muestra completa	Alta forma física cardiovascular	Baja forma física cardiovascular
N	10	5	5
Sexo al nacer (hombres/mujeres)	5/5	3/2	2/3
Edad (años)	23.80 ± 2.53	24.20 ± 0.84	23.40 ± 3.65
Estatura (cm)	170.50 ± 7.79	171.20 ± 11.03	169.80 ± 3.70
Masa corporal (kg)	71.08 ± 12.08	68.76 ± 9.92	73.40 ± 14.71
BMI (kg/m ²)	24.40 ± 3.45	23.41 ± 1.91	25.39 ± 4.55
TONI-4-IQ	108.20 ± 10.32	111.20 ± 10.50	105.20 ± 10.33

Promedios y desviaciones estándar de las características de los participantes. Abreviaciones: BMI = Índice de Masa Corporal (Body Mass Index); TONI-4-IQ = Test de Inteligencia No verbal-versión 4-Cociente Intelectual (Test of Nonverbal Intelligence-version 4-Intellectual Quotient).

Tabla 5.4. Características descriptivas de los hábitos de actividad física de la muestra seleccionada para el objetivo 2.

	Muestra completa	Alta forma física cardiovascular	Baja forma física cardiovascular
Actividades de intensidad alta	2.02	3.50	0.53
Actividades de intensidad moderada	2.93	4.85	1.02
Actividades de intensidad baja	13.63	17.55	9.70
Tiempo sentado	49.70	50.40	49

Horas a la semana dedicadas a actividades físicas de diferente intensidad.

5.2. Resultados

5.2.1. Ejecución comportamental y forma física cardiovascular

Los valores de las variables descriptivas pueden encontrarse en la tabla 5.5.

Tabla 5.5. Valores descriptivos de la ejecución en la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA) en cada set y sub-set, y diferenciando entre sexos.

	Muestra completa	Hombres	Mujeres
Línea base			
BA-IDE (°)	6 ± 2.12	5.93 ± 2.09	6.08 ± 2.21
BA-RMSE (cm)	0.83 ± 0.08	0.83 ± 0.06	0.83 ± 0.09
BA-MT (ms)	160.20 ± 19.58	158.53 ± 23.60	162.05 ± 14.31
BA-TD (cm)	6.64 ± 0.63	6.66 ± 0.65	6.62 ± 0.63
BA-RT (ms)	344.70 ± 32.31	344.45 ± 30.35	344.98 ± 35.24
Adaptación			
AD-IDE-RL	-15.54 ± 17.19	-16.30 ± 15.23	-14.69 ± 19.57
AD-RMSE-RL	-0.95 ± 1.11	-1.07 ± 1.05	-0.83 ± 1.19
Adaptación 1			
AD1-IDE (°)	29.76 ± 9.53	30.25 ± 11.37	29.21 ± 7.24
AD1-RMSE (cm)	2.08 ± 0.67	2.18 ± 0.77	1.98 ± 0.54
AD1-MT (ms)	179.33 ± 32.12	174.57 ± 32.01	184.62 ± 32.31
AD1-TD (cm)	6.47 ± 0.93	6.63 ± 0.92	6.29 ± 0.94
AD1-RT (ms)	366.92 ± 59.90	376.21 ± 57.85	356.59 ± 62.08
Adaptación 2			
AD2-IDE (°)	15.17 ± 6.50	15.06 ± 7.43	15.30 ± 5.50
AD2-RMSE (cm)	1.21 ± 0.29	1.20 ± 0.25	1.22 ± 0.33
AD2-MT (ms)	188.04 ± 30.15	187.61 ± 32.29	188.50 ± 28.50
AD2-TD (cm)	6.46 ± 0.86	6.56 ± 0.83	6.35 ± 0.90
AD2-RT (ms)	353.74 ± 48.16	351.12 ± 45.66	356.65 ± 51.98
Adaptación 3			
AD3-IDE (°)	12.50 ± 4.50	11.84 ± 4.46	13.23 ± 4.57
AD3-RMSE (cm)	1.08 ± 0.19	1.08 ± 0.20	1.08 ± 0.19
AD3-MT (ms)	191.56 ± 32.53	189.46 ± 31.11	193.90 ± 34.78

AD3-TD (cm)	6.47 ± 0.77	6.55 ± 0.69	6.39 ± 0.87
AD3-RT (ms)	353.83 ± 43.76	351.78 ± 39.83	356.12 ± 48.82
Retención 1h			
RT1-IDE (°)	10.82 ± 3.63	11.20 ± 4.24	10.39 ± 2.88
RT1-IDE-OffG (°)	-1.81 ± 5.13	-2.97 ± 5.28	-0.52 ± 4.79
RT1-RMSE (cm)	1.06 ± 0.19	1.07 ± 0.20	1.05 ± 0.19
RT1-RMSE-OffG (cm)	-0.21 ± 0.25	-0.23 ± 0.29	-0.18 ± 0.21
RT1-MT (ms)	177.34 ± 31.11	175.15 ± 31.92	179.77 ± 30.91
RT1-TD (cm)	6.80 ± 0.78	6.79 ± 0.81	6.81 ± 0.76
RT1-RT (ms)	354.91 ± 40.23	354.36 ± 35.98	355.53 ± 45.56
Retención 24h			
RT24-IDE (°)	11.98 ± 3.11	11.58 ± 3.31	12.41 ± 2.90
RT24-IDE-OffG (°)	-4.16 ± 4.30	-4.22 ± 3.89	-4.09 ± 4.83
RT24-RMSE (cm)	1.14 ± 0.18	1.11 ± 0.18	1.17 ± 0.18
RT24-RMSE-OffG (cm)	-0.39 ± 0.25	-0.38 ± 0.29	-0.41 ± 0.20
RT24-MT (ms)	180.41 ± 35.40	176.62 ± 31.88	184.62 ± 39.43
RT24-TD (cm)	6.78 ± 0.76	6.76 ± 0.76	6.81 ± 0.78
RT24-RT (ms)	349.31 ± 35.65	349.81 ± 31.28	348.74 ± 40.90

Promedios y desviaciones estándar en los diferentes sets, sub-sets y variables de la tarea rVMA. Abreviaciones: IDE = Initial Directional Error (Error de Dirección Inicial); RMSE = Root Mean Square Error (Raíz del Promedio de Errores al Cuadrado); MT = Movement Time (Tiempo en Movimiento); TD = Travel Distance (Distancia Recorrida); RT = Reaction Time (Tiempo de Reacción); RL = Rate of Learning (Tasa Inicial de Aprendizaje); OffG = Offline Gains (Ganancias entre sesiones); BA = Línea Base; AD = Adaptación; AD1 = primer sub-set de la adaptación; AD2 = segundo sub-set de la adaptación; AD3 = tercer sub-set de la adaptación; RT1 = set de retención al cabo de 1h; RT24 = set de retención al cabo de 24h.

Las dos variables de error (IDE y RMSE) fueron exploradas separadamente a través de los cinco sets y sub-sets (AD1, AD2, AD3, RT1, RT24) de la tarea rVMA. El ANOVA realizado con el IDE y el RMSE mostró que para ambas variables había diferencias significativas a lo largo de los sets y sub-sets. En el caso del IDE $F(4, 148) = 134.96$, $p < .001$, $\varepsilon = .45$, $\eta_p^2 = .79$, siendo mayor en AD1 y reduciéndose en los posteriores sets y sub-sets (AD1>AD2>AD3, RT1, RT24; RT24>RT1) (Tabla 5.5, Tabla 5.6 y Figura 5.1). En el caso del RMSE $F(4, 148) = 110.14$, $p < .001$, $\varepsilon = .33$, $\eta_p^2 = .75$, siendo también mayor en AD1 y reduciéndose posteriormente (AD1>AD2>AD3, RT1; RT24>RT1) (Tabla 5.5, Tabla 5.7 y Figura 5.2).

Tabla 5.6. Resultados de los análisis post-hoc del ANOVA de medidas repetidas realizado en el Error de Dirección Inicial (IDE) a través de los sets y sub-sets de la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA).

Comparaciones por parejas de los sets y sub-sets	<i>p</i>	<i>d</i> de Cohen	Intervalo de confianza 95%	
			Inferior	Superior
AD1 – AD2	< .001*	1.79	11.35	17.82
AD1 – AD3	< .001*	2.32	13.59	20.93
AD1 – RT1	< .001*	2.63	14.97	22.91
AD1 – RT24	< .001*	2.51	13.49	22.07
AD2 – AD3	.001*	0.48	0.89	4.45
AD2 – RT1	< .001*	0.83	2.06	6.65
AD2 – RT24	.01*	0.63	0.59	5.81
AD3 – RT1	.09	0.41	-0.14	3.51
AD3 – RT24	1	0.14	-1.26	2.31
RT1 – RT24	.02*	0.34	-2.21	-0.11

Abreviaciones: AD1 = primer sub-set de la adaptación; AD2 = segundo sub-set de la adaptación; AD3 = tercer sub-set de la adaptación; RT1 = set de retención al cabo de 1h; RT24 = set de retención al cabo de 24h. Estadísticamente significativo cuando $p \leq .05$. * indica que hay diferencia significativa en la comparación. La interpretación de la *d* de Cohen se rige por los siguientes criterios: efecto pequeño = 0.20 – 0.49; efecto moderado = 0.50 – 0.79; efecto grande = igual o mayor que 0.80.

Tabla 5.7. Resultados de los análisis post-hoc del ANOVA de medidas repetidas realizado en la Raíz del Promedio de Errores al Cuadrado (RMSE) a través de los sets y sub-sets de la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA).

Comparaciones por parejas de los sets y sub-sets	<i>p</i>	<i>d</i> de Cohen	Intervalo de confianza 95%	
			Inferior	Superior
AD1 – AD2	< .001*	1.69	0.65	1.10
AD1 – AD3	< .001*	2.03	0.74	1.26
AD1 – RT1	< .001*	2.06	0.76	1.28
AD1 – RT24	< .001*	1.92	0.67	1.22
AD2 – AD3	< .001*	0.51	0.05	0.20
AD2 – RT1	.001*	0.58	0.04	0.24
AD2 – RT24	.57	0.29	-0.04	0.18
AD3 – RT1	1	0.09	-0.05	0.08
AD3 – RT24	.29	0.30	-0.13	0.02
RT1 – RT24	< .001*	0.40	-0.12	-0.03

Abreviaciones: AD1 = primer sub-set de la adaptación; AD2 = segundo sub-set de la adaptación; AD3 = tercer sub-set de la adaptación; RT1 = set de retención al cabo de 1h; RT24 = set de retención al cabo de 24h. Estadísticamente significativo cuando $p \leq .05$, * indica que hay diferencia significativa en la comparación. La interpretación de la *d* de Cohen se rige por los siguientes criterios: efecto pequeño = 0.20 – 0.49; efecto moderado = 0.50 – 0.79; efecto grande = igual o mayor que 0.80.

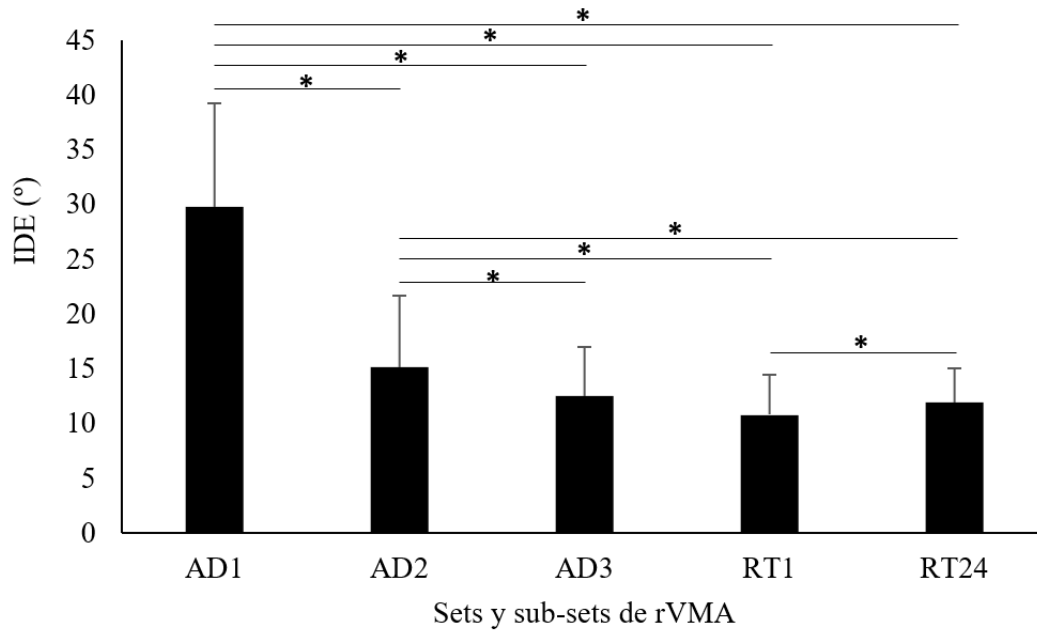


Figura 5.1. Variable IDE a través de los sets y sub-sets de la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA). Abreviaciones: IDE = Initial Directional Error (Error de Dirección Inicial); AD1 = primer sub-set de la adaptación; AD2 = segundo sub-set de la adaptación; AD3 = tercer sub-set de la adaptación; RT1 = set de retención al cabo de 1h; RT24 = set de retención al cabo de 24h.

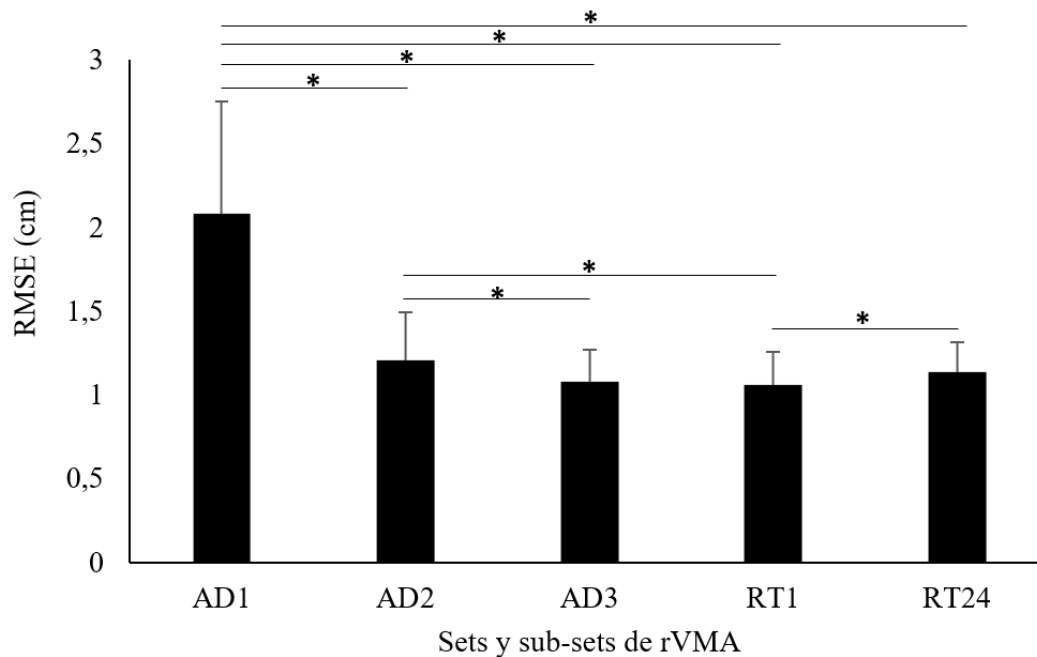


Figura 5.2. Variable RMSE a través de los sets y sub-sets de la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA). Abreviaciones: RMSE = Root Mean Square Error (Raíz del Promedio de Errores al Cuadrado); AD1 = primer sub-set de la adaptación; AD2 = segundo sub-set de la adaptación; AD3 = tercer sub-set de la adaptación; RT1 = set de retención al cabo de 1h; RT24 = set de retención al cabo de 24h.

Al comparar las dos retenciones mediante los “offline gains” de cada una de las dos variables de error, las comparaciones t -tests mostraron que para el IDE-OffG había diferencias significativas $t(37) = 3.55, p = .001, d = 0.50$, siendo mayor la consolidación en la retención al cabo de 1 h ($M = -1.81, SD = 5.13$) que a las 24 h ($M = -4.16, SD = 4.30$) (Figura 5.3). En cuanto al RMSE-OffG también había diferencias significativas $t(37) = 5.20, p < .001, d = 0.75$, siendo la consolidación mayor en la retención tras 1 h ($M = -0.21, SD = 0.25$) que al cabo de 24 h ($M = -0.39, SD = 0.25$) (Figura 5.4).

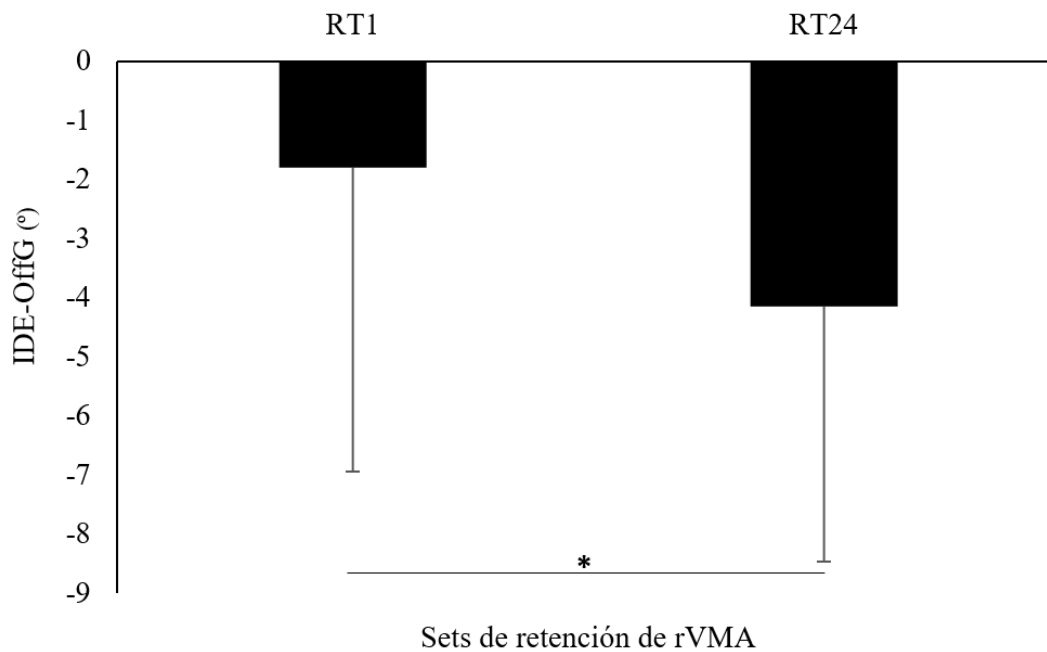


Figura 5.3. Variable IDE-OffG en los dos sets de retención de la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA). Abreviaciones: IDE-OffG = “offline gains” calculados a partir del Initial Directional Error (Error de Dirección Inicial); RT1 = set de retención al cabo de 1h; RT24 = set de retención al cabo de 24h.

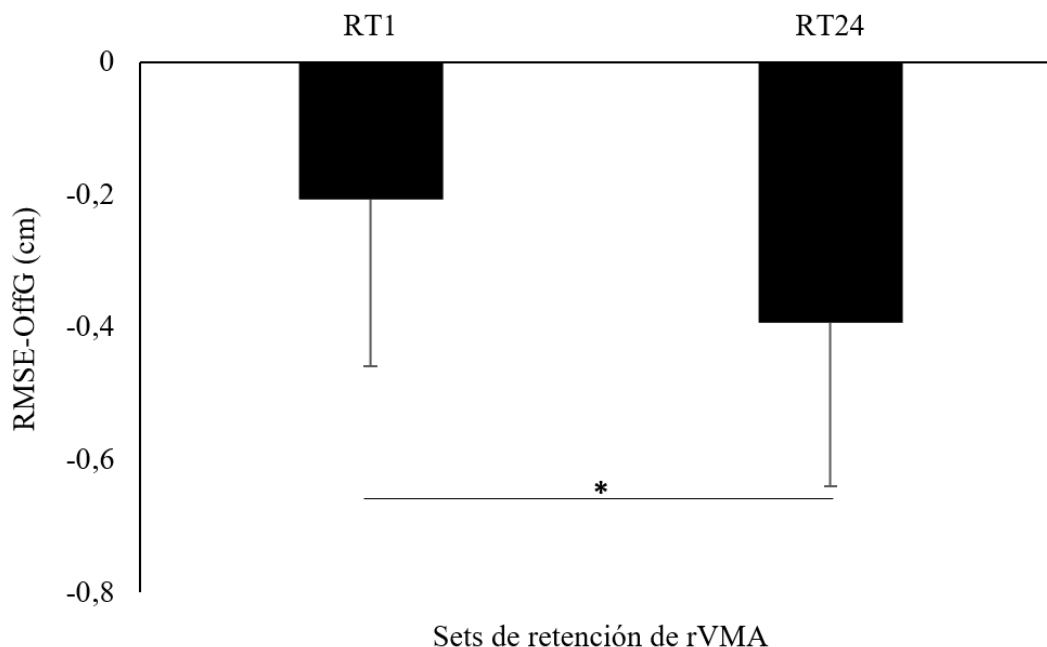


Figura 5.4. Variable RMSE-OffG en los dos sets de retención de la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA). Abreviaciones: RMSE-OffG = “offline gains” calculados a partir del Root Mean Square Error (Raíz del Promedio de Errores al Cuadrado); RT1 = set de retención al cabo de 1h; RT24 = set de retención al cabo de 24h.

Con el fin de alcanzar el objetivo de estudiar la relación entre diferentes niveles de CF y el aprendizaje motor y su consolidación, se realizaron correlaciones de Pearson entre la variable VO_{2max}/Kg y las variables IDE y RMSE a lo largo de AD1, AD2, AD3, RT1, y RT24 (Tabla 5.8). La muestra de participantes se situaba a lo largo del espectro de VO_{2max}/Kg , siendo el menor valor 30.12 y el mayor valor 60.45 (Figura 5.5). En el caso del IDE, no hubo correlaciones significativas con el VO_{2max}/Kg a través del set de adaptación, ni en los dos sets de retenciones. Lo mismo ocurría en el lugar del RMSE, no hubo correlaciones significativas con el VO_{2max}/Kg en los tres sub-sets de la adaptación, ni en los dos sets de retenciones. Por un lado, centrándonos concretamente en la adaptación, examinamos las correlaciones entre el nivel de CF (VO_{2max}/Kg) y la tasa inicial de aprendizaje del IDE (IDE-RL) y del RMSE (RMSE-RL). No hubo correlaciones significativas entre el VO_{2max}/Kg y el IDE-RL o el RMSE-RL. Por otro lado, focalizándonos en las dos retenciones, correlacionamos el nivel de CF (VO_{2max}/Kg) y las variables “offline gains” del IDE (RT1-IDE-OffG, RT24-IDE-OffG) y RMSE (RT1-RMSE-OffG, RT24-RMSE-OffG). No hubo correlaciones significativas entre el VO_{2max}/Kg y el IDE-OffG o el RMSE-OffG, ni en RT1, ni en RT24.

Tabla 5.8. Resultados de las correlaciones de Pearson.

	VO _{2max} /Kg		
	<i>r</i>	<i>p</i>	N
AD			
IDE-RL	-.09	.59	38
RMSE-RL	-.13	.43	38
AD1			
IDE (°)	.06	.70	38
RMSE (cm)	-.06	.71	38
AD2			
IDE (°)	.21	.20	38
RMSE (cm)	-.01	.96	38
AD3			
IDE (°)	.18	.29	38
RMSE (cm)	.10	.56	38
RT1			
IDE (°)	.03	.86	38
IDE-OffG (°)	.07	.69	38
RMSE (cm)	-.05	.76	38
RMSE-OffG (cm)	.17	.31	38
RT24			
IDE (°)	-.04	.79	38
IDE-OffG (°)	.10	.54	38
RMSE (cm)	-.02	.88	38
RMSE-OffG (cm)	.03	.85	38

Valores *r*, *p* y N de las correlaciones de Pearson realizadas entre la variable del nivel de forma física cardiovascular (CF) y las variables de error y sus respectivas variables de tasa de aprendizaje y “offline gains” a través de los sets y sub-sets de la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA). Abreviaciones: VO_{2max}/Kg = consumo máximo de oxígeno relativo al peso; IDE = Initial Directional Error (Error de Dirección Inicial); IDE-RL = tasa inicial de aprendizaje calculada a partir del IDE; IDE-OffG = “offline gains” calculado a partir del IDE; RMSE = Root Mean Square Error (Raíz del Promedio de Errores al Cuadrado); RMSE-RL = tasa inicial de aprendizaje calculada a partir del RMSE; RMSE-OffG = “offline gains” calculado a partir del RMSE; AD1 = primer sub-set de la adaptación; AD2 = segundo sub-set de la adaptación; AD3 = tercer sub-set de la adaptación; RT1 = set de retención al cabo de 1h; RT24 = set de retención al cabo de 24h. Estadísticamente significativo cuando $p \leq .05$, * indica que la correlación es significativa. La interpretación de *r* se rige por los siguientes criterios: correlación nula = 0; correlación débil = más de 0 – .04 o menor que 0 – -.04; correlación moderada = .04 – .08 o -.04 – -.08; correlación fuerte = 0.8 – 1 o -.08 – -1.

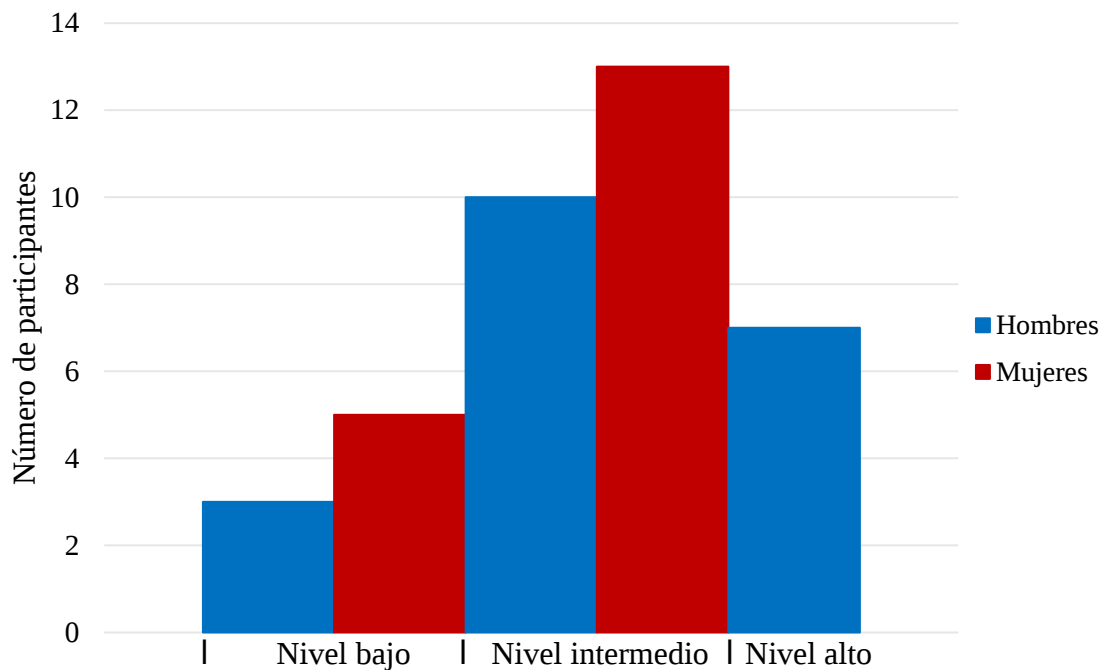


Figura 5.5. Distribución de los participantes conforme a su VO_{2max}/Kg .

Nota: Los rangos para los niveles de forma física cardiovascular (CF) están seleccionados de acuerdo con el criterio de 1 *SD* (siendo $M = 46.10$, $SD = 8.13$): Nivel bajo = por debajo de 1 *SD* por debajo de la media (por debajo de 37.98); Nivel intermedio = dentro de 1 *SD* por debajo y por encima de la media (37.98 – 54.23); Nivel alto = por encima de 1 *SD* por encima de la media (por encima de 54.23).

Para comprobar si pudiera haber diferencias de sexo que significaran ser un factor influyente en la relación entre el nivel de CF y el aprendizaje motor y su consolidación, los análisis estadísticos fueron realizados diferenciando entre sexos. Las comparaciones sobre las características demográficas de los dos grupos se muestran en la Tabla 5.9. Señalar que había diferencias significativas en el VO_{2max}/Kg entre hombres y mujeres, $t(36) = 2.92$, $p = .01$, $d = 0.95$, siendo más alto en el grupo de hombres ($M = 49.44$, $SD = 7.97$) que en el de las mujeres ($M = 42.40$, $SD = 6.71$). Por otro lado, los ANOVAs realizados con las dos variables de error por separado a través de los cinco sets y sub-sets de la tarea rVMA, mostró que en el caso del IDE el efecto principal de sexo no fue significativo, $F(1, 36) = 0.006$, $p = .94$, $\eta_p^2 = .00$. Tampoco fue significativa la interacción de sexo x sets, $F(4, 144) = 0.59$, $p = .54$, $\varepsilon = .44$, $\eta_p^2 = .02$. En cuanto al RMSE, el efecto principal de sexo no fue significativo, $F(1, 36) = 0.10$, $p = .75$, $\eta_p^2 = .003$. Ni fue significativa la interacción de sexo y sets, $F(4, 144) = 1.42$, $p = .25$, $\varepsilon = .33$, $\eta_p^2 = .04$. Cuando las dos retenciones fueron comparadas a través de los “offline gains” del IDE o el RMSE, el ANOVA indicó que para

el IDE-OffG el efecto principal de sexo no fue significativo $F(1, 36) = 0.86, p = .36, \eta_p^2 = .02$. Y la interacción sexo x retenciones tampoco lo fue, $F(1, 36) = 3.26, p = .08, \eta_p^2 = .08$. Para el RMSE-OffG, el efecto principal de sexo tampoco fue significativo $F(1, 36) = 0.02, p = .89, \eta_p^2 = .001$. Y la interacción sexo x retenciones tampoco lo fue, $F(1, 36) = 0.99, p = .33, \eta_p^2 = .03$.

Tabla 5.9. Características demográficas de los dos grupos de participantes formados conforme al sexo.

	Hombres	Mujeres	t-test
N	20	18	-
Edad (años)	23.05 $\pm$ 2.93	23.06 $\pm$ 3.42	$t(36) = -0.01, p = .1, d = 0$
Estatura (cm)	175.70 $\pm$ 5.89	163.11 $\pm$ 5.76	$t(36) = 6.65, p < .001, d = 0.22^*$
Masa corporal (kg)	75.63 $\pm$ 8.48	61.86 $\pm$ 10.90	$t(36) = 4.37, p < .001, d = 1.41^*$
BMI (kg/m ²)	24.49 $\pm$ 2.63	23.24 $\pm$ 3.49	$t(36) = 1.26, p = .22, d = 0.41$
TONI-4-IQ	106.60 $\pm$ 9.68	103.17 $\pm$ 10	$t(36) = 1.08, p = .29, d = 0.03$
VO _{2max} /Kg	49.44 $\pm$ 7.97	42.40 $\pm$ 6.71	$t(36) = 2.92, p = .01, d = 0.95^*$

Promedios y desviaciones estándar de las características de los participantes. Abreviaciones: BMI = Índice de Masa Corporal (Body Mass Index); TONI-4-IQ = Test de Inteligencia No verbal-versión 4-Cociente Intelectual (Test of Nonverbal Intelligence-version 4-Intellectual Quotient); VO_{2max}/Kg = consumo máximo de oxígeno relativo al peso. Estadísticamente significativo cuando $p \leq .05$, * indica que hay diferencias significativas.

Los dos grupos de sexo fueron analizados por separado para explorar a través de correlaciones de Pearson la relación entre diferentes niveles de CF y el aprendizaje motor y su consolidación. En el grupo de los hombres (Tabla 5.10) no hubo correlaciones significativas entre VO_{2max}/Kg y IDE o RMSE, a lo largo de AD1, AD2, AD3, RT1, y RT24. Al fijarnos en la adaptación, a través de la tasa inicial de aprendizaje, tampoco hubo correlaciones significativas entre VO_{2max}/Kg y IDE-RL o RMSE-RL. Mirando las dos retenciones, ninguna de las correlaciones entre VO_{2max}/Kg y RT1-IDE-OffG, RT24-IDE-OffG, RT1-RMSE-OffG o RT24-RMSE-OffG fueron significativas. En el grupo de las mujeres (Tabla 5.10) sí que hubo correlaciones significativas y positivas entre VO_{2max}/Kg y IDE a lo largo del set de adaptación, $r_{(16)} = .51, p = .03$ en AD1, $r_{(16)} = .57, p = .02$ en AD2, $r_{(16)} = .56, p = .02$ en AD3, pero no hubo significancia en RT1 y RT24. No ocurrió lo mismo en las correlaciones entre VO_{2max}/Kg y RMSE, donde no se halló ninguna correlación. Centrándonos en la adaptación, a través de la tasa de aprendizaje inicial, las

correlaciones entre VO_{2max}/Kg y IDE-RL o RMSE-RL no resultaron en significancia. Igualmente, observando las dos retenciones, mediante los “offline gains”, las correlaciones ejecutadas entre VO_{2max}/Kg y RT1-IDE-OffG, RT24-IDE-OffG, RT1-RMSE-OffG o RT24-RMSE-OffG no resultaron ser significativas.

Tabla 5.10. Resultados de las correlaciones de Pearson en el grupo de hombres y grupo de mujeres.

	Hombres			Mujeres		
	VO _{2max} /Kg			VO _{2max} /Kg		
	<i>r</i>	<i>p</i>	N	<i>r</i>	<i>p</i>	N
AD						
IDE-RL	.01	.98	20	-.17	.51	18
RMSE-RL	-.13	.59	20	-.06	.82	18
AD1						
IDE (°)	-.18	.46	20	.51	.03*	18
RMSE (cm)	-.27	.25	20	.09	.72	18
AD2						
IDE (°)	.07	.78	20	.57	.02*	18
RMSE (cm)	-.16	.51	20	.17	.50	18
AD3						
IDE (°)	.06	.81	20	.56	.02*	18
RMSE (cm)	-.06	.81	20	.32	.20	18
RT1						
IDE (°)	-.20	.39	20	.33	.19	18
IDE-OffG (°)	.27	.26	20	.10	.70	18
RMSE (cm)	-.21	.38	20	.10	.70	18
RMSE-OffG (cm)	.29	.21	20	.13	.60	18
RT24						
IDE (°)	-.10	.68	20	.19	.45	18
IDE-OffG (°)	.12	.62	20	.13	.61	18
RMSE (cm)	-.00	.99	20	.11	.66	18
RMSE-OffG (cm)	-.05	.85	20	.12	.63	18

Valores *r*, *p* y N de las correlaciones de Pearson realizadas entre la variable del nivel de forma física cardiovascular (CF) y las variables de error y sus respectivas variables de tasa de aprendizaje y “offline gains” a través de los sets y sub-sets de la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA). Abreviaciones: VO_{2max}/Kg = consumo máximo de oxígeno relativo al peso; IDE = Initial Directional Error (Error de Dirección Inicial); IDE-RL = tasa inicial de aprendizaje calculada a partir del IDE; IDE-OffG = “offline gains” calculado a partir del IDE; RMSE = Root Mean Square Error (Raíz del Promedio de Errores al Cuadrado); RMSE-RL = tasa inicial de aprendizaje calculada a partir del RMSE; RMSE-OffG = “offline gains” calculado a partir del RMSE; AD1 = primer sub-set de la adaptación; AD2 = segundo sub-set de la adaptación; AD3 = tercer sub-set de la adaptación; RT1 = set de retención al cabo de 1h; RT24 = set de retención al cabo de 24h. Estadísticamente significativo cuando $p \leq .05$, * indica que la correlación es significativa. La interpretación de *r* se rige por los siguientes criterios: correlación nula = 0; correlación débil = más de 0 – .04 o menor que 0 – -.04; correlación moderada = .04 – .08 o -.04 – -.08; correlación fuerte = 0.8 – 1 o -.08 – -1.

5.2.2. Ejecución comportamental, forma física cardiovascular y actividad cerebral

Los valores de las variables descriptivas pueden encontrarse en la tabla 5.11.

Tabla 5.11. Valores descriptivos de la ejecución en la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA) en cada set y sub-set, y diferenciando entre niveles de forma física cardiovascular.

	Muestra completa	Alta forma física cardiovascular	Baja forma física cardiovascular
Línea base			
BA-IDE (°)	5.75 ± 2.24	5.48 ± 2.04	6.01 ± 2.63
BA-RMSE (cm)	0.81 ± 0.07	0.83 ± 0.05	0.78 ± 0.08
BA-MT (ms)	156.47 ± 24.11	161.54 ± 24.94	151.41 ± 24.94
BA-TD (cm)	6.49 ± 0.84	6.60 ± 0.88	6.39 ± 0.89
BA-RT (ms)	346.62 ± 36.04	341.70 ± 35.12	351.53 ± 40.35
Adaptación			
AD-IDE-RL	-7.19 ± 5.70	-5.16 ± 5.67	-9.23 ± 5.53
AD-RMSE-RL	-1.04 ± 1.10	-1.36 ± 1.50	-0.72 ± 0.44
Adaptación 1			
AD1-IDE (°)	31.96 ± 11.71	35.72 ± 15.99	28.20 ± 4.19
AD1-RMSE (cm)	1.92 ± 0.63	1.88 ± 0.61	1.97 ± 0.72
AD1-MT (ms)	191.86 ± 45.33	197.69 ± 39.47	186.03 ± 54.58
AD1-TD (cm)	6.09 ± 1.12	5.87 ± 1.18	6.31 ± 1.16
AD1-RT (ms)	370.27 ± 87.29	337.08 ± 93.39	403.47 ± 75.28
Adaptación 2			
AD2-IDE (°)	18.37 ± 9.21	20.58 ± 12.48	16.15 ± 4.80
AD2-RMSE (cm)	1.23 ± 0.39	1.20 ± 0.34	1.25 ± 0.48
AD2-MT (ms)	195.94 ± 42.42	206.51 ± 35.58	185.37 ± 50.04
AD2-TD (cm)	6.10 ± 1.07	5.85 ± 1.12	6.35 ± 1.08
AD2-RT (ms)	355.43 ± 63.83	325.07 ± 66.61	385.79 ± 49.27
Adaptación 3			
AD3-IDE (°)	14.14 ± 5.19	15.71 ± 6.33	12.56 ± 3.79
AD3-RMSE (cm)	1.08 ± 0.22	1.09 ± 0.25	1.06 ± 0.23

AD3-MT (ms)	202.95 ± 47.64	218.04 ± 46.98	187.85 ± 48.27
AD3-TD (cm)	6.15 ± 0.75	5.91 ± 0.85	6.39 ± 0.63
AD3-RT (ms)	357.82 ± 57.23	327.83 ± 41.96	387.80 ± 57.98
Retención 1h			
RT1-IDE (°)	12.08 ± 4.59	12.27 ± 5.13	11.89 ± 4.58
RT1-IDE-OffG (°)	-2.91 ± 6.02	-2.48 ± 6.24	-3.33 ± 6.49
RT1-RMSE (cm)	1.01 ± 0.15	0.96 ± 0.17	1.05 ± 0.14
RT1-RMSE-OffG (cm)	-0.17 ± 0.21	-0.10 ± 0.07	-0.24 ± 0.29
RT1-MT (ms)	184.78 ± 40.76	196.88 ± 35.02	172.68 ± 46.32
RT1-TD (cm)	6.41 ± 0.81	6.07 ± 0.91	6.75 ± 0.59
RT1-RT (ms)	353.96 ± 43.45	348.31 ± 47.36	359.60 ± 43.88
Retención 24h			
RT24-IDE (°)	13.51 ± 4.04	13.17 ± 4.27	13.86 ± 4.27
RT24-IDE-OffG (°)	-3.26 ± 3.55	-1.54 ± 3.36	-4.98 ± 3.12
RT24-RMSE (cm)	1.07 ± 0.14	1.02 ± 0.12	1.11 ± 0.15
RT24-RMSE-OffG (cm)	-0.27 ± 0.22	-0.19 ± 0.19	-0.34 ± 0.24
RT24-MT (ms)	193.45 ± 37.54	204.75 ± 19.34	182.15 ± 49.77
RT24-TD (cm)	6.43 ± 0.89	6.03 ± 0.91	6.83 ± 0.75
RT24-RT (ms)	343.09 ± 35.39	332.95 ± 34.72	353.23 ± 36.82

Promedios y desviaciones estándar en los diferentes sets, sub-sets y variables de la tarea rVMA. Abreviaciones: IDE = Initial Directional Error (Error de Dirección Inicial); RMSE = Root Mean Square Error (Raíz del Promedio de Errores al Cuadrado); MT = Movement Time (Tiempo en Movimiento); TD = Travel Distance (Distancia Recorrida); RT = Reaction Time (Tiempo de Reacción); RL = Rate of Learning (Tasa Inicial de Aprendizaje); OffG = Offline Gains (Ganancias entre sesiones); BA = Línea Base; AD = Adaptación; AD1 = primer sub-set de la adaptación; AD2 = segundo sub-set de la adaptación; AD3 = tercer sub-set de la adaptación; RT1 = set de retención al cabo de 1h; RT24 = set de retención al cabo de 24h.

Para alcanzar el objetivo de observar la relación entre diferentes niveles de CF, el aprendizaje motor y su consolidación, y la actividad del PFC derecho subyacente, la posible influencia del nivel de CF fue inspeccionada cualitativamente a través de las gráficas construidas a partir del promedio de una submuestra de 10 participantes y a través de las épocas (Figura 5.6). Dicha submuestra se dividía en los 5 participantes con mejor nivel de CF y los 5 con peor nivel de CF. Tanto en el caso del IDE como del RMSE, no se observaron patrones diferentes entre los dos subgrupos definidos, sin embargo, el $[\Delta O_2Hb]$ sí que nos enseñó dinámicas diferentes e incluso opuestas entre los subgrupos a través del

set de adaptación y en las retenciones. En AD1, y mirando las variables comportamentales, ambos grupos comenzaron con una rápida reducción, la cual se mitigó después de cinco-seis épocas (40-48 ensayos) y continuó reduciéndose de forma más paulatina hasta el final de este sub-set. En el caso de $[\Delta O_2Hb]$, mientras que las personas con alta forma física cardiovascular aumentaron bruscamente la concentración durante el inicio de AD1, donde se ve notoriamente un pico positivo de concentración, y después disminuyeron la concentración de hemoglobina con la misma magnitud y rapidez con la que la aumentaron; las personas con baja forma física mostraron una dinámica más liviana y opuesta, la concentración de hemoglobina comenzó disminuyendo, alcanzando un pico negativo a mitad del sub-set, para luego continuar en aumento progresivo hacia valores positivos. En los siguientes sub-sets de la adaptación (AD2 y AD3), se aprecia como se siguió produciendo decremento del error de forma moderada, llegando a estabilizarse en AD3 y permanecer prácticamente constante. Sí que se observa, en el caso del IDE, que los participantes en alta forma tuvieron mayores grados de error durante el set de adaptación que los participantes en baja forma física cardiovascular. En el caso de $[\Delta O_2Hb]$, en la primera mitad de AD2 se ve que aquellos en alta forma continuaron con la rápida disminución de la concentración de hemoglobina, llegando a estabilizarse y permanecer en valores muy cercanos a 0 en la segunda mitad; los participantes en baja forma continuaron paulatinamente el aumento de concentración durante este sub-set. Lo mismo se observa en AD3, mientras que los participantes en alta forma continuaron su patrón de reducción progresiva de la concentración de hemoglobina, llegando a situarse en este sub-set en valores negativos, aquellos en baja forma continuaron aumentando ligeramente la concentración o manteniéndola estable, pero no reduciéndola. En las dos retenciones (RT1 y RT24) se puede ver que tanto el IDE como el RMSE disminuyeron sus valores de error rápidamente desde la primera época a la segunda época, sobre todo en RT24, situándose a continuación en valores de error bajos que perseveraron durante los ensayos posteriores de cada sub-set. Con respecto a $[\Delta O_2Hb]$, en RT1 observamos que los participantes con alta forma comenzaron con una concentración de hemoglobina ligeramente por encima de 0, y tras la primera época (8 ensayos) continuó disminuyendo. Aunque a los 40 ensayos hubo un repunte de concentración de hemoglobina, tras ese momento volvió a seguir el curso de disminución de manera progresiva y veloz, llegando a valores muy por debajo de 0, incluso

mayores que al final de la adaptación. Pero en los participantes con baja forma física, $[\Delta O_2Hb]$ fue fluctuando positiva y negativamente, manteniendo sus valores rondando el 0. Por último, en RT24 las personas con alta forma comenzaron con un leve aumento de concentración de hemoglobina y después, tras tres épocas (24 ensayos), la concentración disminuyó abruptamente, alcanzando valores muy por debajo de 0, los más bajos de todos los sets. Por el contrario, en las personas con baja forma se vuelve a ver la fluctuación positiva y negativa a lo largo del sub-set, orbitando el valor de 0.

Por último, también observamos si tenían lugar cambios fisiológicos sistémicos en cada uno de los subgrupos de CF, a lo largo de los sets y sub-sets. En el subgrupo de alto nivel de CF inferimos la posible ocurrencia de cambios fisiológicos sistémicos durante RT1, en cambio, en el subgrupo de bajo nivel de CF también se infiere la existencia de cambios fisiológicos sistémicos, pero en este caso durante el set de adaptación.

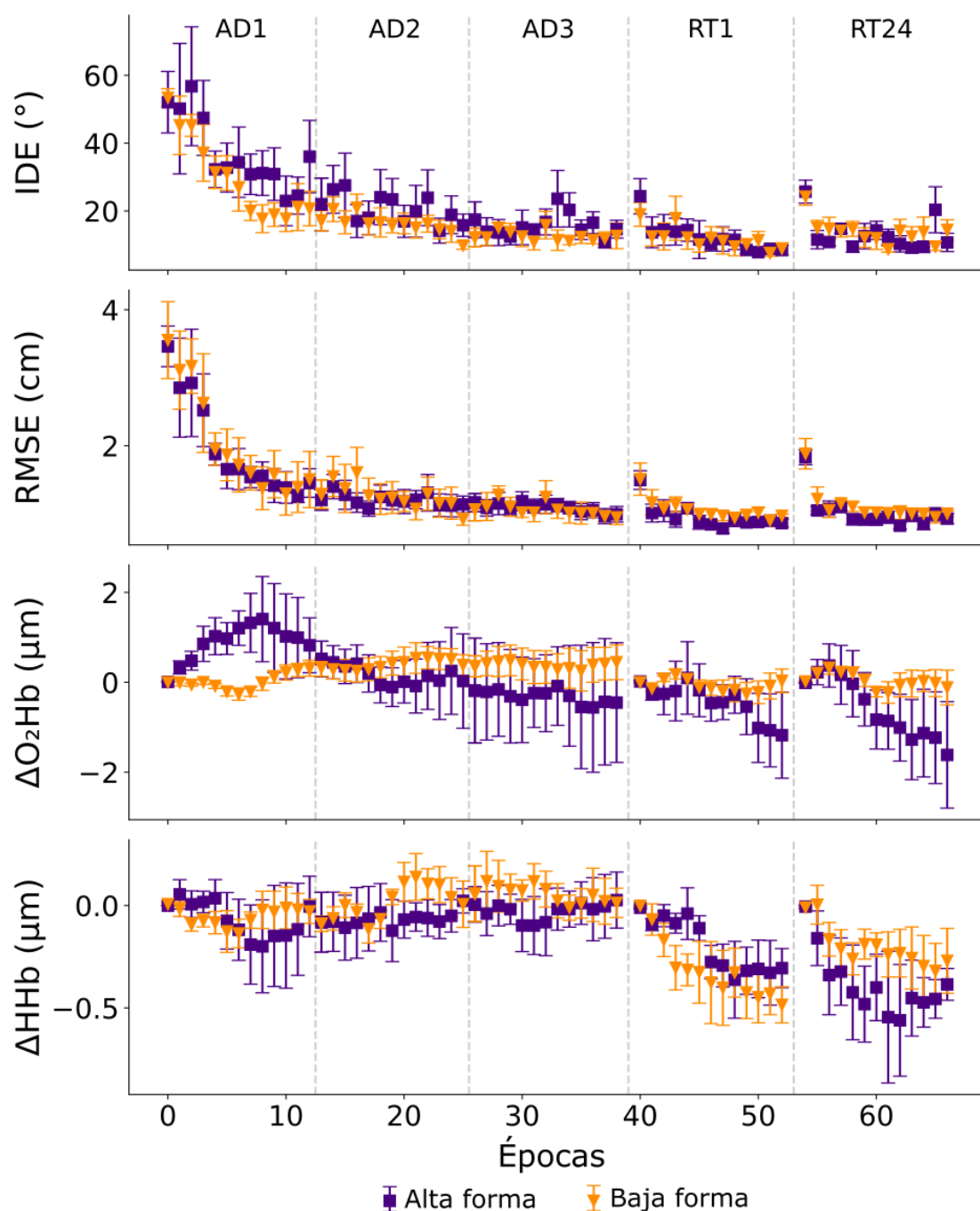


Figura 5.6. Gráficas de la ejecución comportamental y actividad del córtex prefrontal (PFC) derecho de los participantes en alta forma física cardiovascular (cuadrados morados) y en baja forma física cardiovascular (triángulos naranjas). La ejecución comportamental se representa con las variables de error IDE = Initial Directional Error (Error de Dirección Inicial) y RMSE = Root Mean Square Error (Raíz del Promedio de Errores al Cuadrado), y la actividad del PFC se representa con las variables de hemodinámica [ΔO_2Hb] = cambio de concentración de hemoglobina oxigenada y [ΔHHb] = cambio de concentración de hemoglobina desoxigenada. Para cada variable se representan las épocas (conjunto de ocho ensayos) y sus errores estándar, a través de los sets y sub-sets de la tarea rVMA. AD1 = primer sub-set de la adaptación; AD2 = segundo sub-set de la adaptación; AD3 = tercer sub-set de la adaptación; RT1 = set de retención al cabo de 1h; RT24 = set de retención al cabo de 24h.

5.3. Discusión

En este capítulo nos encontramos con dos propósitos principales. (1) evaluar la relación entre el nivel de CF y el aprendizaje motor, y también entre el nivel de CF y la consolidación de ese aprendizaje, usando para ello la tarea de Adaptación Visomotora Rotacional (rVMA). De forma secundaria y complementaria, también se exploró este objetivo diferenciando entre sexos. Los hallazgos más llamativos fueron la inexistente relación entre el nivel de CF y el aprendizaje y consolidación de la tarea rVMA, además de la relación existente de estos factores en el grupo de las mujeres. (2) Estudiar el impacto que diferentes niveles de CF podían tener en la ejecución comportamental de la tarea rVMA y en los cambios hemodinámicos subyacentes en el PFC derecho durante la adaptación y las retenciones. Los resultados más relevantes fueron las diferentes dinámicas de actividad del PFC identificadas en cada subgrupo conforme se reducía el error, sobre todo durante la adaptación.

5.3.1. Relevancia del nivel de forma física cardiovascular en el aprendizaje motor y su consolidación

Antes de nada, miramos la evolución del error a lo largo de los cinco sets y sub-sets de la tarea rVMA, independientemente del nivel de CF, y vimos que tanto en el IDE como en el RMSE se iba produciendo una reducción del error a medida que avanzaba el periodo de aprendizaje o set de adaptación. Esta disminución del error era más notable aún en los sets de retenciones, aunque el resultado de la ejecución en las dos retenciones era semejante al de la ejecución al final del set de adaptación. En la retención al cabo de 1 h fue cuando encontramos la mejor ejecución en la tarea, es decir, al cabo de 1 h encontramos mejor consolidación en memoria de lo previamente aprendido que al cabo de 24 h. Este hallazgo sobre el mejor momento de la consolidación fue reafirmado cuando comparamos las dos retenciones a través de los “offline gains” pertenecientes al IDE y RMSE, puesto que con los “offline gains” se mide la consolidación tras un periodo de no práctica y reflejan un cambio en la habilidad motora entre sesiones (Brown & Robertson, 2007; Ostadan et al., 2016; Press et al., 2005). En los dos casos no encontramos que al inicio de las retenciones hubiera una mejora de la ejecución con respecto a la adaptación, pero el leve

empobrecimiento de la ejecución que encontramos al comienzo de las retenciones era más liviano al cabo de 1 h que de 24 h.

Este decremento del error, es decir, mejora de la ejecución conforme se avanzaba en el set de adaptación de una tarea sensoriomotora, es lo usual en un proceso de aprendizaje motor en el marco de los paradigmas de adaptación. La introducción de una perturbación externa, tal como la rotación de -60° , suponía tener que ajustar el modelo interno para crear un nuevo mapa visomotor. Al inicio del set, el modelo interno inherente no se ajustaba a las demandas de la tarea en ejecución, pero conforme se iban realizando ensayos o intentos se iba refinando el movimiento del cursor, acercándose cada vez más al objetivo. Puesto que el IDE es una medida obtenida antes de que el feedback visual esté disponible y, por tanto, refleja planificación motora, podemos deducir que los participantes ya habían planificado el movimiento antes del comienzo de cada ensayo. Estrategia que refleja la aplicación del nuevo modelo interno (Wolpert, Ghahramani, & Jordan, 1995). Tras obtener el feedback visual, este también fue usado para corregir la trayectoria, de acuerdo con los resultados del RMSE. Por tanto, el aprendizaje o adaptación visomotora tuvo lugar mediante la evaluación del error en cada ensayo a través de la comparación de las consecuencias prefijadas del movimiento y las consecuencias reales percibidas (Miall & Wolpert, 1996; Ramnani, 2006; Schmidt & Lee, 2011; Shadmehr et al., 2010). Una vez formado el nuevo modelo interno, transcurrido un tiempo desde el momento del aprendizaje, este se estabiliza y se mantiene en la memoria, proceso que se conoce como consolidación (Krakauer & Shadmehr, 2006). Dependiendo del proceso de consolidación, el aprendizaje adquirido puede ser más volátil y permanecer únicamente en la memoria a corto plazo o, por el contrario, ser más permanente o estable y formar parte de la memoria a largo plazo (Krakauer & Shadmehr, 2006). En nuestro caso, vemos una buena consolidación al cabo de 1 h, que se va disipando tras este momento, puesto que el test de retención a las 24 h nos mostró peores resultados. Con esto, podríamos concluir que los participantes de nuestro estudio aprendieron y consolidaron la tarea motora, pero la memoria formada no era lo suficientemente robusta como para perdurar a largo plazo. De hecho, a través de los “offline gains” se ve que la ejecución en la tarea empeora al cabo de las 24h, aunque luego, a través de los ensayos vuelva a mejorar, como se puede intuir por el resultado promedio en esta retención. Si acaso esto fuera el

inicio de una tendencia a empeorar, otros tests de retención más tardíos serían necesarios para comprobarlo.

Centrándonos en el propósito principal, exploramos si había relación entre el nivel de CF y el aprendizaje motor y su consolidación, mediante las correlaciones entre la variable VO_{2max}/Kg y las variables de error (IDE y RMSE), a lo largo de los sets y sub-sets de nuestra tarea de adaptación visomotora. Ninguna de estas relaciones resultó en significancia cuando se observó la muestra en su conjunto y sin distinguir por sexo (criterio de sexo asignado al nacer). Igualmente, tampoco resultaron significativas las correlaciones entre el VO_{2max}/Kg y RL del IDE y RMSE, ni VO_{2max}/Kg y OffG del IDE y RMSE en las dos retenciones. La extensa literatura científica, expuesta en el capítulo de introducción, avala los beneficios que el ejercicio, ya sea agudo o crónico, tiene en diferentes procesos cognitivos en general y en el área del control motor en particular. Y, por tanto, el estado de forma física cardiovascular podría ser un determinante de la estructura y funcionalidad cerebral (Cirillo et al., 2009; Taubert et al., 2015), siendo aquellos con un alto nivel de CF los que más y mejor se benefician del buen estado y salud cerebral que el ejercicio y actividad física proporcionan (Lulic et al., 2017; Salzman et al., 2022). A pesar de ello, la literatura más reciente apunta a que el nivel de CF en sí mismo no tiene ninguna influencia en la ejecución y aprendizaje motor (Hung et al., 2021). Al igual que en Hung et al. (2021), los participantes de nuestro estudio mejoraron su ejecución, pero sin haber influencia del nivel de CF, ni durante el set de adaptación, en la tasa de aprendizaje inicial, durante las retenciones, ni en el cambio en la habilidad motora entre las sesiones.

Durante una sesión de ejercicio aeróbico con cierto nivel de intensidad, es decir, ejercicio con el que puedas alcanzar la extenuación, se va liberando lactato gradualmente. Concentraciones altas de lactato tras una sesión de ejercicio se han asociado a un mejor desempeño motor (Skriver et al., 2014), debido a la regulación que el lactato puede ejercer en la supervivencia de neuronas, mielinación axonal y la liberación de factores de crecimiento tales como BDNF, IGF-1 y VEGF, involucrados en la plasticidad cerebral y procesos de aprendizaje y memoria (Cotman et al., 2007; El-Sayes et al., 2019; Feter et al., 2019; Roberta et al., 2020; Taubert et al., 2015; Voss et al., 2013). Aunque la relación exacta y los mecanismos involucrados en esta regulación entre los niveles de lactato y la

supervivencia de neuronas, mielinización y liberación de factores de crecimiento aún se desconoce. En el caso de las personas con un alto nivel de CF, el umbral de lactato es más alto que en el caso de aquellas personas en baja forma cardiovascular. De esta manera, las personas en alta forma aguantan tiempos e intensidades de ejercicio mayores y utilizan el lactato acumulado de forma más eficiente, pero cuando están en reposo sus niveles de lactato son los mismos que los de las personas con una forma física más inferior (Kenney, Wilmore & Costill, 2014). Por tanto, aunque las personas que practican ejercicio de forma regular utilizan el lactato de forma más eficaz, y con ello puedan promover mayor liberación de factores de crecimiento y mejora de su estado cerebral, podría ser que en estado de reposo esas diferencias en la funcionalidad cerebral que puede haber entre personas que suelen practicar ejercicio y personas que no, no se da, o al menos esa mejor salud cerebral no influye a la hora de aprender una tarea motora compleja. De hecho, Currie et al. (2009) demostraron por primera vez que los niveles de BDNF en estado de reposo son menores en los individuos físicamente activos, que tienen mayor nivel de desprendimiento de energía. También, podría ser que las diferencias entre personas con diferente nivel de CF no fueran captadas a nivel comportamental (Seidel et al., 2017), por lo que habría que explorar si la funcionalidad cerebral es reactiva a los diferentes niveles de CF.

Al atender al factor sexo, partiendo únicamente de las diferencias de sexo basales en el campo del control motor, en nuestro estudio comparamos el aprendizaje de hombres y mujeres durante un set de adaptación y dos sets de retención mediante un ANOVA de medidas repetidas para cada variable de error. Exploramos también la consolidación en memoria mediante la comparación de los “off-line gains” a través del ANOVA de medidas repetidas para el IDE y RMSE. Al igual que en Moreno-Briseño et al. (2010), en nuestro estudio no se presentan diferencias de sexo en la reducción del error durante la adaptación. Adicionalmente, cuando en nuestro estudio evaluamos la consolidación, vemos que tampoco existían diferencias de sexo.

Una vez vistas las inexistentes diferencias de sexo en el aprendizaje y consolidación visomotoras, exploramos el impacto del nivel de CF en cada uno de los dos grupos. A priori, siguiendo la explicación previa, no debería haber diferencias en la ejecución entre hombres y mujeres, puesto que los niveles de lactato en estado de reposo no varían. No

obstante, los análisis exploratorios diferenciando entre sexos indican que en el grupo de hombres no había correlaciones significativas entre el nivel de CF y la reducción del error a lo largo de la adaptación, ni en los sets de retención, tampoco entre el nivel de CF y la tasa inicial de aprendizaje o el cambio en la habilidad motora entre sesiones. Pero en el grupo de mujeres sí encontramos relación entre el nivel de CF y la reducción del error, medido a través del IDE, durante el set de adaptación. Sorprendentemente, esta relación iba en dirección opuesta a lo que se podría esperar, de acuerdo con la literatura que avala los beneficios que una vida físicamente activa y que una buena forma física cardiovascular puede suponer para el estado cognitivo. Nuestros resultados señalaron que cuanto mejor estado de forma tenía el grupo de mujeres, peor era su reducción del error durante la adaptación.

Una explicación a estas diferencias encontradas entre sexos es que nuestros participantes presentaban diferencia significativa entre hombres y mujeres en cuanto al nivel de CF. Sin embargo, se debe tener en cuenta que las mejoras en VO_{2max}/Kg no están necesariamente asociadas a una mejora del umbral de lactato, existiendo diferencias individuales que podrían depender de los protocolos de entrenamiento (Bonafiglia et al., 2016). El estado de forma cardiovascular explica solamente una pequeña parte de la varianza en las variables cognitivas, otros factores podrían mediar la relación entre el ejercicio y las funciones cognitivas, puesto que diferentes tipos de ejercicio pueden tener distinta repercusión en los procesos neuronales (Hötting & Röder, 2013). Los participantes de nuestro estudio seguían diferentes planes de entrenamiento, aquellos con alta forma física cardiovascular practicaban deportes como atletismo, ciclismo o carrera de montaña, pero no se controló si también se sometían a otros entrenamientos anaeróbicos. De igual manera, aquellos con moderada o baja forma cardiovascular no solían hacer o no hacían nada de ejercicio aeróbico, pero algunos de ellos sí que practicaban frecuentemente otros ejercicios como rugby, entrenamiento de fuerza o gimnasia artística. Esta falta de control en cuanto a los tipos de ejercicio practicados (aeróbico vs. anaeróbico, o la combinación de ambos) es una limitación que ha de ser solventada en futuras investigaciones, asegurándonos de esta manera perfiles más acotados que aseguren menos variabilidad entre participantes y la posibilidad de contaminación o interferencia proveniente de la práctica de ejercicios anaeróbicos. Por lo que se refiere al hallazgo en el grupo de mujeres, la relación negativa

entre el nivel de CF y la reducción del error a través del IDE, puede indicar que las mujeres con alta forma tendían a hacer una mala planificación motora. Por un lado, se sabe que hay diferencias de sexo en cuanto a las estrategias visomotoras utilizadas (Moreno-Briseño et al., 2010). Por otro lado, dado que el ejercicio tiene un impacto diferente en las mujeres debido a factores como los genes y hormonas gonadales (Barha & Liu-Ambrose, 2018), y que esos mismos factores influyen diferencialmente en la funcionalidad cerebral y el aprendizaje (Dalla & Shors, 2009; Hausmann et al., 2009; Marrocco & McEwen, 2016), es posible que las mujeres fueran más susceptibles a la sobrecarga cognitiva que la tarea rVMA podría inducir y en aquellas con un mayor nivel de CF, el sistema cognitivo y mental se viera especialmente sobrecargado, provocando así una ejecución más pobre durante la adaptación motora (Audiffren, 2016; Dietrich & Audiffren, 2011). De todas formas, que la ejecución fuera más pobre no se traduce necesariamente a un peor aprendizaje, pues ni la tasa de aprendizaje inicial, ni la ejecución en los sets de retención, mostraron relación con el nivel de CF.

5.3.2. Relevancia del nivel de forma física cardiovascular en la activación del córtex prefrontal durante el aprendizaje motor y su consolidación

En el caso de ambos subgrupos de CF se aprecia como el error, medido a través del IDE y RMSE, se iba reduciendo a medida que se iban realizando ensayos durante la adaptación. En los dos subgrupos vemos el mismo patrón conductual, que es el típico del aprendizaje de una tarea sensoriomotora, unas curvas de aprendizaje que se dividen en dos fases temporales (Angulo-Barroso et al., 2019; Ferrer-Uris et al., 2017, 2018; Krakauer et al., 2005, 2019): (1) en la fase temprana, que se corresponde con nuestro sub-set AD1, ocurre el mayor y más rápido aprendizaje, mayormente durante los primeros 50 ensayos; (2) en la fase tardía, que se da desde el final de AD1 hasta AD2 y AD3, se aprecia el aprendizaje adicional y más gradual.

Aunque las gráficas muestran que los resultados conductuales eran muy similares en los dos subgrupos con diferente forma física cardiovascular, hallazgo ya encontrado en otros estudios (Hung et al., 2021), la dinámica de $[\Delta O_2Hb]$ durante los sets de adaptación y retención nos muestra que la actividad del PFC derecho en cada subgrupo era prácticamente opuesta. Podría ser que, a nivel comportamental, las diferencias que pueden

existir entre personas con distintos niveles de CF sean más difíciles de captar, fenómeno ya visto en otros estudios, como Seidel et al. (2017) o Holzsneider et al. (2012). Por ejemplo, en este último, el nivel de CF de los participantes era modulador de la activación cerebral durante el aprendizaje espacial, en una red neuronal que comprendía el área frontal, entre otras. Sin embargo, el nivel de CF no alteraba la ejecución comportamental. En nuestro estudio, en el subgrupo en alta forma física cardiovascular, la grande y rápida reducción del error, que se da en la fase temprana del set de adaptación, iba acompañada de un gran incremento de concentración de hemoglobina oxigenada, existiendo el mayor pico de concentración justo al acabar esta fase de la curva de aprendizaje, al inicio de la segunda mitad de AD1. Por el contrario, en el subgrupo en baja forma física cardiovascular la reducción del error durante la fase temprana del aprendizaje se correspondía con un ligero decremento de la concentración de hemoglobina oxigenada, habiendo un pico negativo de concentración casi al mismo tiempo que tenía lugar el pico positivo de concentración en los altamente en forma. Tras los respectivos picos de concentración durante la fase temprana, positivo en el caso de las personas en alta forma y negativo en las personas en baja forma, la concentración de hemoglobina sufrió un cambio de transcurso en direcciones opuestas. Es decir, mientras que el error empezaba a mermar de forma más gradual, la hemoglobina oxigenada se reducía bruscamente en los participantes en alta forma física, en cambio, aumentaba notablemente en los participantes en baja forma. La dinámica de [$\Delta\text{O}_2\text{Hb}$] continuó más livianamente en esas direcciones en la fase tardía del aprendizaje, disminuyendo en las personas en alta forma y aumentando ligeramente hasta un plateau en las personas en baja forma durante ese aprendizaje adicional y más gradual. En los dos subgrupos tuvo lugar un incremento progresivo y tardío de la actividad del PFC durante la adaptación, pero se dio en tiempos diferentes dependiendo del nivel de CF, ocurriendo más tarde y prolongadamente en las personas en baja forma. Es decir, a pesar de que el PFC tuviera mayor tiempo de implicación en las personas con bajo nivel de CF, este subgrupo tardó más tiempo en involucrar esta área, encontrándonos al principio de la adaptación una mayor activación del PFC en el caso de las personas en alta forma, tal y como hipotetizamos. Sin embargo, los resultados observados en el subgrupo de bajo nivel de CF se han de interpretar con cuidado, debido a

que cabe la posibilidad de la existencia de cambios fisiológicos sistémicos durante el set de adaptación.

En principio, las mejoras en el estado de forma física están asociadas a incrementos del flujo sanguíneo cerebral y de la oxigenación en el PFC (Agbangla et al., 2021; Ainslie et al., 2008; Albinet et al., 2014; Dupuy et al., 2015; Hyodo et al., 2016). En nuestro estudio vemos que los participantes en alta forma experimentan ese incremento de hemoglobina oxigenada, pero esa implicación del PFC ocurre en proporción a la reducción del error. Es decir, al igual que lo que ocurría cuando examinamos la muestra del estudio general (ver sección 4.3.1), parece ser que el subgrupo de alto nivel de CF comenzó usando la estrategia exploratoria, apoyada en el modelo libre de refuerzo y sin implicación del PFC (Taylor & Ivry, 2014), seguramente beneficiándose también del contexto consistente que facilitaba esa exploración inicial (Hadjiosif et al., 2023; Mutha et al., 2014). Sin embargo, esta estrategia inicial fue muy rápida, y por tanto el PFC fue implicándose más conforme se iba avanzando en los primeros ensayos en los que tiene lugar el mayor aprendizaje, lo que indicaría que, tras el comienzo, se empleó el modelo de aprendizaje basado en el refuerzo y la creación de reglas para la completa adaptación del mapa visomotor (Bond & Taylor, 2017; Braun et al., 2009; Taylor & Ivry, 2014). Una vez creado el nuevo mapa visomotor, reflejado porque la magnitud del error era muy baja, el PFC redujo su implicación gradualmente conforme avanzaban los ensayos de aprendizaje, algo que ya se había visto en estudios previos sobre aprendizaje visomotor (Gentili et al., 2010, 2011, 2013; Goto et al., 2011; Shewokis et al., 2011; Tinga et al., 2021).

Por el contrario, en los participantes en baja forma, la implicación del PFC era menor conforme reducían rápida y exitosamente el error en esa fase temprana del set de adaptación, para luego incrementar paulatinamente su implicación. Lo que sería indicativo de que en este caso los participantes también empezaron con la estrategia exploratoria, pero ellos la mantuvieron hasta la segunda mitad de AD1, es decir, tardaron más en buscar la solución adecuada. Una vez que el mapa visomotor se había adaptado, es cuando el PFC comenzó a aumentar su actividad en proporción a la paulatina y pequeña minimización del error característica de la fase tardía del aprendizaje. Este fenómeno se puede deber a dos razones no excluyentes, una es que estos participantes comenzaron y perseveraron durante

varios ensayos sin crear reglas de aprendizaje (Bond & Taylor, 2017; Braun et al., 2009), solo utilizaron una estrategia exploratoria, pero probablemente el uso de únicamente esa estrategia no era suficiente para mantener una buena ejecución durante la adaptación y crear el nuevo mapa visomotor. Por tanto, tuvieron que acabar recurriendo a la creación de reglas que relacionan la información sensorial y la acción, estrategia que no volvieron a cambiar en lo que restaba de set de adaptación. La otra razón podría ser que los participantes en baja forma no tenían tanta experiencia con habilidades motoras, no estaban tan acostumbrados a la elaboración de mapas visomotores, también experimentaron fatiga mental y les costó más mantener los niveles apropiados de atención (Bloom et al., 2022; Cuenca-Martínez et al., 2020; Roberta et al., 2020). En consecuencia, su forma de ejecutar la tarea visomotora era menos automática, conllevaba mayor carga mental y mayor uso de recursos cognitivos.

Los resultados vistos nos indican que los dos subgrupos de participantes utilizaban las estrategias de aprendizaje en tiempos diferentes. En el subgrupo de participantes en alta forma física los procesos explícitos e implícitos se iban intercalando, operando en el modo de impulso-tracción (Christou et al., 2016). Al igual que ocurría con la muestra general (ver sección 4.3.1), los participantes comenzarían con la puesta en marcha de procesos implícitos, pero inmediatamente surgirían los procesos explícitos, puesto que tendrían que crear las reglas de aprendizaje necesarias para la adaptación, las cuales implicaban el reclutamiento de las redes neuronales del PFC. Una vez establecido el nuevo mapa visomotor, la ejecución se daría de forma automática y guiada por los procesos implícitos. Por el contrario, los participantes en baja forma nos mostraron que los procesos explícitos e implícitos se daban sin secuenciación repetida. Primero comenzaron con los procesos implícitos y los mantuvieron durante varios ensayos, pero la creación de reglas es necesaria durante el aprendizaje, por tanto, acabaron reclutando las redes del PFC y realizando un aprendizaje más consciente y deliberado (procesos explícitos).

Con respecto a los sets de retención, los dos subgrupos mostraron la consolidación del nuevo mapa visomotor creado, tanto al cabo de 1h como de 24h. En estos gráficos también se puede apreciar el fenómeno de “savings”, la primera época tenía valores ligeramente por debajo de la mitad de los presentados al inicio de la adaptación y hubo una rápida reducción

del error durante muy pocos ensayos. Tras la primera época, se observa que el error adquirió valores muy bajos que se mantuvieron en lo que restaba de set, valores similares a los del final de la adaptación o incluso menores. Estos resultados son prácticamente los mismos que encontramos cuando evaluamos a toda la muestra en su conjunto y los vistos en estudios previos (Ferrer-Uris et al., 2017; Krakauer et al., 2005, 2019; Krakauer & Shadmehr, 2006). Como comentábamos en la sección 4.3.1, al exponer a los participantes a la misma perturbación que experimentaron durante la adaptación, esta sirve como clave de recuerdo de las estrategias eficaces de aprendizaje que se crearon, sugiriendo que durante las retenciones tienen lugar los procesos explícitos mediados por mecanismos de recuperación (Huang et al., 2011; Morehead et al., 2015; Taylor et al., 2014). Pero al observar nuestras dinámicas de actividad del PFC, vemos que además de los procesos explícitos, los implícitos también tuvieron lugar en las dos retenciones y en los dos subgrupos, y que la ocurrencia de ambos procesos variaba en función del nivel de CF.

Durante la retención al cabo de 1 h, los participantes en alta forma comenzaron con niveles de hemoglobina oxigenada ligeramente por encima de 0, los cuales decayeron a partir de la primera época. La disminución de la concentración de hemoglobina no fue del todo progresiva, puesto que a los 40 ensayos se volvieron a ver valores de hemoglobina oxigenada por encima de 0. Pero tras ese momento, la concentración de hemoglobina decayó progresiva y velozmente, mostrando así el PFC una activación incluso menor que durante el final de la adaptación. Aunque para las interpretaciones derivadas de estos cambios de activación del PFC y expuestas a continuación, se ha de recordar que en este grupo de alto nivel de CF era posible la existencia de cambios fisiológicos sistémicos durante este set. Por otro lado y en contraste, en los participantes en baja forma, aunque la oxigenación del PFC comenzó con los mismos valores que aquellos en alta forma, la evolución de la concentración fue distinta. Los valores de hemoglobina oxigenada no eran muy grandes, pero iban fluctuando entre valores positivos y negativos. De esta manera vemos que durante la primera retención los dos subgrupos mostraban diferentes dinámicas de activación del PFC y, por tanto, un empleo distintivo de las estrategias de aprendizaje/retención y de los procesos explícitos e implícitos. Aquellas personas en alta forma comenzaban empleando la estrategia exploratoria, ligada a los procesos implícitos (Taylor & Ivry, 2014), la cual se acompañaba de una rápida reducción del error. Los

valores de error se mantuvieron bajos y constantes, pero a pesar de ello, el PFC de estos participantes aumentó su activación a los 40 ensayos, siendo esto indicativo de que en ese momento cambiaron al uso de procesos explícitos, posiblemente para recordar la estrategia de aprendizaje empleada durante la adaptación (fenómeno de “savings”) (Huang et al., 2011; Morehead et al., 2015; Taylor et al., 2014). Una vez recordada esa estrategia, los procesos implícitos fueron los que volvieron a tener el protagonismo, hasta finalizar RT1. Este impulso-tracción de los procesos explícitos e implícitos durante la evaluación de la consolidación podría explicarse porque, como vimos en la sección 4.3.1, el PFC parece tener una pobre relación con la consolidación a corto plazo del mapa visomotor (Della-Maggiore et al., 2017), sin embargo, los participantes pudieron tener la necesidad de poner en funcionamiento mecanismos de recuperación en memoria de las reglas creadas durante la adaptación que conformaban nuevo mapa visomotor (procesos explícitos). Tras esa breve recuperación en memoria, volvieron a seguir ejecutando la tarea mediante únicamente mecanismos de predicción sensorial, de manera automática y, por tanto, liberando la actuación del PFC.

En el caso de aquellas personas en baja forma, a pesar de que durante la adaptación el uso de procesos explícitos e implícitos tenía lugar sin repetir la secuenciación, en el caso esta retención esos procesos sí aparecían de forma intercalada. El patrón gráfico apunta a que los participantes en baja forma se sirvieron de lo descrito por Morehead et al. (2015), o sea, que era posible que lo almacenado en memoria fuera accesible tanto para los procesos explícitos como implícitos. Con lo que estos participantes se valieron durante todo RT1 de ambos procesos para acceder a las estrategias de aprendizaje que permanecían en su memoria. El servirse continuamente de los dos procesos lo achacamos a que estos participantes presentaban una buena consolidación, según las gráficas comportamentales, por lo que podrían ejecutar la tarea de forma no deliberada (procesos implícitos). Sin embargo, la principal estrategia de aprendizaje utilizada previamente era la que implicaba los procesos explícitos, es así como habían aprendido a realizar la tarea. Debido a esto, ambos procesos iban compitiendo entre sí, los implícitos porque al haber una buena consolidación las reglas y estructura del nuevo mapa visomotor eran perfectamente accesibles y solo eran necesarios mecanismos de predicción sensorial, y los explícitos

porque formaban parte de su principal estrategia de aprendizaje, que consistía en tener en cuenta todo el tiempo las reglas que conectan la información sensorial y la acción.

En el curso de la retención a las 24 h, el subgrupo de participantes en alta forma física acompañó la rápida reducción del error con un incremento de la concentración de hemoglobina oxigenada, tras ese pico de activación del PFC, la hemoglobina experimentó una fuerte caída, llegando a alcanzar los valores más bajos de todos los sets. Al igual que en RT1, los participantes realizaron al inicio ese proceso exploratorio junto con el proceso de adaptación basada en el error (procesos explícitos), para recordar aquel nuevo mapa visomotor que crearon para la realización de esa misma tarea. Una vez recordado el mapa visomotor más adecuado, el PFC dejaba de estar implicado. En el subgrupo de personas en baja forma física la dinámica de actividad del PFC era la misma que durante RT1, fluctuaciones positivas y negativas muy cercanas a 0 de la concentración de hemoglobina, lo que denota que la misma estrategia era utilizada para la retención a corto plazo y para la retención a medio plazo en esta población.

5.4. Conclusión

Un buen estado de forma física mejora la respuesta al ejercicio, pero en sí mismo parece ser que no tiene repercusión en el aprendizaje de una tarea motora como es la rVMA. Y aunque en el caso de las mujeres vemos hay impacto negativo del nivel de CF, este sorprendente hallazgo debe ser tenido en cuenta con cautela y se ha de estudiar más extensamente y con minucia. Hombres y mujeres poseen capacidades similares, pero usan diferentes estrategias para hacer frente a las situaciones, además, su potencial sobresa y es aprovechado en función del contexto, las condiciones en las que se enfrenten y las demandas de la tarea. Proponemos que en futuras investigaciones lo ideal para estudiar el papel moderador o mediador del nivel de CF sería hacer intervenciones de entrenamiento en personas con baja forma y alta forma, las cuales aprenden una tarea motora tras el entrenamiento, comparar entre sí estos dos grupos y a su vez, compararlos con los grupos de personas en baja forma y alta forma que no reciben una intervención de entrenamiento, las cuales directamente aprenden una tarea motora. O bien, habría que poner el foco en otras capacidades, es decir, a pesar de los cambios fisiológicos positivos derivados del entrenamiento y mejora del estado cardiovascular, tal vez en lo que concierne al aprendizaje motor, el estado

cardiovascular es menos importante de lo que creíamos, al menos para el aprendizaje de una tarea visomotora de tipo rotacional como es la rVMA, y para población de adultos sanos. Podría ser más adecuado centrar las investigaciones en la práctica de deportes que incumban específicamente el control inhibitorio, atención sostenida, memoria de trabajo, propiocepción, selección de movimientos, etc. En otras palabras, más que la forma física cardiovascular, la cual se desarrolla con la práctica de deportes aeróbicos, sugerimos poner el foco en otros tipos de deportes, cognitivamente más demandantes y en los que las habilidades cognitivas requeridas para el aprendizaje motor sean también necesarias y trabajadas a través de la práctica de esos tipos de deportes.

De la exploración diferenciando por nivel alto y bajo de CF deducimos que las diferencias que puede haber no se captaron a nivel comportamental, pero sí se reflejaron en la actividad cerebral. A partir de esto, lo que planteamos es que ambos subgrupos se desenvuelven coordinando las estrategias de aprendizaje expuestas y los respectivos procesos explícitos e implícitos, pero el punto temporal y duración en la que tienen lugar es el elemento distintivo. En los dos casos, la fase temprana y rápida de la adaptación también se iniciaría con procesos exploratorios (procesos implícitos) en los que no está implicado el PFC. Pero después de esto, mientras que las personas en alta forma física cambiarían su estrategia hacia la combinación del aprendizaje basado en la creación de reglas con el aprendizaje basado en el refuerzo (procesos explícitos), para lo que el aumento de actividad del PFC es necesario, las personas en baja forma física no harían un cambio de estrategia y seguirían operando con los procesos exploratorios e implícitos. En la fase tardía y lenta de la adaptación, las personas altamente en forma continuarían y acabarían refinando el nuevo mapa visomotor a través de mecanismos de predicción sensorial (procesos implícitos), por el contrario, las personas en baja forma cambiarían ahora la estrategia para perfeccionar el nuevo mapa visomotor mediante la creación de reglas junto con el aprendizaje basado en el refuerzo (procesos explícitos). Durante las dos retenciones, se ve que los dos subgrupos recurren a las estrategias utilizadas durante la adaptación. Parece que al inicio de la retención a medio plazo (RT24), ambos subgrupos se comportan de forma parecida en cuanto a activación del PFC y posibles estrategias de aprendizaje. Pero en general, los altamente en forma hacen primero una breve exploración (procesos implícitos), dando luego paso al modelo de aprendizaje basado en el error, por el cual reconocen y recuerdan

el mapa visomotor que crearon para esa situación (procesos explícitos), y continúan usando únicamente mecanismos de predicción sensorial (procesos implícitos). En contraste, los bajamente en forma van utilizando las estrategias de aprendizaje y los procesos explícitos e implícitos de forma intercalada durante todo el periodo de retenciones.

Capítulo 6: Discusión general, observaciones, limitaciones y futuras propuestas de investigación

6.1. Discusión general

El objetivo principal de este proyecto era investigar la relación entre la ejecución comportamental y la actividad cerebral subyacente del PFC derecho que tenían lugar durante el aprendizaje de una tarea motora (adaptación) y durante la evaluación de su consolidación en memoria (retenciones), y el impacto del nivel de forma física cardiovascular en dicho aprendizaje y consolidación motoras. De forma secundaria y suplementaria, también fue explorada la relevancia del sexo en el aprendizaje motor y su consolidación, en la actividad cerebral subyacente y en el impacto del nivel de forma física en la ejecución comportamental.

6.1.1. Relación entre la ejecución comportamental y la actividad cerebral subyacente durante el aprendizaje motor y evaluación de su consolidación

Los participantes de nuestro estudio mostraron aprendizaje motor, es decir, conforme avanzaban en el set de adaptación de la tarea rVMA iba mejorando su ejecución, medida a través de la reducción del error. También, demostraron la consolidación de lo aprendido en los sets de retención, sobre todo consolidación a corto plazo (1 h después de la sesión de adaptación). El decremento del error que tuvo lugar desde el primer sub-set de la adaptación hasta el tercer sub-set es lo esperado de un proceso de aprendizaje en el marco de los paradigmas de adaptación motora. La curva de aprendizaje estaba caracterizada por una función de decaimiento doble exponencial, la cual se divide en dos escalas temporales: (1) una fase temprana, que se corresponde con nuestro sub-set AD1, en la que se da una rápida y grande reducción del error; y (2) una fase tardía, correspondiente a nuestros sub-sets AD2 y AD3, en la que tiene lugar un aprendizaje adicional, más lento y gradual (Angulo-Barroso et al., 2019; Ferrer-Uris et al., 2017, 2018; Krakauer et al., 2005, 2019). A partir de los resultados de las variables de error, concluimos que los participantes planificaban el movimiento antes del comienzo de cada ensayo y luego usaban la información visual para corregir la trayectoria mientras realizaban el movimiento (Contreras-Vidal et al., 2005). Ese ajuste del movimiento o corrección del error se realizaba mediante la comparación de las consecuencias prefijadas del movimiento y las consecuencias percibidas que realmente tenían lugar (Miall & Wolpert, 1996; Ramnani, 2006; Schmidt & Lee, 2011; Shadmehr et al., 2010). Por otro lado, los resultados vistos en

los dos sets de retención nos indican que tuvo lugar la estabilización y mantenimiento de lo aprendido en la memoria (Krakauer & Shadmehr, 2006). En la primera época de las dos retenciones, los participantes tuvieron valores de error muy cercanos a la mitad de los valores vistos al principio de la adaptación, y redujeron rápidamente el error de la primera a la segunda época (fenómeno de “savings”). A partir de la segunda época, los valores de error fueron muy similares a aquellos del final de la adaptación. Al igual que en la adaptación, estos resultados en las retenciones coinciden con los que se han visto en estudios previos (Ferrer-Uris et al., 2017; Krakauer et al., 2005, 2019; Krakauer & Shadmehr, 2006). Pero, puesto que hubo peores resultados en la prueba de retención a las 24 h post-adaptación, habría que explorar si es que acaso el proceso de consolidación que aconteció no permitía que el nuevo aprendizaje permaneciera a largo-plazo. Por tanto, más sesiones de retención (e.g., tras 48 horas, 7 días o 1 mes) serían necesarias para comprobar cuan de robusta es la nueva memoria formada.

En el escenario del tipo de curva de aprendizaje descrita y la actividad cerebral presentada durante la misma, se sugiere que el aprendizaje sensoriomotor implicaba procesos explícitos e implícitos (Krakauer et al., 2019; Smith et al., 2006; Taylor et al., 2014). Y también, esos procesos participaban en la recuperación en memoria del mapa visomotor previamente aprendido (Morehead et al., 2015). Los datos sugirieron que hubo un incremento progresivo y tardío de la actividad del PFC durante la adaptación, y dependiendo del tiempo transcurrido hasta las retenciones, la participación del PFC era distinta durante estas.

Durante la adaptación, y en sintonía con estudios previos (Christou et al., 2016), los procesos explícitos e implícitos tuvieron lugar de forma coordinada, compensándose los unos a los otros en la forma de impulso-tracción. Al igual que indicaron Taylor & Ivry (2014), en nuestro estudio lo que encontramos fue que, al empezar la fase temprana del aprendizaje, el PFC no estaba implicado, tuvo lugar un aprendizaje libre de refuerzo, en el que se dio una estrategia exploratoria, conducida por el componente “aiming error” y guiada por mecanismos de predicción sensorial (procesos implícitos). Después, cuando la reducción del error era más pequeña, el PFC sí estaba implicado, tuvo lugar un aprendizaje basado en el refuerzo y conducido por el componente “target error” (procesos explícitos).

Esta táctica de aprendizaje era complementada por el aprendizaje estructural (Bond & Taylor, 2017; Braun et al., 2009). Según esta otra táctica, que el contexto fuera altamente consistente facilitaba que tuviera lugar la estrategia exploratoria inicial (Hadjiosif et al., 2023; Mutha et al., 2014), en la que no había implicación del PFC (procesos implícitos). Luego se crearían reglas efectivas y eficientes para conectar la información sensorial y la acción del nuevo mapa visomotor, y el PFC sí estaría involucrado (procesos explícitos). Una vez pasada la fase temprana de la adaptación, en nuestro estudio vemos el PFC redujo su activación y que los mecanismos de predicción sensorial volverían para refinar el nuevo mapa visomotor durante la fase tardía y lenta (procesos implícitos). Nuestros resultados se suman a la literatura que apoya el uso de procesos explícitos durante la fase rápida de la adaptación (Anguera et al., 2010; Gentili et al., 2011; Goto et al., 2011; Taylor et al., 2014). Sin embargo, que en nuestro estudio primero tuvieran lugar los procesos implícitos podría explicarse por tres razones: (1) que el procedimiento de los otros estudios promoviera el uso de estrategias explícitas desde el inicio de la adaptación; (2) que el diseño de nuestra tarea visomotora pudiera haber favorecido el uso de procesos implícitos; (3) las diferentes maneras de los estudios para definir y caracterizar las fases de la adaptación.

Adicionalmente, el incremento de la actividad del PFC y la aparición de los procesos explícitos durante la fase rápida de la adaptación, estaba positivamente relacionada con la ejecución en las retenciones y, por tanto, plasmaba la consolidación en memoria. Sin embargo, lo almacenado en memoria puede ser accesible también para los procesos implícitos (Morehead et al., 2015). De hecho, en la retención 1 h post-adaptación, cuando conductualmente hallamos los mejores resultados de ejecución, encontramos poca implicación del PFC, sugiriendo que los procesos implícitos eran los protagonistas en la consolidación a corto plazo. Pero en la retención a las 24 h post-adaptación, el PFC tomó relevancia, aunque no tanto como durante la fase temprana de la adaptación, indicando que los procesos explícitos podrían tener más que ver con la memoria a medio plazo. Podría ser que cuando el tiempo entre la adaptación y la retención es corto, los participantes usen el mapa visomotor creado recientemente, aplicando directamente mecanismos de predicción sensorial (procesos implícitos), pero cuando el tiempo transcurrido es más largo, los diferentes mapas visomotores compiten entre sí, teniendo que aplicar mecanismo de adaptación basada en el error para elegir el mapa más adecuado (procesos explícitos).

6.1.2. Impacto del nivel de forma física cardiovascular en el aprendizaje motor y su consolidación

Cuando examinamos el aprendizaje motor y su consolidación en memoria en el espectro de participantes con diferentes niveles de CF, vimos que el nivel de CF no tenía relación con la ejecución durante la adaptación, ni en las retenciones. A pesar de la concepción de que las personas con un nivel de CF alto aprovechan mejor los beneficios que el ejercicio y la actividad física propician (Lulic et al., 2017; Salzman et al., 2022), estudios científicos más recientes empiezan a indicar que el nivel de CF no incide en el aprendizaje y consolidación motoras (e.g., Hung et al., 2021).

A pesar de que no había diferencias comportamentales en la adaptación y retenciones entre aquellas personas con diferentes niveles de CF, al observar la actividad cerebral sí encontramos diferencias en función del nivel de CF. La actividad del PFC derecho era prácticamente opuesta entre personas en alta forma y baja forma física cardiovascular. Independientemente del nivel de CF, encontramos en todos los participantes que al comienzo de la adaptación no hubo implicación del PFC, comenzaron aplicando la estrategia exploratoria, apoyada en el modelo libre de refuerzo (procesos implícitos) (Taylor & Ivry, 2014), seguramente beneficiándose del contexto consistente que facilitaba esa exploración inicial (Hadjiosif et al., 2023; Mutha et al., 2014). Después es cuando vimos un incremento progresivo de la actividad del PFC, pero dependiendo del nivel de CF tenía lugar en tiempos y magnitudes diferentes. En aquellos con alto CF, el aprendizaje rápido de la fase temprana de la adaptación conllevaba un incremento de la actividad del PFC, existiendo un pico positivo de actividad al final de esta fase. Y es que, las mejoras del estado de forma física se han asociado en otros estudios a incrementos del flujo sanguíneo y de la oxigenación del PFC, facilitando la pronunciada activación del PFC que es requerida ante grandes demandas de funciones ejecutivas (Agbangla et al., 2021; Ainslie et al., 2008; Albinet et al., 2014; Dupuy et al., 2015; Hyodo et al., 2016). Esta implicación del PFC denotaba el empleo del modelo de aprendizaje basado en el refuerzo y creación de reglas (procesos explícitos) (Bond & Taylor, 2017; Braun et al., 2009; Taylor & Ivry, 2014). Luego, durante el aprendizaje lento y gradual de la fase tardía, el PFC redujo su implicación poco a poco, fenómeno que también se ha visto ya en otros estudios sobre aprendizaje visomotor (Gentili et al., 2010, 2011, 2013; Goto et al., 2011; Shewokis et al.,

2011; Tinga et al., 2021). Con lo que los participantes ya solo utilizaban mecanismos de predicción sensorial para aplicar el nuevo mapa visomotor (procesos implícitos). De manera opuesta, en aquellos con bajo CF, hubo un decremento de la actividad del PFC durante la fase temprana, aconteciendo un pico negativo de actividad casi al mismo tiempo que tenía lugar el pico positivo en los participantes altamente en forma. Por tanto, durante todo el aprendizaje rápido, la principal estrategia de aprendizaje fue la exploratoria (procesos implícitos). Después, en la fase tardía, el PFC sí tuvo relevancia, siendo esto indicativo de que para el aprendizaje lento y adicional este grupo fue utilizando todo el tiempo reglas que conectaban la información sensorial y la acción del nuevo mapa visomotor (procesos explícitos). Hay dos razones no excluyentes para esa manera de desenvolverse de las personas en baja forma y ese incremento de actividad del PFC en la fase tardía: (1) aunque comenzaran y mantuvieran la estrategia exploratoria, ésta no era suficiente para crear un nuevo mapa visomotor y aprender efectivamente, con lo que, aunque fuera de forma más tardía, tuvieron que crear reglas de aprendizaje en lo que restaba de set; (2) no tenían experiencia con habilidades motoras, ni con la creación de nuevos mapas visomotores, eran más propensos a experimentar fatiga mental y el costo para mantener niveles adecuados de atención era mayor (Bloom et al., 2022; Cuenca-Martínez et al., 2020; Roberta et al., 2020).

En las retenciones, al exponer a los participantes a la misma perturbación, esta sirve como clave de recuerdo de las reglas y estrategias de aprendizaje que se crearon previamente, con lo que en las retenciones tienen lugar los procesos explícitos mediados por mecanismos de recuperación (Huang et al., 2011; Morehead et al., 2015; Taylor et al., 2014). Pero en nuestro estudio, como ya hemos comentado en la sección anterior, los procesos implícitos también participaron durante las retenciones, y la ocurrencia de ambos procesos variaba en función del nivel de CF. En las dos retenciones, los participantes altamente en forma comenzaban con la estrategia exploratoria, ligada a los procesos implícitos (Taylor & Ivry, 2014). Luego activaban leve y brevemente el PFC, siendo indicativo del uso de procesos explícitos, posiblemente para recordar las reglas de aprendizaje creadas y empleadas durante la adaptación (Huang et al., 2011; Morehead et al., 2015; Taylor et al., 2014). Una vez recordadas las reglas, continuaron y acabaron las retenciones con los procesos implícitos. Por otro lado, las personas bajamente en forma utilizaron los procesos implícitos

y explícitos de forma intercalada durante todo el tiempo de retenciones. Puede ser que ambos procesos fueran compitiendo entre sí, ya que, al haber una buena consolidación del nuevo mapa visomotor, solo eran necesarios mecanismos de predicción sensorial para aplicarlo (procesos implícitos). Sin embargo, la estrategia de aprendizaje mayormente utilizada durante la adaptación, era la que consistía en aplicar deliberadamente las reglas creadas (procesos explícitos).

Teniendo en cuenta nuestros hallazgos y los del estudio de Seidel et al. (2017), concluimos que había diferencias entre personas con diferentes niveles de CF a la hora de ejecutar la tarea rVMA, pero no fueron captadas a nivel comportamental.

6.1.3. Relevancia del sexo en el aprendizaje y consolidación motoras, en la actividad cerebral subyacente y en el impacto del nivel de forma física cardiovascular

Algunos estudios en el área del control motor mostraron que los hombres tienen mejores resultados que las mujeres, por ejemplo, Hall & Kimura (1995), Kimura (2004) y Watson & Kimura (1989) lo encontraron en la habilidad espacial y precisión. Sin embargo, al explorar en nuestro estudio si había diferencias de sexo en el aprendizaje motor y su consolidación, vimos que hombres y mujeres mostraban la misma ejecución. Hallazgo que va en consonancia con otro estudio más reciente (i.e. Moreno-Briseño et al., 2010), en el que, a pesar de encontrar mejor precisión en los hombres, en lo que concierne a la adaptación motora no había diferencias entre sexos.

Aunque el patrón conductual durante la adaptación y retenciones era prácticamente el mismo en hombres y mujeres, la actividad del PFC evolucionaba de forma divergente. Al empezar la adaptación, que el contexto fuera consistente facilitó la estrategia exploratoria en los dos grupos (Hadjiosif et al., 2023; Mutha et al., 2014). De acuerdo con Taylor & Ivry (2014), comenzaron con un modelo aprendizaje libre de refuerzo, guiado por mecanismos de predicción sensorial y el PFC no estaba involucrado (procesos implícitos). Pero llegando a la mitad de la fase temprana, los dos grupos cambiaron a la estrategia de aprendizaje basada en el refuerzo, con la que se crean reglas para vincular la información sensorial y la acción, y en la que el PFC sí tiene implicación (procesos explícitos) (Bond & Taylor, 2017; Braun et al., 2009; Taylor & Ivry, 2014). A partir de la fase tardía fue cuando hombres y

mujeres emplearon estrategias de aprendizaje diferentes. Mientras que los hombres continuaron aplicando el nuevo mapa visomotor utilizando mecanismos de predicción sensorial para los que el PFC no tiene relevancia (procesos implícitos) (Krakauer et al., 2019; Taylor et al., 2014; Taylor & Ivry, 2014), las mujeres perseveraron con el aprendizaje fundamentado en la creación de reglas y que demanda la actividad del PFC (procesos explícitos). Puede deberse a varios motivos, no excluyentes e incluso complementarios, que hombres y mujeres diverjan en cuanto al uso de los procesos de aprendizaje: (1) los efectos que los factores genéticos y hormonas gonadales pudieran tener en la organización cerebral durante el desarrollo temprano (Dalla & Shors, 2009; Hausmann et al., 2009; Marrocco & McEwen, 2016); (2) los efectos reguladores de los estrógenos en la anatomía y funcionalidad de áreas relativas al aprendizaje motor (Dalla & Shors, 2009; Marrocco & McEwen, 2016); (3) las diferencias fisiológicas que dan lugar a distinciones basales en el flujo sanguíneo y hemodinámica cerebral (Nevo et al., 2007); (4) uso de estrategias de aprendizaje diferentes (Moreno-Briseño et al., 2010).

Durante las retenciones también vimos la divergencia del uso de los procesos de aprendizaje conforme avanzaban en la realización de estos sets. En la retención 1 h post-adaptación, los dos grupos comenzaron con el uso de procesos implícitos. Es posible que a corto plazo el nuevo mapa visomotor aún esté muy accesible en memoria y solo sea necesario aplicar mecanismos de predicción sensorial. Adicionalmente, teniendo en cuenta el estudio de Della-Maggiore et al. (2017) y nuestro patrón de actividad del PFC, apoyamos que el PFC no estaba implicado en la consolidación a corto plazo. Sin embargo, el PFC de las mujeres comenzó a incrementar su activación al final de esta retención. Sugerimos que, puesto que durante la adaptación la mayor estrategia de aprendizaje utilizada por las mujeres fue la de creación de reglas y uso de procesos explícitos, en la retención, tendieron a utilizar la estrategia con la que mayormente aprendieron durante la adaptación. En la retención 24 h post-adaptación parecía que el PFC tenía un papel más activo (Ruitenberg et al., 2018), ya que los dos grupos comenzaron con un incremento de su actividad. Esto posiblemente se debió a que ambos grupos tuvieron que recordar el nuevo mapa visomotor. Pero después de eso, los hombres liberaron el trabajo del PFC, ya que solo necesitaban usar mecanismos de predicción sensorial para continuar aplicando el nuevo mapa en lo que restaba de set (procesos implícitos). Por el contrario, las mujeres continuaron requiriendo el

PFC, para seguir aplicando deliberadamente las reglas de aprendizaje (procesos explícitos). Con esto, nuestros resultados apoyan que hombres y mujeres utilizan estrategias de aprendizaje diferentes (Moreno-Briseño et al., 2010), y podrían apoyar también que durante tareas que demandan funciones ejecutivas, hay diferencias de lateralización del PFC, utilizando más las mujeres el PFC derecho y los hombres el PFC izquierdo (Albinet et al., 2014; Cameron et al., 2014; Dupuy et al., 2015; Hyodo et al., 2016).

Por último, atendiendo a la repercusión del nivel de forma física cardiovascular en hombres y mujeres, encontramos heterogeneidad en los resultados. Mientras que en los hombres el nivel de CF no tenía ninguna relevancia a la hora de aprender y consolidar una tarea de adaptación visomotora (i.e. tarea rVMA), en el grupo de mujeres vimos que cuanto mejor era el estado de CF, peor era la reducción del error durante la adaptación, medida a través del IDE. En nuestro estudio, hombres y mujeres presentaron diferencias significativas en cuanto al nivel de forma física cardiovascular, pero el estado de forma física explica solamente una pequeña parte de la varianza encontrada en aspectos cognitivos. Existen otros factores que podrían mediar los efectos del ejercicio en las funciones cognitivas, como los tipos de ejercicio que se practiquen con asiduidad (Hötting & Röder, 2013) y los protocolos de entrenamiento (Bonafiglia et al., 2016). En nuestro estudio, los participantes realizaban diversas actividades deportivas en su vida diaria, con lo que habría que controlar y tener en cuenta este punto en futuras investigaciones. Por otro lado, que en las mujeres el IDE fuera a peor a medida que el nivel de forma física era mejor, podría indicar que las mujeres en alta forma tendían a hacer una mala planificación motora. Y es que, además de que mujeres y hombres emplean estrategias visomotoras diferentes (Moreno-Briseño et al., 2010), podría ser que, debido a las diferencias intrínsecas entre hombres y mujeres, las mujeres fueran más susceptibles a la sobrecarga cognitiva que la tarea rVMA podría inducir (Cristini et al., 2023), siendo aquellas que suelen practicar ejercicio y están en alta forma las que se vieron afectadas. A pesar de que un alto nivel de forma supusiera una ejecución motora más pobre durante la adaptación, la tasa de aprendizaje inicial y la consolidación en memoria no se vieron afectadas por el nivel de forma física cardiovascular.

6.2. Conclusiones

Los participantes de nuestro estudio aprendieron adecuadamente la tarea de adaptación visomotora rVMA y mostraron una buena consolidación en memoria a corto y medio plazo. Cuando exploramos el aprendizaje y consolidación en función del nivel de condición física cardiovascular, vimos que este factor no tenía ningún impacto a nivel conductual. De igual manera, contemplando las posibles diferencias de sexo, vimos que este factor tampoco era relevante, puesto que no hubo diferencias significativas en el aprendizaje y consolidación entre hombres y mujeres. Sin embargo, al explorar el impacto del nivel de condición física cardiovascular en hombres y mujeres, vimos que sí que había algunas diferencias. En los hombres no importaba el nivel de forma para el aprendizaje motor y su consolidación, por el contrario, en las mujeres un alto nivel de forma física se asoció a peor planificación motora durante la adaptación. Y es que, la adaptación sensoriomotora fue el resultado de múltiples estrategias de aprendizaje en cooperación, en las que tuvieron lugar los procesos explícitos e implícitos en la forma de impulso-tracción, pero la temporalidad, dinámica y evolución variaban en función del nivel de condición física cardiovascular y del sexo. Del mismo modo, el uso de las estrategias para la recuperación en memoria del aprendizaje consolidado también variaba en función de estos factores y del tiempo transcurrido entre la sesión de adaptación y las de retención. Estas diferencias en el empleo de las estrategias de aprendizaje en función de los niveles de CF y del sexo no fueron captadas a nivel comportamental, pero fueron desveladas gracias al registro de hemodinámica del PFC derecho.

6.3. Observaciones, limitaciones y futuras propuestas de investigación

6.3.1. Observaciones

A pesar del gran auge de estudios científicos que durante los últimos años defendían numerosos beneficios del ejercicio físico en la estructura cerebral y en la cognición, la literatura más actualizada empieza a apuntar que esos hallazgos hay que abordarlos con cierto escepticismo y cautela. Por ejemplo, en un metaanálisis muy reciente de ensayos controlados aleatorios en adultos mayores sanos, se investigaron los efectos en el volumen del hipocampo y en el nivel de forma física cardiovascular de una intervención de entrenamiento cardiovascular con una duración de cuatro o más semanas, e intensidad moderada-alta. Aunque sí hubo mejoras del nivel de forma física cardiovascular, no hubo efectos significativos en el volumen del hipocampo. Del mismo modo, la mejora en el nivel de forma no se relacionó con cambios en el volumen del hipocampo. Los autores concluyeron que las prácticas metodológicas de los estudios realizados hasta la fecha podrían enmascarar la verdadera ausencia de efectos (Balbim et al., 2023). En esta línea, Ciria et al. (2023) realizaron una revisión de metaanálisis de ensayos controlados aleatorios sobre los efectos del ejercicio cardiovascular en la cognición de individuos sanos. La mayoría de los metaanálisis revisados presentaban efectos positivos del ejercicio en la cognición, pero Ciria y el resto de coautores detectaron ciertas limitaciones y deficiencias en la rigurosidad. Por ejemplo, los metaanálisis incluían diferentes tipos de ejercicio físico, variabilidad en la edad de los participantes o aspectos cognitivos observados, baja potencia estadística, inclusión selectiva de estudios y los resultados de estos, sesgos de publicación, las decisiones tomadas para el preprocesamiento de los datos y los análisis estadísticos eran cuestionables (e.g., la manera de estimar los tamaños del efecto). De modo que las conclusiones a las que llegaban los diferentes metaanálisis no se podían considerar como evidencia empírica acumulada a lo largo de años, sino como porciones selectivas de esa evidencia.

6.3.2. Limitaciones

Aun dejando a un lado las deficiencias de las investigaciones sobre ejercicio y cognición, los estudios achacan los efectos modestos o nulos a varios factores que median o moderan el efecto del ejercicio en la cognición. En este estudio examinamos específicamente el nivel de condición física cardiovascular, además de la actividad cerebral presente durante el aprendizaje y consolidación motoras, pero son varios los aspectos que hay que tener en cuenta a la hora de interpretar los resultados:

Primero, para estudiar la relación entre la ejecución comportamental del aprendizaje motor (adaptación y retenciones) y la actividad cerebral durante esa ejecución, usamos un diseño experimental estándar de la tarea rVMA, que no separaba deliberadamente las contribuciones de los procesos explícitos e implícitos, ya fuera a través de autoinformes sobre la dirección a seguir o manipulando el diseño experimental. En cambio, presentamos la tarea sensoriomotora sin ninguna otra tarea complementaria que pudiera alterar los procesos de adaptación o retención, y utilizamos la actividad del PFC para inferir indirectamente la ocurrencia de procesos explícitos e implícitos. Por tanto, asumimos que los procesos explícitos acontecieron cuando la actividad del PFC aumentó y los procesos implícitos cuando hubo limitada o ausente actividad positiva del PFC. Sin embargo, se ha sugerido que diferentes redes neuronales están asociadas a procesos cognitivos de alto nivel, pero que la correcta implementación de estrategias explícitas no requiere únicamente el uso de redes de alto nivel (Siegel et al., 2015; Standage et al., 2023). Entonces, los mecanismos neuronales involucrados en los procesos explícitos podrían ser muy complejos. En nuestro estudio medimos la actividad del PFC con un solo canal de fNIRS, situado en la posición Fp2, pero la realidad es que el PFC tiene subáreas de las que podrían depender diferentes funciones cognitivas (Passingham et al., 2000; Passingham & Lau, 2023), así que nuestros resultados deben ser interpretados considerando esta limitación. Serían necesarios más canales para medir la actividad de diferentes áreas cerebrales implicadas en el aprendizaje y consolidación de una tarea visomotora, por ejemplo, un dispositivo fNIRS de 64 canales con el que medir la actividad del córtex prefrontal (PFC) derecho e izquierdo, córtex prefrontal dorsolateral (DLPFC), córtex motor primario (M1), área motora suplementaria (SMA) o el cerebelo, entre otras áreas.

Seguidamente, a la hora de estudiar la relación entre el nivel de forma física cardiovascular y los datos comportamentales del aprendizaje y consolidación motoras, los hallazgos encontrados también se han de interpretar con prudencia, puesto que cuando se hacen análisis de correlación, los resultados observados no implican por sí mismos una relación de causa y efecto. Además, dado que la nula relación entre el nivel de forma y la ejecución en la tarea rVMA se achaca a los niveles de lactato en estado de reposo, serían convenientes estudios donde midan directamente los niveles de este marcador y los factores de crecimiento relacionados. También hay que señalar que, al diferenciar por sexos, en nuestra muestra los hombres presentaban una media de VO_{2max}/Kg de 49.44, valores considerados excelentes para hombres adultos jóvenes. Mientras que las mujeres tenían una media de VO_{2max}/Kg de 42.40, valores considerados más que excelentes para mujeres adultas jóvenes (Buttar et al., 2022). Con lo cual, la muestra de mujeres de nuestro estudio estaba más en forma que la masculina, y hubiera sido más correcto que hombres y mujeres no presentaran diferencias en cuanto a sus correspondientes niveles de forma.

Por otro lado, el entendimiento de las relaciones entre la ejecución comportamental y la actividad cerebral diferenciando entre niveles de forma física cardiovascular y diferenciando entre sexos, de la misma manera ha de ser considerado con cautela, teniendo en cuenta que para estas relaciones solo se hicieron análisis cualitativos. Para una investigación más rigurosa y empírica, sobre la relevancia del nivel de condición física cardiovascular y del sexo en el aprendizaje motor a nivel comportamental y cerebral, sería indispensable la realización de análisis estadísticos cuantitativos. Siendo también necesarios para dilucidar de una manera más fehaciente la existencia de cambios fisiológicos sistémicos. Teniendo en cuenta todas las limitaciones, nuestros resultados requieren de precaución en su interpretación y sugerimos que son necesarias más investigaciones en las que se midan áreas cerebrales diferentes para comprobar nuestras hipótesis y hallazgos. Además, el impacto del nivel de CF diferenciando entre sexos solo fue estudiado conductualmente, puesto que cuando aplicamos los criterios de exclusión para los datos de fNIRS, la muestra final no era lo suficientemente grande como para separarla en dos grupos de sexo diferentes y estudiar estas relaciones estadísticamente. Por último, aclarar que, obviamente la generalización de nuestros resultados solo debe hacerse a

poblaciones similares que aprendan tareas visomotoras con un diseño y procedimiento parecidos.

6.3.3. Futuras propuestas de investigación

Con la pretensión de perfeccionar este estudio sobre el impacto que el nivel de forma física cardiovascular pudiera tener en el aprendizaje motor y consolidación, y su papel mediador o moderador entre el ejercicio y el aprendizaje, proponemos futuras investigaciones con el siguiente diseño (Figura 6.1): dos cohortes con diferente nivel de forma física cardiovascular ((1) participantes en baja forma y (2) participantes en alta forma). A su vez, cada cohorte se dividiría en (3) un grupo de no entrenamiento y en (4) dos grupos de entrenamiento. Mientras que el grupo de no entrenamiento únicamente ejecutaría la tarea rVMA, los grupos de entrenamiento se someterían adicionalmente a una sesión de entrenamiento cardiovascular. Por tanto, los grupos de entrenamiento se dividirían en dos subgrupos, es decir, (5) el grupo que primero se somete a una sesión de entrenamiento cardiovascular y luego ejecuta el set de adaptación de la tarea rVMA; (6) el grupo que primero ejecuta el set de adaptación y luego se somete a una sesión de entrenamiento cardiovascular. Un total de 6 grupos, los cuales realizarían posteriormente tres sesiones de retención: 1 h, 24 h y 7 días post-adaptación. Durante la ejecución de la tarea rVMA se registraría en todos los participantes la actividad cerebral, mediante un dispositivo fNIRS de 64 canales. Además, cada uno de los cohortes estaría formado por un número equitativo y sustancial de hombres y mujeres.

Con este diseño podríamos estudiar (1) el impacto del nivel de forma física cardiovascular en el aprendizaje motor y su consolidación; (2) si tiene un papel facilitador en los efectos que una sesión de ejercicio pudiera inducir; (3) si ese papel facilitador es más o menos pronunciado en función del nivel de condición física cardiovascular; (4) la importancia del orden del orden de presentación del ejercicio y la tarea visomotora; (5) la consolidación en memoria a corto (1 h), medio (24 h) y largo (7 días) plazo; (6) la hemodinámica de más áreas del córtex cerebral que también estén implicadas en los procesos motores; (7) diferencias entre sexos en cada uno de los puntos anteriores.

Además de esto, este mismo diseño también sería interesante aplicarlo con niños, puesto que al estar en etapa de desarrollo, la plasticidad cerebral es mayor y el papel del nivel de

forma física cardiovascular puede ser diferente. Incluso, se podrían añadir otras tareas con las que se evalúen los procesos cognitivos necesarios para el aprendizaje motor, por ejemplo, AX-Continuos Performance Test (AX-CPT) (Braver et al., 2001) o Psychomotor Vigilance Task (PVT) (Wilkinson & Houghton, 1982) para la atención sostenida y vigilancia, y tarea N-Back para la memoria de trabajo (Kirchner, 1958). Atendiendo a las sesiones de ejercicio, como ya se ha dicho en previos capítulos, sería interesante e importante introducir sesiones de ejercicio grupal, o ejercicios que sean cognitivamente muy demandantes, por ejemplo, deportes de equipo que requieran un ritmo continuo y rápido de juego, toma de decisiones constante, gestión de incertidumbre y de número elevado de errores, etc. Y así comparar los resultados derivados de los participantes sometidos a ejercicios complejos con los resultados de participantes sometidos a ejercicios individuales, monótonos, que solo requieren esfuerzo físico y mental, pero no cognitivo, los cuales son los que se suelen realizar en las investigaciones existentes hasta la fecha. También consideramos el pre-registro de los estudios para promover la prevención de sesgos, la transparencia y la reproductibilidad en ciencia.

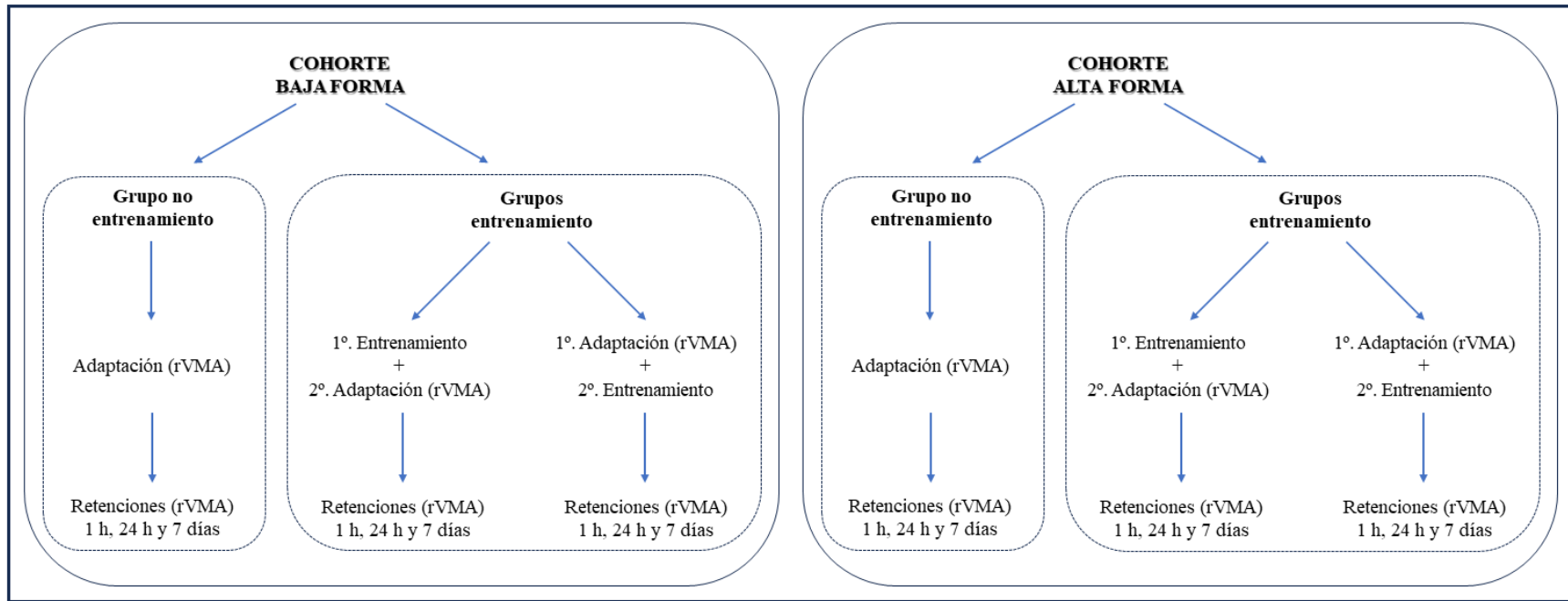


Figura 6.1. Esquema de la nueva propuesta de estudio.

BIBLIOGRAFÍA

- Agbangla, N. F., Mailliot, P., & Vitiello, D. (2021). Mini-review of studies testing the cardiorespiratory hypothesis with near-infrared spectroscopy (NIRS): Overview and Perspectives. *Frontiers in Neuroscience*, 15(August), 1–7. <https://doi.org/10.3389/fnins.2021.699948>
- Ainslie, P. N., Cotter, J. D., George, K. P., Lucas, S., Murrell, C., Shave, R., Thomas, K. N., Williams, M. J. A., & Atkinson, G. (2008). Elevation in cerebral blood flow velocity with aerobic fitness throughout healthy human ageing. *Journal of Physiology*, 586(16), 4005–4010. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2008.158279>
- Albert, S. T., Jang, J., Sheahan, H. R., Teunissen, L., Vandevoorde, K., Herzfeld, D. J., & Shadmehr, R. (2021). An implicit memory of errors limits human sensorimotor adaptation. *Nature Human Behaviour*, 5(7), 920–934. <https://doi.org/10.1038/s41562-020-01036-x>
- Albinet, C. T., Mandrick, K., Bernard, P. L., Perrey, S., & Blain, H. (2014). Improved cerebral oxygenation response and executive performance as a function of cardiorespiratory fitness in older women: A fNIRS study. *Frontiers in Aging Neuroscience*, 6(OCT). <https://doi.org/10.3389/fnagi.2014.00272>
- Anguera, J. A., Reuter-Lorenz, P. A., Willingham, D. T., & Seidler, R. D. (2010). Contributions of spatial working memory to visuomotor learning. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 22(9), 1917–1930. <https://doi.org/10.1162/jocn.2009.21351>
- Angulo-Barroso, R., Ferrer-Uris, B., & Busquets, A. (2019). Enhancing children’s motor memory retention through acute intense exercise: Effects of different exercise durations. *Frontiers in Psychology*, 10(AUG), 1–9. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2019.02000>
- Audiffren, M. (2016). The Reticular-Activating Hypofrontality (RAH) model of acute exercise: Current data and future perspectives. In *Exercise-Cognition Interaction: Neuroscience Perspectives*. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800778-5.00007-4>
- Austin, M., & Loprinzi, P. D. (2019). Acute exercise and mindfulness meditation on learning and memory: Randomized controlled intervention. *Health Promotion*

- Perspectives*, 9(4), 314–318. <https://doi.org/10.15171/hpp.2019.43>
- Awh, E., & Jonides, J. (2001). Overlapping mechanisms of attention and spatial working memory. *Trends in Cognitive Sciences*, 5(3), 119–126. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(00\)01593-X](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01593-X)
- Ayaz, H., Shewokis, P. A., Bunce, S., Izzetoglu, K., Willems, B., & Onaral, B. (2012). Optical brain monitoring for operator training and mental workload assessment. *NeuroImage*, 59(1), 36–47. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.06.023>
- Bahmani, Z., Clark, K., Merrikhi, Y., Mueller, A., Pettine, W., Vanegas, M. I., Moore, T., & Noudoost, B. (2019). Prefrontal contributions to attention and working memory. *Curr Top Behav Neurosci*, 41, 129–153. https://doi.org/10.1007/7854_2018_74
- Baiget, E., Iglesias, X., & Rodríguez, F. A. (2020). Validity of heart rate-based models for estimating oxygen uptake during tennis play. *Journal of Strength and Conditioning Research*, 34(11), 3208–3216. <https://doi.org/10.1519/JSC.0000000000002696>
- Baker, L. D., Frank, L. L., Foster-Schubert, K., Green, P. S., Wilkinson, C. W., McTiernan, A., Plymate, S. R., Fishel, M. A., Watson, G. S., Cholerton, B. A., Duncan, G. E., Mehta, P. D., & Craft, S. (2010). Effects of aerobic exercise on mild cognitive impairment: A controlled trial. *Archives of Neurology*, 67(1), 71–79. <https://doi.org/10.1001/archneurol.2009.307>
- Bakken, R. C., Carey, J. R., Di Fabio, R. P., Erlandson, T. J., Hake, J. L., & Intihar, T. W. (2001). Effect of aerobic exercise on tracking performance in elderly people: A pilot study. *Physical Therapy*, 81(12), 1870–1879. <https://doi.org/10.1093/ptj/81.12.1870>
- Balbim, G. M., Boa Sorte Silva, N. C., ten Brinke, L., Falck, R. S., Hortobágyi, T., Granacher, U., Erickson, K. I., Hernández-Gamboa, R., & Liu-Ambrose, T. (2023). Aerobic exercise training effects on hippocampal volume in healthy older individuals: a meta-analysis of randomized controlled trials. *GeroScience*, 46(2), 2755–2764. <https://doi.org/10.1007/s11357-023-00971-7>
- Barha, C. K., & Liu-Ambrose, T. (2018). Exercise and the aging brain: Considerations for sex differences. *Brain Plasticity*, 4(1), 53–63. <https://doi.org/10.3233/bpl-180067>

- Bekinschtein, P., Cammarota, M., Izquierdo, I., & Medina, J. H. (2008). Reviews: BDNF and memory formation and storage. *Neuroscientist*, 14(2), 147–156. <https://doi.org/10.1177/1073858407305850>
- Bloom, M. S., Orthmann-Murphy, J., & Grinspan, J. B. (2022). Motor learning and physical exercise in adaptive myelination and remyelination. *ASN Neuro*, 14. <https://doi.org/10.1177/17590914221097510>
- Boe, S. G., Cassidy, R. J., McIlroy, W. E., & Graham, S. J. (2012). Single session motor learning demonstrated using a visuomotor task: Evidence from fMRI and behavioural analysis. *Journal of Neuroscience Methods*, 209(2), 308–319. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2012.06.016>
- Bonafiglia, J. T., Rotundo, M. P., Whittall, J. P., Scribbans, T. D., Graham, R. B., & Gurd, B. J. (2016). Inter-individual variability in the adaptive responses to endurance and sprint interval training: A randomized crossover study. *PLoS ONE*, 11(12), 1–14. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167790>
- Bond, K. M., & Taylor, J. A. (2017). Structural learning in a visuomotor adaptation task is explicitly accessible. *ENeuro*, 4(4), 1–16. <https://doi.org/10.1523/ENEURO.0122-17.2017>
- Braun, D. A., Aertsen, A., Wolpert, D. M., & Mehring, C. (2009). Motor task variation induces structural learning. *Current Biology*, 19(4), 352–357. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.01.036>
- Braver, T. S., Barch, D. M., Keys, B. A., Carter, C. S., Cohen, J. D., Kaye, J. A., Janowsky, J. S., Taylor, S. F., Yesavage, J. A., Mumenthaler, M. S., Jagust, W. J., & Reed, B. R. (2001). Context processing in older adults: Evidence for a theory relating cognitive control to neurobiology in healthy aging. *Journal of Experimental Psychology: General*, 130(4), 746–763. <https://doi.org/10.1037/0096-3445.130.4.746>
- Brown, L., Sherbenou, R. J. y Johnsen, S. K. (2019). TONI-4. Test de inteligencia no verbal - 4 (B. Ruiz - Fernández, adaptadora). Madrid: TEA Ediciones.

- Brown, R. M., & Robertson, E. M. (2007). Off-line processing: Reciprocal interactions between declarative and procedural memories. *Journal of Neuroscience*, 27(39), 10468–10475. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2799-07.2007>
- Buitrago, M. M., Schulz, J. B., Dichgans, J., & Luft, A. R. (2004). Short and long-term motor skill learning in an accelerated rotarod training paradigm. *Neurobiology of Learning and Memory*, 81(3), 211–216. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2004.01.001>
- Buttar, K. K., Kacker, S., & Saboo, N. (2022). Normative data of maximal oxygen consumption (VO2 Max) among healthy young adults: A cross-sectional study. *Journal of Clinical and Diagnostic Research*, 31–34. <https://doi.org/10.7860/jcdr/2022/53660.16672>
- Cameron, T. A., Lucas, S. J. E., & Machado, L. (2014). Near-infrared spectroscopy reveals link between chronic physical activity and anterior frontal oxygenated hemoglobin in healthy young women. *Psychophysiology*, 52(5), 609–617. <https://doi.org/10.1111/psyp.12394>
- Caspersen, C. J., Powell Kenneth E., & Christenson Gregory M. (1985). Physical activity, exercise, and physical fitness: Definitions and distinctions for health-related research synopsis. *Public Health Reports*, 100(2), 195–202. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1424733/>
- Chang, Y.-K., Liu, S., Yu, H.-H., & Lee, Y.-H. (2012). Effect of acute exercise on executive function in children with attention deficit hyperactivity disorder. *Archives of Clinical Neuropsychology: The Official Journal of the National Academy of Neuropsychologists*, 27(2), 225–237. <https://doi.org/10.1093/arclin/acr094>
- Chisholm, D.M., Collis, M.L., Kulak, L.L., Davenport, W., & Gmber, N. (1975). Physical activity readiness. *British Columbia Medical Journal*, 17, 375–378.
- Christou, A. I., Miall, R. C., McNab, F., & Galea, J. M. (2016). Individual differences in explicit and implicit visuomotor learning and working memory capacity. *Scientific Reports*, 6(36633), 1–13. <https://doi.org/10.1038/srep36633>
- Chu, C. H., Alderman, B. L., Wei, G. X., & Chang, Y. K. (2015). Effects of acute aerobic

- exercise on motor response inhibition: An ERP study using the stop-signal task. *Journal of Sport and Health Science*, 4(1), 73–81. <https://doi.org/10.1016/j.jshs.2014.12.002>
- Cian, C., Barraud, P. A., Melin, B., & Raphel, C. (2001). Effects of fluid ingestion on cognitive function after heat stress or exercise-induced dehydration. *International Journal of Psychophysiology*, 42(3), 243–251. [https://doi.org/10.1016/S0167-8760\(01\)00142-8](https://doi.org/10.1016/S0167-8760(01)00142-8)
- Ciria, L. F., Román-Caballero, R., Vadillo, M. A., Holgado, D., Luque-Casado, A., Perakakis, P., & Sanabria, D. (2023). An umbrella review of randomized control trials on the effects of physical exercise on cognition. *Nature Human Behaviour*, 7(6), 928–941. <https://doi.org/10.1038/s41562-023-01554-4>
- Cirillo, J., Lavender, A. P., Ridding, M. C., & Semmler, J. G. (2009). Motor cortex plasticity induced by paired associative stimulation is enhanced in physically active individuals. *Journal of Physiology*, 587(24), 5831–5842. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2009.181834>
- Coats, R. O., Wilson, A. D., Snapp-Childs, W., Fath, A. J., & Bingham, G. P. (2014). The 50s cliff: Perceptuo-motor learning rates across the lifespan. *PLoS ONE*, 9(1). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085758>
- Coker, C. A. (2009). Motor learning and control for practitioners. Holcomb Hathaway, Publishers
- Colcombe, S. J., Erickson, K. I., Scalf, P. E., Kim, J. S., Prakash, R., McAuley, E., Elavsky, S., Marquez, D. X., Hu, L., & Kramer, A. F. (2006). Aerobic exercise training increases brain volume in aging humans. *Journals of Gerontology - Series A Biological Sciences and Medical Sciences*, 61(11), 1166–1170. <https://doi.org/10.1093/gerona/61.11.1166>
- Colcombe, S. J., Kramer, A. F., Erickson, K. I., Scalf, P., McAuley, E., Cohen, N. J., Webb, A., Jerome, G. J., Marquez, D. X., & Elavsky, S. (2004). Cardiovascular fitness, cortical plasticity, and aging. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(9), 3316–3321.

<https://doi.org/10.1073/pnas.0400266101>

- Colcombe, S., & Kramer, A. F. (2003). Fitness effects on the cognitive function of older adults: A meta-analytic study. *Psychological Science*, 14(2), 125–130. <https://doi.org/10.1111/1467-9280.t01-1-01430>
- Coles, K., & Tomporowski, P. D. (2008). Effects of acute exercise on executive processing, short-term and long-term memory. *Journal of Sports Sciences*, 26(3), 333–344. <https://doi.org/10.1080/02640410701591417>
- Coltman, S. K., Cashaback, J. G. A., & Gribble, P. L. (2019). Both fast and slow learning processes contribute to savings following sensorimotor adaptation. *Journal of Neurophysiology*, 121(4), 1575–1583. <https://doi.org/10.1152/jn.00794.2018>
- Coltman, S. K., van Beers, R. J., Medendorp, W. P., & Gribble, P. L. (2021). Sensitivity to error during visuomotor adaptation is similarly modulated by abrupt, gradual, and random perturbation schedules. *Journal of Neurophysiology*, 126(3), 934–945. <https://doi.org/10.1152/jn.00269.2021>
- Contreras-Vidal, J. L., Bo, J., Boudreau, J. P., & Clark, J. E. (2005). Development of visuomotor representations for hand movement in young children. *Experimental Brain Research*, 162(2), 155–164. <https://doi.org/10.1007/s00221-004-2123-7>
- Cope, M., Delpy, D. T., Reynolds, E. O., Wray, S., Wyatt, J., & van der Zee, P. (1988). Methods of quantitating cerebral near infrared spectroscopy data. *Adv Exp Med Biol*, 222, 183–189.
- Corbin, C. B., Pangrazi, R. P., & Franks, B. D. (2000). Definitions: Health, fitness, and physical activity. *President's Council on Physical Fitness and Sports Research Digest*, 3, 1–11. <http://eric.ed.gov/?id=ED470696>
- Cotman, C. W., Berchtold, N. C., & Christie, L. A. (2007). Exercise builds brain health: key roles of growth factor cascades and inflammation. *Trends in Neurosciences*, 30(9), 464–472. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2007.06.011>
- Criscimagna-Hemminger, S. E., & Shadmehr, R. (2008). Consolidation patterns of human motor memory. *Journal of Neuroscience*, 28(39), 9610–9618.

<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3071-08.2008>

- Cristini, J., Kraft, V. S., De las Heras, B., Rodrigues, L., Parwanta, Z., Hermsdörfer, J., Steib, S., & Roig, M. (2023). Differential effects of acute cardiovascular exercise on explicit and implicit motor memory: The moderating effects of fitness level. *Neurobiology of Learning and Memory*, 205(October). <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2023.107846>
- Cuenca-Martínez, F., Suso-Martí, L., León-Hernández, J. V., & Touche, R. La. (2020). The role of movement representation techniques in the motor learning process: A neurophysiological hypothesis and a narrative review. *Brain Sciences*, 10(1). <https://doi.org/10.3390/brainsci10010027>
- Cui, X., Bray, S., & Reiss, A. L. (2010). Functional near infrared spectroscopy (fNIRS) signal improvement based on negative correlation between oxygenated and deoxygenated hemoglobin dynamics. *NeuroImage*, 49(4), 3039–3046. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2009.11.050>
- Currie, J., Ramsbottom, R., Ludlow, H., Nevill, A., & Gilder, M. (2009). Cardio-respiratory fitness, habitual physical activity and serum brain derived neurotrophic factor (BDNF) in men and women. *Neuroscience Letters*, 451, 152–155. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2008.12.043>
- Dal Maso, F., Desormeau, B., Boudrias, M. H., & Roig, M. (2018). Acute cardiovascular exercise promotes functional changes in cortico-motor networks during the early stages of motor memory consolidation. *NeuroImage*, 174(December 2017), 380–392. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2018.03.029>
- Dalla, C., & Shors, T. J. (2009). Sex differences in learning processes of classical and operant conditioning. *Physiology and Behavior*, 97(2), 229–238. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2009.02.035>
- Dasso, N. A. (2019). How is exercise different from physical activity? A concept analysis. *Nursing Forum*, 54(1), 45–52. <https://doi.org/10.1111/nuf.12296>

- Davis, J. A. (1995). Physiological assesment of human fitness. In F. C. Maud P. (Ed.).
Champagne, IL: Human Kinetics.
- Dayan, E., & Cohen, L. G. (2011). Neuroplasticity subserving motor skill learning. *Neuron*,
72(3), 443–454. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.10.008>
- de Sousa, A. F. M., Medeiros, A. R., Del Rosso, S., Stults-Kolehmainen, M., & Boullosa,
D. A. (2018). The influence of exercise and physical fitness status on attention: a
systematic review. *International Review of Sport and Exercise Psychology*, 12(1),
202–234. <https://doi.org/10.1080/1750984X.2018.1455889>
- Debas, K., Carrier, J., Orban, P., Barakat, M., Lungu, O., Vandewalle, G., Tahar, A. H.,
Bellec, P., Karni, A., Ungerleider, L. G., Benali, H., & Doyon, J. (2010). Brain
plasticity related to the consolidation of motor sequence learning and motor
adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of
America*, 107(41), 17839–17844. <https://doi.org/10.1073/pnas.1013176107>
- Della-Maggiore, V., Villalta, J. I., Kovacevic, N., & McIntosh, A. R. (2017). Functional
evidence for memory stabilization in sensorimotor adaptation: A 24-h resting-state
fmri study. *Cerebral Cortex*, 27(3), 1748–1757. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhv289>
- Diamond, A., & Ling, D. S. (2020). Review of the evidence on, and fundamental questions
about, efforts to improve executive functions, including working memory. In J. M.
Novick, M. F. Bunting, M. R. Dougherty, & R. W. Engle (Eds.), *Cognitive and
Working Memory Training: Perspectives from Psychology, Neuroscience, and Human
Development*, 143–431. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780199974467.003.0008>.
- Dietrich, A., & Audiffren, M. (2011). The reticular-activating hypofrontality (RAH) model
of acute exercise. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 35(6), 1305–1325.
<https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2011.02.001>
- Dinoff, A., Herrmann, N., Swardfager, W., & Lancôt, K. L. (2017). The effect of acute
exercise on blood concentrations of brain-derived neurotrophic factor in healthy
adults: a meta-analysis. *European Journal of Neuroscience*, 46(1), 1635–1646.
<https://doi.org/10.1111/ejn.13603>

- Dishman, R. K., Berthoud, H. R., Booth, F. W., Cotman, C. W., Edgerton, V. R., Fleshner, M. R., Gandevia, S. C., Gomez-Pinilla, F., Greenwood, B. N., Hillman, C. H., Kramer, A. F., Levin, B. E., Moran, T. H., Russo-Neustadt, A. A., Salamone, J. D., Van Hoomissen, J. D., Wade, C. E., York, D. A., & Zigmond, M. J. (2006). Neurobiology of exercise. *Obesity*, 14(3), 345–356. <https://doi.org/10.1038/oby.2006.46>
- Doyon, J., Bellec, P., Amsel, R., Penhune, V., Monchi, O., Carrier, J., Lehericy, S., & Benali, H. (2009). Contributions of the basal ganglia and functionally related brain structures to motor learning. *Behavioural Brain Research*, 199(1), 61–75. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2008.11.012>
- Doyon, J., & Benali, H. (2005). Reorganization and plasticity in the adult brain during learning of motor skills. *Current Opinion in Neurobiology*, 15(2), 161–167. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2005.03.004>
- Doyon, J., & Ungerleider, L. G. (2002). Functional anatomy of motor skill learning. In L. R. Squire & D. L. Schacter (Eds.), *Neuropsychology of memory* (3rd ed., pp. 225–238). The Guilford Press.
- Dubrowski, A. (2005). Performance vs learning curves: What is motor learning and how is it measured? *Surgical Endoscopy and Other Interventional Techniques*, 19(9), 1290. <https://doi.org/10.1007/s00464-004-8261-y>
- Duncan, A., Meek, J. H., Clemence, M., Elwell, C. E., Fallon, P., Tyszczuk, L., Cope, M., & Delpy, D. T. (1996). Measurement of cranial optical path length as a function of age using phase resolved near infrared spectroscopy. *Pediatric Research*, 39(5), 889–894. <https://doi.org/10.1203/00006450-199605000-00025>
- Dupuy, O., Gauthier, C. J., Desjardins, M., Mekary, S., Pouliot, P., Hoge, R. D., Bherer, L., Lesage, F., Fraser, S. A., & Desjardins-Cr  peau, L. (2015). Higher levels of cardiovascular fitness are associated with better executive function and prefrontal oxygenation in younger and older women. *Frontiers in Human Neuroscience*, 9(February), 1–12. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2015.00066>
- El-Sayes, J., Harasym, D., Turco, C. V., Locke, M. B., & Nelson, A. J. (2019). Exercise-induced neuroplasticity: a mechanistic model and prospects for promoting plasticity.

Neuroscientist, 25(1), 65–85. <https://doi.org/10.1177/1073858418771538>

- Erickson, K. I., Hillman, C., Stillman, C. M., Ballard, R. M., Bloodgood, B., Conroy, D. E., Macko, R., Marquez, D. X., Petruzzello, S. J., & Powell, K. E. (2019). Physical activity, cognition, and brain outcomes: A review of the 2018 physical activity guidelines. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 51(6), 1242–1251. <https://doi.org/10.1249/MSS.0000000000001936>
- Erickson, K. I., Prakash, R. S., Voss, M. W., Chaddock, L., Hu, L., Morris, K. S., White, S. M., Wójcicki, T. R., McAuley, E., & Kramer, A. F. (2009). Aerobic fitness is associated with hippocampal volume in elderly humans. *Hippocampus*, 19(10), 1030–1039. <https://doi.org/10.1161/CIRCULATIONAHA.110.956839>
- Etnier, J. L., Romero, D. H., & Traustadóttir, T. (2001). Acquisition and retention of motor skills as a function of age and aerobic fitness. *Journal of Aging and Physical Activity*, 9, 425–437.
- Fekete, T., Rubin, D., Carlson, J. M., & Mujica-Parodi, L. R. (2011). The NIRS analysis package: Noise reduction and statistical inference. *PLoS ONE*, 6(9). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024322>
- Fernández-Ruiz, J., Hall, C., Vergara, P., & Díaz, R. (2000). Prism adaptation in normal aging: Slower adaptation rate and larger aftereffect. *Cognitive Brain Research*, 9(3), 223–226. [https://doi.org/10.1016/S0926-6410\(99\)00057-9](https://doi.org/10.1016/S0926-6410(99)00057-9)
- Fernandez-Ruiz, J., Wong, W., Armstrong, I. T., & Flanagan, J. R. (2011). Relation between reaction time and reach errors during visuomotor adaptation. *Behavioural Brain Research*, 219(1), 8–14. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2010.11.060>
- Ferrer-Uris, B., Busquets, A., & Angulo-Barroso, R. (2018). Adaptation and retention of a perceptual-motor task in children: Effects of a single bout of intense endurance exercise. *Journal of Sport and Exercise Psychology*, 1–9. <https://doi.org/10.1123/jsep.2017-0044>
- Ferrer-Uris, B., Busquets, A., Lopez-Alonso, V., Fernandez-del-Olmo, M., & Angulo-Barroso, R. (2017). Enhancing consolidation of a rotational visuomotor adaptation

- task through acute exercise. *PLOS ONE*, 12(4), 1–18.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175296>
- Feter, N., Alt, R., Dias, M. G., & Rombaldi, A. J. (2019). How do different physical exercise parameters modulate brain-derived neurotrophic factor in healthy and non-healthy adults? A systematic review, meta-analysis and meta-regression. *Science and Sports*, 34(5), 293–304. <https://doi.org/10.1016/j.scispo.2019.02.001>
- Floyer-Lea, A., & Matthews, P. M. (2005). Distinguishable brain activation networks for short- and long-term motor skill learning. *Journal of Neurophysiology*, 94(1), 512–518. <https://doi.org/10.1152/jn.00717.2004>
- Foerde, K., & Poldrack, R. A. (2009). *Procedural Learning in Humans*. *Encyclopedia of Neuroscience*, 1083–1091. <https://doi.org/10.1016/b978-008045046-9.00783-x>
- Fuster, J. M. (2000). Executive frontal functions. *Experimental Brain Research*, 133(1), 66–70. <https://doi.org/10.1007/s002210000401>
- Gentili, R. J., Bradberry, T. J., Oh, H., Costanzo, M. E., Kerick, S. E., Contreras-Vidal, J. L., & Hatfield, B. D. (2015). Evolution of cerebral cortico-cortical communication during visuomotor adaptation to a cognitive-motor executive challenge. *Biological Psychology*, 105, 51–65. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2014.12.003>
- Gentili, R. J., Bradberry, T. J., Oh, H., Hatfield, B. D., & Contreras Vidal, J. L. (2011). Cerebral cortical dynamics during visuomotor transformation: Adaptation to a cognitive-motor executive challenge. *Psychophysiology*, 48(6), 813–824. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2010.01143.x>
- Gentili, R. J., Hadavi, C., Ayaz, H., Shewokis, P. A., & Contreras-Vidal, J. L. (2010). Hemodynamic correlates of visuomotor motor adaptation by functional Near Infrared Spectroscopy. *Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society, EMBC'10*, 2918–2921. <https://doi.org/10.1109/IEMBS.2010.5626284>
- Gentili, R. J., Shewokis, P. A., Ayaz, H., & Contreras-Vidal, J. L. (2013). Functional near-infrared spectroscopy-based correlates of prefrontal cortical dynamics during a

- cognitive-motor executive adaptation task. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7(277), 1–13. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00277>
- Ghosh, A., Dal Maso, F., Roig, M., Mitsis, G. D., & Boudrias, M. H. (2019). Unfolding the effects of acute cardiovascular exercise on neural correlates of motor learning using convolutional neural networks. *Frontiers in Neuroscience*, 13(November), 1–16. <https://doi.org/10.3389/fnins.2019.01215>
- Giles, G. E., Brunyé, T. T., Eddy, M. D., Mahoney, C. R., Gagnon, S. A., Taylor, H. A., & Kanarek, R. B. (2014). Acute exercise increases oxygenated and deoxygenated hemoglobin in the prefrontal cortex. *NeuroReport*, 25(16), 1320–1325. <https://doi.org/10.1097/WNR.0000000000000266>
- Goto, K., Hoshi, Y., Sata, M., Kawahara, M., Takahashi, M., & Murohashi, H. (2011). Role of the prefrontal cortex in the cognitive control of reaching movements: near-infrared spectroscopy study. *Journal of Biomedical Optics*, 16(12), 127003. <https://doi.org/10.1117/1.3658757>
- Grafton, S. T., Hazeltine, E., & Ivry, R. (1995). Functional mapping of sequence learning in normal humans. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 7(4), 497–510. <https://doi.org/10.1162/jocn.1995.7.4.497>
- Graydon, F. X., Friston, K. J., Thomas, C. G., Brooks, V. B., & Menon, R. S. (2005). Learning-related fMRI activation associated with a rotational visuo-motor transformation. *Cognitive Brain Research*, 22(3), 373–383. <https://doi.org/10.1016/j.cogbrainres.2004.09.007>
- Greenhouse, S., and Geisser, S. (1959). On methods in the analysis of profile data. *Psychometrika* 24, 95–112. <https://doi.org/10.1007/BF02289823>
- Hadjiosif, A. M., Morehead, J. R., & Smith, M. A. (2023). A double dissociation between savings and long-term memory in motor learning. In *PLoS Biology* (Vol. 21, Issue 4). <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001799>
- Haeussinger, F. B., Dresler, T., Heinzl, S., Schecklmann, M., Fallgatter, A. J., & Ehlis, A. C. (2014). Reconstructing functional near-infrared spectroscopy (fNIRS) signals

- impaired by extra-cranial confounds: An easy-to-use filter method. *NeuroImage*, 95, 69–79. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2014.02.035>
- Hall, J. A. Y., & Kimura, D. (1995). Sexual orientation and performance on sexually dimorphic motor tasks. *Archives of Sexual Behavior*, 24(4), 395–407. <https://doi.org/10.1007/BF01541855>
- Halsband, U., & Lange, R. K. (2006). Motor learning in man: A review of functional and clinical studies. *Journal of Physiology Paris*, 99(4–6), 414–424. <https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2006.03.007>
- Hausmann, M., Schoofs, D., Rosenthal, H. E. S., & Jordan, K. (2009). Interactive effects of sex hormones and gender stereotypes on cognitive sex differences-A psychobiosocial approach. *Psychoneuroendocrinology*, 34(3), 389–401. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2008.09.019>
- Hayashi, T., Yokoi, A., Hirashima, M., & Nozaki, D. (2016). Visuomotor map determines how visually guided reaching movements are corrected within and across trials. *ENeuro*, 3(3), 352–357. <https://doi.org/10.1523/ENEURO.0032-16.2016>
- Herold, F., Wiegel, P., Scholkmann, F., & Müller, N. (2018). Applications of functional near-infrared spectroscopy (fNIRS) neuroimaging in exercise–cognition science: A systematic, methodology-focused review. *Journal of Clinical Medicine*, 7(12), 466. <https://doi.org/10.3390/jcm7120466>
- Hillman, C. H., Erickson, K. I., & Kramer, A. F. (2008). Be smart, exercise your heart: Exercise effects on brain and cognition. *Nature Reviews Neuroscience*, 9(1), 58–65. <https://doi.org/10.1038/nrn2298>
- Hillman, C. H., Pontifex, M. B., Raine, L. B., Castelli, D. M., Hall, E. E., & Kramer, A. F. (2009). The effect of acute treadmill walking on cognitive control and academic achievement in preadolescent children. *Neuroscience*, 159(3), 1044–1054. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2009.01.057>
- Hillman, C. H., Weiss, E. P., Hagberg, J. M., & Hatfield, B. D. (2002). The relationship of age and cardiovascular fitness to cognitive and motor processes. *Psychophysiology*,

- 39(3), 303–312. <https://doi.org/10.1017/S0048577201393058>
- Holman, S. R., & Staines, W. R. (2021). The effect of acute aerobic exercise on the consolidation of motor memories. *Experimental Brain Research*, 239(8), 2461–2475. <https://doi.org/10.1007/s00221-021-06148-y>
- Holzschneider, K., Wolbers, T., Röder, B., & Hötting, K. (2012). Cardiovascular fitness modulates brain activation associated with spatial learning. *NeuroImage*, 59(3), 3003–3014. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.10.021>
- Hötting, K., & Röder, B. (2013). Beneficial effects of physical exercise on neuroplasticity and cognition. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 37(9), 2243–2257. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2013.04.005>
- Hsieh, S. S., Chang, Y. K., Hung, T. M., & Fang, C. L. (2016). The effects of acute resistance exercise on young and older males' working memory. *Psychology of Sport and Exercise*, 22, 286–293. <https://doi.org/10.1016/j.psychsport.2015.09.004>
- Hsieh, S. S., Fung, D., Tsai, H., Chang, Y. K., Huang, C. J., & Hung, T. M. (2018). Differences in working memory as a function of physical activity in children. *Neuropsychology*. <https://doi.org/10.1037/neu0000473>
- Huang, V. S., Haith, A., Mazzoni, P., & Krakauer, J. W. (2011). Rethinking motor learning and savings in adaptation paradigms: Model-free memory for successful actions combines with internal models. *Neuron*, 70(4), 787–801. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.04.012>
- Hübner, L., Vieluf, S., Godde, B., & Voelcker-Rehage, C. (2019). Explaining individual differences in fine motor performance and learning in older adults: The contribution of muscle strenght and cardiovascular fitness. *Journal of Aging and Physical Activity*, 27, 725–738.
- Hübner, L., & Voelcker-Rehage, C. (2017). Does physical activity benefit motor performance and learning of upper extremity tasks in older adults? – A systematic review. *European Review of Aging and Physical Activity*, 14(1), 1–19. <https://doi.org/10.1186/s11556-017-0181-7>

- Hung, A., Roig, M., Gillen, J. B., Sabiston, C. M., Swardfager, W., & Chen, J. L. (2021). Aerobic exercise and aerobic fitness level do not modify motor learning. *Scientific Reports*, 11(1), 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-84764-y>
- Hyodo, K., Dan, I., Kyutoku, Y., Suwabe, K., Byun, K., Ochi, G., Kato, M., & Soya, H. (2016). The association between aerobic fitness and cognitive function in older men mediated by frontal lateralization. *NeuroImage*, 125, 291–300. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.09.062>
- Jasper, H.H. (1958). Report of the committee on the methods of clinical examination in electroencephalography. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 10(2), 370–375. [https://doi.org/10.1016/0013-4694\(58\)90053-1](https://doi.org/10.1016/0013-4694(58)90053-1)
- Kempermann, G. (2002). Why new neurons? Possible functions for adult hippocampal neurogenesis. *The Journal of Neuroscience*, 22(3), 635–638. <https://doi.org/10.1097/00041327-200306000-00019>
- Kenney, W. L., Wilmore, J. H., & Costill, D. L. (2014). Fisiología del deporte y el ejercicio. Médica Panamericana
- Kimura, D. (2004). Human sex differences in cognition, fact, not predicament. *Sexualities, Evolution and Gender*, 6(1), 45–53. <https://doi.org/10.1080/14616660410001733597>
- Kirchner, W. K. (1958). Age differences in short-term retention of rapidly changing information. *Journal of Experimental Psychology*, 55(4), 352–358.
- Kleim, J. A., & Jones, T. A. (2008). Principles of experience-dependent neural plasticity: Implications for rehabilitation after brain damage. *Journal of Speech, Language, and Hearing Research*, 51(1), 225–239. [https://doi.org/10.1044/1092-4388\(2008/018\)](https://doi.org/10.1044/1092-4388(2008/018))
- Krakauer, J. W., Ghez, C., & Ghilardi, M. F. (2005). Adaptation to visuomotor transformations: Consolidation, interference, and forgetting. *Journal of Neuroscience*, 25(2), 473–478. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4218-04.2005>
- Krakauer, J. W., Hadjiosif, A. M., Xu, J., Wong, A. L., & Haith, A. M. (2019). Motor learning. *Comprehensive Physiology*, 9(2), 613–663. <https://doi.org/10.1002/cphy.c170043>

- Krakauer, J. W., & Shadmehr, R. (2006). Consolidation of motor memory. *Trends in Neurosciences*, 29(1), 58–64. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2005.10.003>
- Kuhne, L. A., Ksiezarczyk, A. M., Braumann, K. M., Reer, R., Jacobs, T., Röder, B., & Hötting, K. (2021). The effects of acute cardiovascular exercise on memory and its associations with exercise-induced increases in neurotrophic factors. *Frontiers in Aging Neuroscience*, 13(November), 1–17. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2021.750401>
- Labban, J. D., & Etnier, J. L. (2011). Effects of acute exercise on long-term memory. *Exercise and Sport*, 82(4), 712–721. <https://doi.org/10.1080/02699931.2022.2050890>
- Landi, S. M., Baguear, F., & Della-Maggiore, V. (2011). One week of motor adaptation induces structural changes in primary motor cortex that predict long-term memory one year later. *Journal of Neuroscience*, 31(33), 11808–11813. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2253-11.2011>
- Landsness, E. C., Ferrarelli, F., Sarasso, S., Goldstein, M. R., Riedner, B. A., Cirelli, C., Perfetti, B., Moisesello, C., Ghilardi, M. F., & Tononi, G. (2011). Electrophysiological traces of visuomotor learning and their renormalization after sleep. *Clinical Neurophysiology*, 122(12), 2418–2425. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2011.05.001>
- Latash, M., & Zatsiorsky, V. (2016). Biomechanics and motor control. Defining central concepts (1st ed.). Elsevier.
- Leff, D. R., Orihuela-Espina, F., Elwell, C. E., Athanasiou, T., Delpy, D. T., Darzi, A. W., & Yang, G. Z. (2011). Assessment of the cerebral cortex during motor task behaviours in adults: A systematic review of functional near infrared spectroscopy (fNIRS) studies. *NeuroImage*, 54(4), 2922–2936. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.10.058>
- Léger, L. A., & Lambert, J. (1982). A maximal multistage 20-m shuttle run test to predict VO₂ max. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 49(1), 1–12. <https://doi.org/10.1007/BF00428958>

- Léger, A.; Lambert, J.; Goulet, A.; Rowan, C.; Dinelle, Y. (1984). Aerobic capacity of 6 to 17-year-old Quebecois--20 meter shuttle run test with 1 minute stages. *Can. J. Sport. Sci.*, 9, 64–69.
- Léger, L. A., Mercier, D., Gadoury, C., & Lambert, J. (1988). The multistage 20 metre shuttle run test for aerobic fitness. *Journal of Sports Sciences*, 6(2), 93–101. <https://doi.org/10.1080/02640418808729800>
- Lehmann, N., & Taubert, M. (2018). Exercise-Induced improvement in motor learning. In Budde, H., & Wegner, M., *The exercise effect on mental health*, 188–224, CRC Press <https://doi.org/10.4324/9781315113906-8>
- Lehmann, N., Villringer, A., & Taubert, M. (2022). Priming cardiovascular exercise improves complex motor skill learning by affecting the trajectory of learning-related brain plasticity. *Scientific Reports*, 12(1), 1–16. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-05145-7>
- Leow, L. A., Gunn, R., Marinovic, W., & Carroll, T. J. (2017). Estimating the implicit component of visuomotor rotation learning by constraining movement preparation time. *Journal of Neurophysiology*, 118(2), 666–676. <https://doi.org/10.1152/jn.00834.2016>
- Loprinzi, P. D., Roig, M., Tomporowski, P. D., Javadi, A. H., & Kelemen, W. L. (2023). Effects of acute exercise on memory: Considerations of exercise intensity, post-exercise recovery period and aerobic endurance. *Memory and Cognition*, 51(4), 1011–1026. <https://doi.org/10.3758/s13421-022-01373-4>
- Ludyga, S., Mücke, M., Colledge, F. M. A., Pühse, U., & Gerber, M. (2019). A combined eeg-fnirs study investigating mechanisms underlying the association between aerobic fitness and inhibitory control in young adults. *Neuroscience*, 419, 23–33. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2019.08.045>
- Lulic, T., El-Sayes, J., Fassett, H. J., & Nelson, A. J. (2017). Physical activity levels determine exercise-induced changes in brain excitability. *PLoS ONE*, 12(3), 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0173672>

- Luque-Casado, A., Perakakis, P., Hillman, C. H., Kao, S. C., Llorens, F., Guerra, P., & Sanabria, D. (2016). Differences in sustained attention capacity as a function of aerobic fitness. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 48(5), 887–895. <https://doi.org/10.1249/MSS.0000000000000857>
- Luque-Casado, A., Zabala, M., Morales, E., Mateo-March, M., & Sanabria, D. (2013). Cognitive performance and heart rate variability: The influence of fitness level. *PLoS ONE*, 8(2). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056935>
- Magill, R. A., & Anderson, D. I. (2014). Motor learning and control. Concepts and applications (10th ed.) New York University
- Mang, C. S., Snow, N. J., Campbell, K. L., Ross, C. J. D., & Boyd, L. A. (2014). A single bout of high-intensity aerobic exercise facilitates response to paired associative stimulation and promotes sequence-specific implicit motor learning. *Journal of Applied Physiology*, 117(11), 1325–1336. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00498.2014>
- Mang, C. S., Snow, N. J., Wadden, K. P., Campbell, K. L., & Boyd, L. A. (2016). High-intensity aerobic exercise enhances motor memory retrieval. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 48(12), 2477–2486. <https://doi.org/10.1249/MSS.0000000000001040>
- Marrocco, J., & McEwen, B. S. (2016). Sex in the brain: Hormones and sex differences. *Dialogues in Clinical Neuroscience*, 18(4), 373–383. <https://doi.org/10.31887/dcns.2016.18.4/jmarrocco>
- Martins, A. Q., Kavussanu, M., Willoughby, A., & Ring, C. (2013). Moderate intensity exercise facilitates working memory. *Psychology of Sport and Exercise*, 14(3), 323–328. <https://doi.org/10.1016/j.psychsport.2012.11.010>
- McDonnell, M. N., Buckley, J. D., Opie, G. M., Ridding, M. C., & Semmler, J. G. (2013). A single bout of aerobic exercise promotes motor cortical neuroplasticity. *Journal of Applied Physiology*, 114(9), 1174–1182. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.01378.2012>

- 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](https://doi.org/10.1016/S0893-6080(96)00035-4)
- Minitab. (2023). *Interpret all statistics and graphs for cross correlation*. <https://support.minitab.com/en-us/minitab/20/help-and-how-to/statistical-modeling/time-series/how-to/cross-correlation/interpret-the-results/all-statistics-and-graphs/>
- Miyake, A., Friedman, N. P., Emerson, M. J., Witzki, a H., Howerter, A., & Wager, T. D. (2000). The unity and diversity of executive functions and their contributions to complex “Frontal Lobe” tasks: a latent variable analysis. *Cognitive Psychology*, 41(1), 49–100. <https://doi.org/10.1006/cogp.1999.0734>
- Molavi, B., & Dumont, G. A. (2012). Wavelet-based motion artifact removal for functional near-infrared spectroscopy. *Physiological Measurement*, 33(2), 259–270. <https://doi.org/10.1088/0967-3334/33/2/259>
- Morehead, J. R., Qasim, S. E., Crossley, M. J., & Ivry, R. (2015). Savings upon re-aiming in visuomotor adaptation. *Journal of Neuroscience*, 35(42), 14386–14396. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1046-15.2015>
- Moreno-Briseño, P., Díaz, R., Campos-Romo, A., & Fernandez-Ruiz, J. (2010). Sex-related differences in motor learning and performance. *Behavioral and Brain Functions*, 6, 2–5. <https://doi.org/10.1186/1744-9081-6-74>
- Moriarty, T. A., Mermier, C., Kravitz, L., Gibson, A., Beltz, N., & Zuhl, M. (2019). Acute aerobic exercise based cognitive and motor priming: Practical applications and mechanisms. *Frontiers in Psychology*, 10(December), 1–8. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2019.02790>
- Muellbacher, W., Ziemann, U., Wissel, J., Dang, N., Kofler, M., Facchini, S., Boroojerdi, B., Poewe, W., & Hallett, M. (2002). Early consolidation in human primary motor cortex. *Nature*, 415(6872), 640–644. <https://doi.org/10.1038/nature712>
- Mutha, P. K., Stapp, L. H., Sainburg, R. L., & Haaland, K. Y. (2014). Frontal and parietal cortex contributions to action modification. *Cortex*, 57, 38–50.

<https://doi.org/10.1016/j.cortex.2014.03.005>

- Netz, Y., Herschkovitz, S. F., Levin, O., & Ziv, G. (2023). The effect of acute exercise on cognitive and motor inhibition – Does fitness moderate this effect? *Psychology of Sport and Exercise*, 65(October 2022). <https://doi.org/10.1016/j.psychsport.2022.102344>
- Neva, J. L., Ma, J. A., Orsholits, D., Boisgontier, M. P., & Boyd, L. A. (2019). The effects of acute exercise on visuomotor adaptation, learning, and inter-limb transfer. *Experimental Brain Research*, 237(4), 1109–1127. <https://doi.org/10.1007/s00221-019-05491-5>
- Nevill, A. M., de Menezes-Junior, F. J., de Jesus, Í. C., de Fatima Aguiar Lopes, M., Corazza, P. R. P., Tadiotto, M. C., Mota, J., & Leite, N. (2021). Predicting cardiorespiratory fitness using the 20 m shuttle run test: New insights using non-linear allometry. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 53(8), 1624–1629. <https://doi.org/10.1249/MSS.0000000000002637>
- Nevo, O., Soustiel, J. F., & Thaler, I. (2007). Cerebral blood flow is increased during controlled ovarian stimulation. *American Journal of Physiology - Heart and Circulatory Physiology*, 293(6), 3265–3269. <https://doi.org/10.1152/ajpheart.00633.2007>
- Newell, K. M., Liu, Y.-T., & Mayer-Kress, G. (2001). Time scales in motor learning and development. *Psychological Review*, 108(1), 57–82. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.108.1.57>
- Ono, Y., Noah, J. A., Zhang, X., Nomoto, Y., Suzuki, T., Shimada, S., Tachibana, A., Bronner, S., & Hirsch, J. (2015). Motor learning and modulation of prefrontal cortex: An fNIRS assessment. *Journal of Neural Engineering*, 12(6), 66004. <https://doi.org/10.1088/1741-2560/12/6/066004>
- Ostadan, F., Centeno, C., Daloze, J. F., Frenn, M., Lundbye-Jensen, J., & Roig, M. (2016). Changes in corticospinal excitability during consolidation predict acute exercise-induced off-line gains in procedural memory. *Neurobiology of Learning and Memory*, 136, 196–203. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2016.10.009>

- Passingham, R. E., & Lau, H. (2023). Do we understand the prefrontal cortex? *Brain Structure and Function*, 228(5), 1095–1105. <https://doi.org/10.1007/s00429-022-02587-7>
- Passingham, R. E., Toni, I., & Rushworth, M. F. S. (2000). Specialisation within the prefrontal cortex: The ventral prefrontal cortex and associative learning. *Experimental Brain Research*, 133(1), 103–113. <https://doi.org/10.1007/s002210000405>
- Perini, R., Bortoletto, M., Capogrosso, M., Fertonani, A., & Miniussi, C. (2016). Acute effects of aerobic exercise promote learning. *Scientific Reports*, 6(April), 1–8. <https://doi.org/10.1038/srep25440>
- Pesce, C. (2012). Shifting the focus from quantitative to qualitative exercise characteristics in exercise and cognition research. *Journal of Sport and Exercise Psychology*, 34(6), 766–786. <https://doi.org/10.1123/jsep.34.6.766>
- Pontifex, M. B., Hillman, C. H., & Polich, J. (2009). Age, physical fitness, and attention: P3a and P3b. *Psychophysiology*, 46(2), 379–387. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2008.00782.x>
- Press, D. Z., Casement, M. D., Pascual-Leone, A., & Robertson, E. M. (2005). The time course of off-line motor sequence learning. *Cognitive Brain Research*, 25(1), 375–378. <https://doi.org/10.1016/j.cogbrainres.2005.05.010>
- Puttemans, V., Wenderoth, N., & Swinnen, S. P. (2005). Changes in brain activation during the acquisition of a multifrequency bimanual coordination task: From the cognitive stage to advanced levels of automaticity. *Journal of Neuroscience*, 25(17), 4270–4278. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3866-04.2005>
- Ramnani, N. (2006). The primate cortico-cerebellar system: Anatomy and function. *Nature Reviews Neuroscience*, 7(7), 511–522. <https://doi.org/10.1038/nrn1953>
- Richards, M., Hardy, R., & Wadsworth, M. E. J. (2003). Does active leisure protect cognition? Evidence from a national birth cohort. *Social Science and Medicine*, 56(4), 785–792. [https://doi.org/10.1016/S0277-9536\(02\)00075-8](https://doi.org/10.1016/S0277-9536(02)00075-8)
- Roberta, M., Belfiore, P., & Liparoti, M. (2020). Neuroplasticity and motor learning in

- sport activity. *Journal of Physical Education and Sport*, 20(4), 2354–2359.
<https://doi.org/10.7752/jpes.2020.s4318>
- Robertson, E. M., Pascual-Leone, A., & Miall, R. C. (2004). Current concepts in procedural consolidation. *Nature Reviews Neuroscience*, 5(7), 576–582.
<https://doi.org/10.1038/nrn1426>
- Robertson, C. V., & Marino, F. E. (2016). A role for the prefrontal cortex in exercise tolerance and termination. *Journal of Applied Physiology*, 120(4), 464–466.
<https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00363.2015>
- Robinson, D.A. (1975). Oculomotor control signals. In *Basic Mechanisms of Ocular Motility and Their Clinical Implications*, ed. P Bachyrita, G Lennerstrand, 337–74. Oxford, UK: Pergamon
- Roig, M., Nordbrandt, S., Geertsen, S. S., & Nielsen, J. B. (2013). The effects of cardiovascular exercise on human memory: A review with meta-analysis. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 37(8), 1645–1666.
<https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2013.06.012>
- Roig, M., Skriver, K., Lundbye-Jensen, J., Kiens, B., & Nielsen, J. B. (2012). A single bout of exercise improves motor memory. *PloS One*, 7(9), e44594.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0044594>
- Roig, M., Thomas, R., Mang, C. S., Snow, N. J., Ostadan, F., Boyd, L. A., & Lundbye-Jensen, J. (2016). Time-dependent effects of cardiovascular exercise on memory. *Exercise and Sport Sciences Reviews*, 44(2), 81–88.
<https://doi.org/10.1249/JES.0000000000000078>
- Romano, J. C., Howard, J. H., & Howard, D. V. (2010). One-year retention of general and sequence-specific skills in a probabilistic, serial reaction time task. *Memory*, 18(4), 427–441. <https://doi.org/10.1038/jid.2014.371>
- Rossi, A. F., Pessoa, L., Desimone, R., & Ungerleider, L. G. (2009). The prefrontal cortex and the executive control of attention. *Exp Brain Res.*, 129(3), 489–497.
<https://doi.org/10.1007/s00221-008-1642-z>

- Rowe, J. B., Toni, I., Josephs, O., Frackowiak, R. S. J., & Passingham, R. E. (2000). The prefrontal cortex: Response selection or maintenance within working memory? *Science*, 288(5471), 1656–1660. <https://doi.org/10.1126/science.288.5471.1656>
- Ruitenbergh, M. F. L., Koppelmans, V., De Dios, Y. E., Gadd, N. E., Wood, S. J., Reuter-Lorenz, P. A., Kofman, I., Bloomberg, J. J., Mulavara, A. P., & Seidler, R. D. (2018). Neural correlates of multi-day learning and savings in sensorimotor adaptation. *Scientific Reports*, 8(1), 1–14. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-32689-4>
- Salzman, T., Dupuy, O., & Fraser, S. A. (2022). Effects of cardiorespiratory fitness on cerebral oxygenation in healthy adults: A systematic review. *Frontiers in Physiology*, 13(March), 1–15. <https://doi.org/10.3389/fphys.2022.838450>
- Samani, A., & Heath, M. (2018). Executive-related oculomotor control is improved following a 10-min single-bout of aerobic exercise: Evidence from the antisaccade task. *Neuropsychologia*, 108(March 2017), 73–81. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2017.11.029>
- Schmidt, R. A., & Lee, T. D. (2011). Motor control and learning: A behavioral emphasis (5th ed.). Human Kinetics.
- Scholkmann, F., Spichtig, S., Muehlemann, T., & Wolf, M. (2010). How to detect and reduce movement artifacts in near-infrared imaging using moving standard deviation and spline interpolation. *Physiological Measurement*, 31(5), 649–662. <https://doi.org/10.1088/0967-3334/31/5/004>
- Scholkmann, F., & Wolf, M. (2013). General equation for the differential pathlength factor of the frontal human head depending on wavelength and age. *Journal of Biomedical Optics*, 18(10), 105004. <https://doi.org/10.1117/1.jbo.18.10.105004>
- Segal, S. K., Cotman, C. W., & Cahill, L. F. (2012). Exercise-induced noradrenergic activation enhances memory consolidation in both normal aging and patients with amnesic mild cognitive impairment. *J Alzheimers Dis.*, 32(4), 1011–1018. <https://doi.org/10.3233/JAD-2012-121078.Exercise-Induced>
- Seidel, O., Carius, D., Kenville, R., & Ragert, P. (2017). Motor learning in a complex

- balance task and associated neuroplasticity: a comparison between endurance athletes and nonathletes. *Journal of Neurophysiology*, 118(3), 1849–1860. <https://doi.org/10.1152/JN.00419.2017>
- Seidler, R. D., Gluskin, B. S., & Greeley, B. (2017). Right prefrontal cortex transcranial direct current stimulation enhances multi-day savings in sensorimotor adaptation. *Journal of Neurophysiology*, 117(1), 429–435. <https://doi.org/10.1152/jn.00563.2016>
- Shadmehr, R., Smith, M. A., & Krakauer, J. W. (2010). Error correction, sensory prediction, and adaptation in motor control. *Annual Review of Neuroscience*, 33, 89–108. <https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-060909-153135>
- Shewokis, P. A., Ayaz, H., Izzetoglu, M., Bunce, S., Gentili, R. J., Sela, I., Izzetoglu, K., & Onaral, B. (2011). Brain in the loop: Assessing learning using fNIR in cognitive and motor tasks. In *Foundations of Augmented Cognition: Directing the Future of Adaptive Systems - 6th International Conference, FAC 2011, Held as Part of HCI International 2011, Proceedings. Lecture Notes in Computer Science (Including Subseries Lecture Notes in Artificial Intelligence)*, 6780 LNAI, 240–249. https://doi.org/10.1007/978-3-642-21852-1_30
- Shmuelof, L., & Krakauer, J. W. (2011). Are we ready for a natural history of motor learning? *Neuron*, 72(3), 469–476. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.10.017>
- Siegel, M., Buschman, T. J., & Miller, E. K. (2015). Cortical information flow during flexible sensorimotor decisions. *Science*, 348(6241), 1352–1355. <https://doi.org/10.1126/science.aab0551>
- Singh, A. M., Neva, J. L., & Staines, W. R. (2016). Aerobic exercise enhances neural correlates of motor skill learning. *Behavioural Brain Research*, 301, 19–26. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2015.12.020>
- Singh, A. M., & Staines, W. R. (2015). The effects of acute aerobic exercise on the primary motor cortex. *Journal of Motor Behavior*, 47(4), 328–339. <https://doi.org/10.1080/00222895.2014.983450>
- Skriver, K., Roig, M., Lundbye-Jensen, J., Pingel, J., Helge, J. W., Kiens, B., & Nielsen, J.

- B. (2014). Acute exercise improves motor memory: Exploring potential biomarkers. *Neurobiology of Learning and Memory*, 116, 46–58. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2014.08.004>
- Smith, A. E., Goldsworthy, M. R., Garside, T., Wood, F. M., & Ridding, M. C. (2014). The influence of a single bout of aerobic exercise on short-interval intracortical excitability. *Experimental Brain Research*, 232(6), 1875–1882. <https://doi.org/10.1007/s00221-014-3879-z>
- Smith, M. A., Ghazizadeh, A., & Shadmehr, R. (2006). Interacting adaptive processes with different timescales underlie short-term motor learning. *PLoS Biology*, 4(6), e179. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040179>
- Smith, M., Deery, M., & Puzko, L. (2010). The role of health, wellness and tourism for destination development. *Journal of Hospitality and Tourism Management*, 17(1), 94–95. <https://doi.org/10.1375/jhtm.17.1.94>
- Snow, N. J., Mang, C. S., Roig, M., McDonnell, M. N., Campbell, K. L., & Boyd, L. A. (2016). The effect of an acute bout of moderate-intensity aerobic exercise on motor learning of a continuous tracking task. *PLoS ONE*, 11(2), 1–16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150039>
- Standage, D. I., Areshenkoff, C. N., Gale, D. J., Nashed, J. Y., Flanagan, J. R., & Gallivan, J. P. (2023). Whole-brain dynamics of human sensorimotor adaptation. *Cerebral Cortex*, 33(8), 4761–4778. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhac378>
- Statton, M. A., Encarnacion, M., Celnik, P., & Bastian, A. J. (2015). A single bout of moderate aerobic exercise improves motor skill acquisition. *PLoS ONE*, 10(10), 1–13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141393>
- Tachtsidis, I., & Scholkmann, F. (2016). False positives and false negatives in functional near-infrared spectroscopy: issues, challenges, and the way forward. *Neurophotonics*, 3(3), 031405. <https://doi.org/10.1117/1.nph.3.3.031405>
- Taubert, M., Villringer, A., & Lehmann, N. (2015). Endurance exercise as an “endogenous” neuro-enhancement strategy to facilitate motor learning. *Frontiers in*

- Human Neuroscience*, 9(DEC), 1–16. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2015.00692>
- Taylor, J. A., & Ivry, R. B. (2011). Flexible cognitive strategies during motor learning. *PLoS Computational Biology*, 7(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1001096>
- Taylor, J. A., & Ivry, R. B. (2014). Cerebellar and prefrontal cortex contributions to adaptation, strategies, and reinforcement learning. In *Progress in Brain Research* (1st ed., Vol. 210). Elsevier B.V. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63356-9.00009-1>
- Taylor, J. A., Krakauer, J. W., & Ivry, R. B. (2014). Explicit and implicit contributions to learning in a sensorimotor adaptation task. *Journal of Neuroscience*, 34(8), 3023–3032. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3619-13.2014>
- Thomas, R., Beck, M. M., Lind, R. R., Johnsen, L. K., Geertsen, S. S., Christiansen, L., Ritz, C., Roig, M., & Lundbye-Jensen, J. (2016). Acute exercise and motor memory consolidation: The role of exercise timing. *Neural Plasticity*, 2016, 1–11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0159589>
- Tinga, A. M., Clim, M. A., de Back, T. T., & Louwerse, M. M. (2021). Measures of prefrontal functional near-infrared spectroscopy in visuomotor learning. *Experimental Brain Research*, 239(4), 1061–1072. <https://doi.org/10.1007/s00221-021-06039-2>
- Tomprowski, P. D., & Pesce, C. (2019). Exercise, sports, and performance arts benefit cognition via a common process. *Psychological Bulletin*, 145(9), 929–951. <https://doi.org/10.1037/bul0000200>
- Tsukamoto, H., Suga, T., Takenaka, S., Tanaka, D., Takeuchi, T., Hamaoka, T., Isaka, T., & Hashimoto, T. (2016). Greater impact of acute high-intensity interval exercise on post-exercise executive function compared to moderate-intensity continuous exercise. *Physiology and Behavior*, 155, 224–230. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2015.12.021>
- Voss, M. W., Erickson, K. I., Prakash, R. S., Chaddock, L., Kim, J. S., Alves, H., Szabo, A., Phillips, S. M., Wójcicki, T. R., Mailey, E. L., Olson, E. A., Gothe, N., Vieira-Potter, V. J., Martin, S. A., Pence, B. D., Cook, M. D., Woods, J. A., McAuley, E., & Kramer, A. F. (2013). Neurobiological markers of exercise-related brain plasticity in

- older adults. *Brain, Behavior, and Immunity*, 28, 90–99. <https://doi.org/10.1016/j.bbi.2012.10.021>
- Wanner, P., Cheng, F. H., & Steib, S. (2020). Effects of acute cardiovascular exercise on motor memory encoding and consolidation: A systematic review with meta-analysis. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 116, 365–381. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2020.06.018>
- Watson, N. V., & Kimura, D. (1989). Right-hand superiority for throwing but not for intercepting. *Neuropsychologia*, 27(11–12), 1399–1414. [https://doi.org/10.1016/0028-3932\(89\)90133-4](https://doi.org/10.1016/0028-3932(89)90133-4)
- Wilkinson, R. T., & Houghton, D. (1982). Field test of arousal - a portable reaction timer with datastorage. *Hum Factors*, V 24(N 4), 487–493. <https://doi.org/10.1177/001872088202400409>
- Williams, R. A., Hatch, L., & Cooper, S. B. (2019). A review of factors affecting the acute exercise-cognition relationship in children and adolescents. *OBM Integrative and Complementary Medicine*, 4(3), 1–1. <https://doi.org/10.21926/obm.icm.1903049>
- Wolpe, N., Ingram, J. N., Tsvetanov, K. A., Henson, R. N., Wolpert, D. M., Tyler, L. K., Brayne, C., Bullmore, E. T., Calder, A. C., Cusack, R., Dalglish, T., Duncan, J., Matthews, F. E., Marslen-Wilson, W. D., Shafto, M. A., Campbell, K., Cheung, T., Davis, S., Geerligs, L., ... Rowe, J. B. (2020). Age-related reduction in motor adaptation: brain structural correlates and the role of explicit memory. *Neurobiology of Aging*, 90, 13–23. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2020.02.016>
- 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>
- Wulf, G., & Lewthwaite, R. (2016). Optimizing performance through intrinsic motivation and attention for learning: The OPTIMAL theory of motor learning. *Psychonomic Bulletin and Review*, 23(5), 1382–1414. <https://doi.org/10.3758/s13423-015-0999-9>
- Yin, C., & Wei, K. (2020). Savings in sensorimotor adaptation without an explicit strategy.

Journal of Neurophysiology, 123(3), 1180–1192.
<https://doi.org/10.1152/JN.00524.2019>

ANEXOS

ANEXO I. Artículo

Review

Can exercise shape your brain? A review of aerobic exercise effects on cognitive function and neuro-physiological underpinning mechanisms

Blai Ferrer-Uris^{1,*}, Maria Angeles Ramos¹, Albert Busquets¹ and Rosa Angulo-Barroso^{1,2}

¹ Institut Nacional d'Educació Física de Catalunya (INEFC), Universitat de Barcelona (UB), Barcelona, Spain

² Department of Kinesiology, California State University, Northridge, CA, United States

* **Correspondence:** Email: bferrer@gencat.cat; Tel: 934255445 (Ext. 213).

Abstract: It is widely accepted that physical exercise can be used as a tool for the prevention and treatment of various diseases or disorders. In addition, in the recent years, exercise has also been successfully used to enhance people's cognition. There is a large amount of research that has supported the benefits of physical exercise on human cognition, both in children and adults. Among these studies, some have focused on the acute or transitory effects of exercise on cognition, while others have focused on the effects of regular physical exercise. However, the relation between exercise and cognition is complex and we still have limited knowledge about the moderators and mechanisms underlying this relation. Most of human studies have focused on the behavioral aspects of exercise-effects on cognition, while animal studies have deepened in its possible neuro-physiological mechanisms. Even so, thanks to advances in neuroimaging techniques, there is a growing body of evidence that provides valuable information regarding these mechanisms in the human population. This review aims to analyze the effects of regular and acute aerobic exercise on cognition. The exercise-cognition relationship will be reviewed both from the behavioral perspective and from the neurophysiological mechanisms. The effects of exercise on animals, adult humans, and infant humans will be analyzed separately. Finally, physical exercise intervention programs aiming to increase cognitive performance in scholar and workplace environments will be reviewed.

Keywords: physical activity; cognition; learning; animals; young adults; children; brain; neuro-physiological mechanisms; school exercise-intervention; workplace exercise-intervention

Abbreviations: ADHD: attention deficit hyperactivity disorder; BDNF: brain-derived neurotrophic factor; IGF-1: insulin-like growth factor 1

1. Introduction

New scientific evidence is added daily to justify the prescription or recommendation of regular physical activity practice. Physical exercise has been shown to be a primary tool in the prevention and treatment of diseases or disorders of very diverse origin such as obesity [1], colon or breast cancer [2], Parkinson disease [3,4], developmental coordination disorder [5,6], attention deficit hyperactivity disorder (ADHD) [7,8], learning impairment [9], or in a multitude of psychological problems, such as depression and anxiety [10].

Beyond its function as an instrument for the prevention or treatment of disorders and pathologies, physical activity, and especially aerobic exercise, has been attributed the property of positively influencing cognitive performance [11–14]. Cognition or cognitive function can be defined as a set of mental abilities that can be grouped into areas or dimensions, among which we highlight executive function (including inhibition, cognitive flexibility, planning and execution, and updating short-term memory), attention and memory, as they are closely related to learning capacity [15–18]. In this way, the practice of physical exercise could be a tool for the stimulation of cognitive function and learning capacity [16,19,20], either from regular exercise (long-term exercise or training) or from participation in a single session of physical exercise (acute exercise).

To understand how aerobic exercise affects cognitive function, researchers have not only studies changes in behavior but have also focused on the biological mechanisms that underpin these changes. Thanks to advances in neuroimaging techniques, there is a growing volume of scientific evidence that allows determining the anatomical and functional changes that occur in different brain areas and the magnitude of the benefits that exercise can induce related to cognitive function [3,21,22]. Greater difficulties exist when trying to investigate the physiological effects of exercise on the human brain due to the high degree of invasiveness that data collection techniques would entail. For this reason, the direct observation of exercise effects on brain's physiology is usually approached with animal studies [23], while indirect evaluation in humans is usually approached through analysis of blood biomarkers [24].

Knowledge of the benefits of physical exercise and the neuro-physiological mechanisms involved could provide a greater scientific basis for the development of intervention plans based on increasing regular aerobic physical exercise to enhance cognitive performance and even academic and professional performance. In addition, the findings derived from acute exercise interventions may be especially important for their specific use in populations that are in their formative stages or in situations where the improvement of cognitive function would especially benefit their learning capacity, for example, in elementary schools, middle or high schools, or even university level.

Thus, below, some of the latest advances in the study of the effects of aerobic physical exercise on cognitive function (especially the effects on these dimensions of cognitive function most associated with learning capacity) and learning capacity will be reviewed in child and youth (6–17 years) and young adult (18–35 years) ages. The results obtained from studies with long-term interventions (training) will be differentiated from those obtained from participation in a single session of physical exercise (acute exercise). Likewise, knowing the existing difficulties in studying the physiological effects of exercise on the human brain, we will also rely on studies carried out in animals to expose the biological factors involved in the exercise-cognitive capacity association. Finally, after analyzing the state of the question, we will present some successful intervention studies aimed at improving cognitive function and learning capacity in young adult populations and children in specific contexts (i.e., current work and academic, respectively).

2. Long-term exercise (training) effects on cognitive function

2.1. Effects on animals

Studies of the effect of regular exercise on cognitive function carried out in animals have made it possible to observe directly (from their dissection and extraction of blood and brain tissues) and indirectly (via neuroimaging techniques) the physiological alterations that happened to the brain. Through these observations, it has been proven that access to means for the practice of exercise, such as a running wheel, entails structural changes and an increase in the functionality of specific brain regions, such as the hippocampus, a region where memory formation originates [25]. It has been observed that these improvements in brain structures could be mainly due to three factors: (1) increased secretion of neurotrophic substances that promote neurogenesis or increase in the number of neurons [25–30], (2) angiogenesis or increase in vascularization [31,32], and (3) increased synaptic plasticity (synaptogenesis) or the organism's ability to create new connections between neurons [32,33]. Thus, based on these factors, it seems that aerobic exercise has the ability to structurally affect the brain and therefore improve certain dimensions of cognitive function, such as executive function and memory, and consequently, the ability to learn and improve motor execution in animals [25,32–38]. In addition, the preventive and therapeutic effect of aerobic training in mitigating memory impairment in situations such as chronic stress has been examined and confirmed [39].

A clear example of these cognitive improvement phenomena is the report by Vaynman et al. [25] where the mice that had access to an exercise wheel showed an increase in the production of neurotrophic substances and in the formation of new neuronal connections at the hippocampus level. This fact was related to their faster learning and better memorization of the maze structure. Likewise, in a recent work by Martínez-Drudis et al. [23], where rats' brains were injured, they began a 25-day program of voluntary aerobic physical exercise eleven days after the injury. The exercise served as a restorer of memory functions damaged by the induced brain injury. In addition, the concentration of the neurotrophic substance BDNF (brain-derived neurotrophic factor) increased in the hippocampus and correlated positively with the temporal order recognition memory capacity, but not with the

object location recognition memory, evaluated with objects such as Lego pieces or beverage cans which varied in shape, color and size.

Neuroimaging studies appear to corroborate these long-term effects of aerobic exercise. Thus, rats that voluntarily ran on an exercise wheel, demonstrated an increase in the gray matter of the hippocampus [40] and an increase in the cerebral blood volume in structures involved in the formation of new neurons (e.g., the dentate gyrus) [21].

On the other hand, other studies have observed that improvements in cognitive function and neuro-physiological changes were subject to parameters of the training load such as frequency, duration, intensity or type of exercise [36,41,42]. For example, and in relation to intensity, some studies have observed how low intensity exercise (light walking) reinforced some cognitive areas such as spatial learning and memory [43], while some other neurophysiological changes such as neurogenesis, is more reinforced as the intensity of the exercise increases [35].

2.2. *Effects in human adults*

In studies carried out with humans, aerobic physical exercise has been shown as a potential tool to promote the improvement of different areas of human cognition and in populations of different ages [14,17,19,44]. Using neuroimaging techniques and indirect measures to assess brain function, it has been observed in adult humans how aerobic physical exercise has a direct effect on the biological mechanisms underlying cognitive improvements, very similar to those seen in animal studies. Changes in brain structure and function in adult humans are also due to the three previously mentioned mechanisms: neurogenesis, angiogenesis and synaptogenesis [21,45]. It is thought that these processes are mainly regulated by neurotrophic substances (e.g., BDNF) [46,47] and growth factors (e.g., insulin-like growth factor 1, IGF-1) [48,49]. It seems that the concentration of these substances is altered by long-term aerobic exercise. In the case of BDNF, its level in serum and plasma is increased after aerobic training [46]. Feter et al. [47] conducted a systematic review, meta-analysis and meta-regression on the different parameters of the training load that modulate the neurotrophic factors' blood concentration levels. Based on their conclusion, and to increase BDNF concentration levels, they proposed performing aerobic exercise with a minimum intensity of 65% of VO₂max (i.e., moderate-high intensity), with a frequency of 2–3 times per week, and a duration of at least 40 minutes of continuous training per session.

In addition, evidence suggests that a greater amount of exercise and better cardiovascular performance is related to the volume of various brain structures, such as the hippocampus [50–52] and the basal ganglia [53], both involved in the formation of memory and learning. This relationship between cardiovascular performance and brain volume was reaffirmed in a randomized clinical trial by Erickson et al. [51]. In this study, a 12-month aerobic physical exercise program intervention resulted in a 2% increase in the volume of the hippocampus, which was related to an increase in the secretion of neurotrophic substances (measuring their concentration in the blood). The authors indicated that these changes could positively affect the improvement in the participants' memory and learning. Such cognitive function benefits appear to be modulated, like in animal findings, by the duration and intensity of the training program and the frequency of the sessions [46]. Griffin et al. [19] showed how a program of three weekly sessions of 30 to 60 minutes on a cycle ergometer at an intensity

close to 60% of VO₂max, managed to increase aerobic performance, the secretion of neurotrophic substances, and the learning capacity when the program was executed during 5 weeks. Conversely, the aforementioned benefits were not achieved if the exercise program was disrupted after the third week. Thus, it seems that the optimal effects on brain structures are obtained when training lasts longer than three weeks and the intensity of exercise is moderate to high [11,19,54,55]. Furthermore, it appears that a frequency of three training sessions per week is already effective in inducing neuronal changes [46].

Aerobic training interventions of the previously mentioned characteristics have demonstrated a positive effect on specific cognitive dimensions [11,17,56], especially in: (1) executive function, (2) attention span and information processing speed, and (3) memory. In the same way, learning capacity, which is closely related to the mentioned cognitive dimensions, is also positively affected by training since the increment of neuro substance like BDNF due to the exercise practice, favors an stimulating environment for neural plasticity [48,57]. For instance, focusing on motor learning, aerobic training increases the excitability of the cortical response of the muscles involved during the learning of the motor skill. This implies that the combination of aerobic training with the practice of motor skills improves motor learning to a greater extent than the performance of the isolated motor skill practice [58,59].

Nevertheless, and from a statistical point of view, the magnitude of the exercise training effects on cognitive functions found in systematic reviews examining this subject has been discrete (see reviews by: Roig, Nordbrandt, Geertsens, et al. [55]; Smith et al. [17]). Therefore, if exercise is capable of inducing positive adaptations at the brain level, why are the changes produced on cognitive function in adults relatively small? It seems that the answer to this question lies in the state of maturation of the nervous system and initial cognitive performance. Young adults are shown to be in the vital moment of maximum cognitive performance [60], thus having a reduced margin of improvement due to an exercise intervention [61]. In contrast, in children and elderly populations, cognitive performance appears to be conditioned by a maturing or declining nervous system [61]. Thus, can an aerobic training intervention increase cognitive performance in child populations to a greater extent than in adult populations?

2.3. Effects on humans of child and youth age

Through several studies with school-age participants, it has been observed that greater volume of physical activity practice and, in turn, better state of physical condition are positively related to greater cognitive performance and better academic performance [62–68]. Furthermore, benefits of physical activity on cognitive dimensions such as executive function, working memory, and attention have been consistently observed [11,12,16]. It seems that, as in the case of adults and animal studies, this relationship is not fortuitous, but is due to an improvement in brain functionality due to physical exercise practice. Children and adolescents' maturing brains are in one of the most sensitive stages to environmental stimulations [4], and physical exercise interventions are a good example of such stimuli. As a consequence of better physical condition or greater physical activity, studies of the brain through neuroimaging techniques have shown changes in brain regions involved in some dimensions of cognitive function (see Meijer et al. [69], for a systematic review and meta-analysis), such as greater

integrity of the white matter and greater volume of the hippocampus [70,71] or greater volume of the basal ganglia [11,72]. In turn, the maturation and/or transitory improvement of the prefrontal cortex performance could be also facilitated [15]. Additionally, it has been demonstrated that a better state of physical condition is also related to a better distribution of attentional resources [73,74] and a decrease in the latency of impulses' transmission through the brain [75].

Beyond its association with fitness level, cognitive and academic performance have been shown to benefit from children's participation in an aerobic training program. In a review, Tomporowski et al. [20] explained how, despite the small number of existing randomized clinical trials, interventions through physical activity, of an aerobic nature and with moderate to high intensity, contributed positively to the improvement of cognitive function, especially executive function, and children's academic performance. This increase in academic performance due to physical exercise has been demonstrated independently of the cognitive performance level prior to the intervention. However, the effect of exercise seems not to be independent of the level of aerobic performance and degree of participation in physical activity before the intervention. More specifically, it has been observed that BMI is a moderator of the effect of exercise on children's executive function, being those individuals with higher BMI those that obtained larger benefits from exercise interventions [76]. This phenomenon could be explained by a worse initial cognitive performance in overweight children [76–78], as well as a greater response to exercise due to their low fitness level.

Thus, it seems that aerobic training of moderate to high intensity has the ability to positively affect the young brain, especially the prefrontal cortex and the executive functions, both of which are in a maturation state well below that of adults [15,20]. Nevertheless, more studies are needed to improve our understanding of the relationship between physical exercise interventions and cognitive performance in children.

3. Acute effects of exercise on cognitive function

3.1. Effects on animals

Although to date the majority of studies looking at the effects of exercise on cognitive function in animals have used long-term exercise interventions, there is a growing number of studies focused on the use of acute exercise as an intervention. Several publications have shown how acute exercise can be a precursor of (1) neurogenesis, increasing the levels of neuron growth regulating proteins or factors such as BDNF [77]; (2) angiogenesis, increasing growth factors that are fundamental in the improvement of the cerebral vascular system [79]; (3) synaptogenesis, for example, increasing the synaptic activity of the hippocampus [77]. For example, acute exercise sessions seem to produce positive effects on the regulation of the expression of neurochemicals (e.g., lactate or cortisol), neurotrophic substances (e.g., BDNF) and growth factors (e.g., IGF-1) [80], producing improvements in brain structures such as the hippocampus by increasing its neuroplasticity [77]. Furthermore, it has been suggested that acute doses of exercise may have a lower stress response than chronic exercise (i.e., without restricting access to a treadmill), since a high stress response would be detrimental to cell proliferation in the hippocampus [81].

Likewise, these neuro-physiological improvements produced by acute exercise seem to favor the enhancement of cognitive dimensions such as memory, thus facilitating learning [77,82]. For instance, Fernandes, Soares, do Amaral Baliego, & Arida [83], examined the effects of a single exercise session on consolidation in memory of fear conditioning. They showed for the first time that a single exercise session applied just after conditioning increased contextual memory in rats. On the other hand, studies such as da Silva de Vargas, Neves, Roehrs, Izquierdo, & Mello-Carpes [84] and Rossi Daré, Garcia, Neves, & Mello-Carpes [85], also evaluated the effects of acute exercise on memory but, in these cases, they focused on object recognition memory. They found that, acting through the hippocampal noradrenergic mechanisms, a single session of aerobic exercise presented immediately after performing the encoding phase of an object recognition memory task, improved learning and memory persistence after 24 hours, 7 and 14 days. Therefore, these authors proposed acute exercise as a non-pharmacological intervention, without side effects, that may help in the consolidation and persistence of memory.

Finally, exercise parameters, such as intensity, duration or type of exercise, should be considered as they may produce different cognitive effects depending in their variation. For instance, in the case of acute exercise and reviewing exercise intensity, it has been shown that high levels are even more beneficial for neurogenesis and cell survival in the dentate gyrus than moderate intensities [86].

3.2. *Effects on adults*

Beyond the benefits of a training program in cognitive performance, it has been shown that a single session of aerobic physical exercise can positively affect human cognition [19,87]. There is evidence that acute aerobic exercise can promote an optimal environment for the development of neuroplasticity [88] and positively and selectively affect the connectivity and functionality of various brain structures such as the hippocampus, motor cortex or prefrontal cortex [89–92]. In addition, it has been observed that acute aerobic exercise can positively affect several cognitive dimensions [93] and learning processes [94,95]. For instance, a single exercise session has been shown to produce improvements in executive function and attention [96–99], or memory formation processes [55,100–104].

It seems that the mechanisms by which acute exercise can produce these cognitive and learning process improvements are similar to those induced by aerobic exercise training, mainly an increase in the secretion of neurotrophic substances and neurotransmitters and an increase in blood flow to the brain [55,67,105]. Results from studies suggest that peripheral BDNF blood concentration is increased after a single session of exercise [105,106]. Furthermore, exercise would produce metabolites like lactate and the ketone body β -hydroxybutyrate (DBHB), which have the ability to cross the blood-brain barrier, act on the nuclear protein SIRT-I and inhibit class I HDACs, which activates the expression of cerebral BDNF [105,106]. Elevated cerebral BDNF concentrations may result in increased neuronal growth, survival, and synaptogenesis, leading to the cognitive and affective benefits observed after exercise. On the other hand, increased cerebral blood flow is also thought to be responsible of the exercise-enhancing effect on cognition due to its relation to the oxygen availability to the brain [67]. However, recent evidences have shown that altered cerebral blood flow via hypercapnic respiratory gas during acute exercise did not alter cognitive

performance [107] or moderate exercise-induced cognitive benefits [108]. These authors propose that exercise benefits on cognition might be regulated by multiple factors but not by exercise-induced alterations in blood flow [108]. Even so, the benefits obtained through this type of intervention seem to depend on certain moderators such as the characteristics of the exercise (intensity, duration, and type), the person's level of cardiovascular physical condition, the cognitive task to develop or learn, the time elapsed between the exercise session and the cognitive task, and the temporal order in which they occur [109–112].

The characteristics of exercise could be one of the most relevant moderators, since they seem to have a very direct relationship with the secretion of neurotrophic substances [46,54,55,104,110,111,113] and the modulation of certain brain areas [89,114,115]. In relation to the exercise intensity, it seems that the greatest benefits would be obtained from interventions of moderate to high intensity, while exercise of too low intensity has been shown to have a very limited effect at the cognitive function level [54]. Thus, a moderate intensity exercise would produce the greatest benefits in cognitive dimensions such as executive function [54,115], while other dimensions like memory or attention could benefit more from a higher intensity exercise [55,104,116–119]. Regarding the exercise duration, it should be taken into account that an excessively long exercise can generate excess fatigue and at the same time cause an excessive degree of dehydration, thus interfering with cognitive performance and also causing a negative effect of exercise on cognition [120]. Similarly, too short exercise bouts may not represent a sufficient stimulus to enhance cognition [11,121]. Recent reviews have observed that best cognitive enhancements were obtained between 11 and 21 min when exercising at moderate-to-vigorous intensity [11], and between 10 to 30 min when performing aerobic high intensity interval training type of exercises [121]. However, one has to consider that there are few studies that have used exercise durations outside of these ranges, especially on the lower end, and that little is known regarding the moderating mechanisms related to exercise duration. Finally, it seems that benefits from acute exercise were more frequent when exercise type was cycling compared to other forms of exercise (mainly running) [121,122]. Although some studies, performed with children and adolescents, have argued that cognitive engaging exercises could have a greater impact on cognition [15,123,124], adult studies have found contradictory results [125–127]. Furthermore, it is difficult to argue that cycling is more cognitively engaging than running, although one could think that cycling could be a novel movement pattern for some people while running might be more familiar for everyone.

In relation to the moderating effect of fitness level, several studies have analyzed the effect of cardiovascular fitness level on brain function and cognitive performance [115,128,129]. Some of these studies have observed the modulatory effect of the fitness level in the activation of specific brain regions, such as the anterior cingulate cortex [130,131] and prefrontal and parietal areas [130] and in the cognitive performance, such as executive function [132] or spatial learning tasks [131]. In addition, better aerobic capacity has also been positively associated with potential structural effects in the brain such as the viscoelasticity of the hippocampus, which positively correlates with memory performance [21,133]. These factors, as has been reviewed above, predispose higher fit individuals to a better cognitive functioning. These pieces of evidence have led to belief that fitness level could have a positive modulating effect on the relationship between acute exercise and cognitive performance. However, one could think that those individuals with lower fitness and thus lower

baseline cognitive performance could have a greater opportunity to benefit from acute exercise interventions. Conversely, evidence shows that those individuals with higher fitness level present greater effects on cognitive function when exposed to acute exercise than those with lower fitness level [55,121]. Although it's an underdeveloped topic it could be that higher fit individuals present a better tolerance to aerobic exercise effort, thus experiencing lesser fatigue-related adversities immediately after the exercise. According to this thought, a meta-analysis by Chang et al 2012 observed that higher fit individuals presented better cognitive stimulation compared to lower fit when cognitive function was assessed either during or immediately after a bout of exercise. In fact, in a similar example, it has been observed how the intensity of exercise does not affect the stimulation of attention in athletes in the same way compared to non-athletes [134]. More specifically, athletes continued increasing attention with higher exercise intensities while non-athletes' attention showed an inverted-U curve. That is, non-athletes attention increased as exercise intensity did, finding the greatest level in attention with moderate exercise intensities, but decreased when the exercise intensity became higher. Additionally, fitness level could also prime neurobiological mechanisms like baseline production of BDNF which could also explain the moderator effect of fitness level on the exercise-cognition relationship [93,135]. In this way, the regular practice of physical exercise could not only have a direct effect on cognition, but could also enhance the effects that acute exercise has on cognitive performance [136]. Still, further research is needed to be able to replicate these results and generalize them to other cognitive dimensions.

Regardless of the characteristics of the exercise and the level of physical fitness, the type of cognitive task, the temporal proximity and the temporal order of the cognitive task and exercise can also act as moderators of the acute exercise-cognition relationship. It has been observed that for the effects of exercise on cognition to be relevant, the cognitive task must be difficult enough to be challenging, complex to attract attention, and specific to the needs of the population (e.g., a task that requires motor circuits in the case of Parkinson's patients) [4,137]. Considering the time elapsed between the exercise session and the cognitive task, there is evidence that the effects of exercise are dependent on the time passed between these two events [138]. Excessively long times between the task and the exercise can result in a null effect, although there is controversy in the literature about the size of the effective time window and the optimal timing between the two [139,140]. Van Dongen et al. [141] found that best exercise-induced benefits on the recall of episodic memory were seen when the exercise bout was performed 4 hours after the task's encoding phase, compared to immediate exercise or non-exercising. Conversely, other studies have shown better exercise-derived benefits when memory tasks with motor components were temporally closer to the exercise bout, even presenting a time gradient effect of the exercise benefits on memory recall [87,140]. Furthermore, a recent review has shown that benefits from high intensity aerobic exercise interventions on executive function only occurred within a window of 30 min from exercise performance [121]. Therefore, it seems that up-to-date, the best results could be expected when exercise and the cognitive task are presented in close temporal relation. However, further research is needed to understand the mechanisms underlying the optimal time-window where exercise could benefit cognition and their interaction with other moderators like exercise intensity or cognitive task type. Lastly, studies exploring the effect of the temporal order between the exercise session and the

cognitive task observed that exercising before an episodic memory test produced greater effects on short- and long-term memory than performing the exercise during or after the task [142–145].

3.3. *Effects on humans of child and youth age*

In the same way as in adults, in the case of children, it has been observed that acute aerobic exercise can induce improvements in cognitive capacity [20,67,146]. It seems that the cognitive dimension that is most susceptible to the effect of acute exercise is executive function, where those individuals who experience changes in development, such as young children and pre-adolescents, show the greatest sensitivity and a positive response to exercise [15,147,148]. Likewise, there is also evidence that an acute exercise intervention can positively influence long-term memory formation processes [149,150], and according to neurophysiological correlates, can contribute to an optimal allocation of attentional resources [139].

Regarding the moderators that seem to regulate the effects of exercise, it has been observed that the best results are obtained from an exercise intervention of moderate intensity and a duration of between 10 and 50 min [146,151]. However, there are reports that intense exercise bouts of only 5 min can enhance memory consolidation of a motor learning task [152]. On the other hand, it seems important to pay attention to the level of physical condition, since those children with higher levels of physical condition obtain greater cognitive benefits from the performance of acute exercise, than their lower fit counterparts [143,151]. Thus, Oberste et al. [144] examined the role of cardiovascular fitness level in cognitive function, specifically in interference control performance, finding that individuals with a high level of physical condition benefited more from exercise than those individuals with a medium or low level.

In addition, another important moderator of the effect of exercise on cognition could be the cognitive activation that exercise itself entails. It has been observed that, from the use of exercise tasks that include a greater cognitive implication (such as team games, tasks involving decision making, ...), the effect that exercise produces in cognitive capacity is greater compared to the effect produced by an exercise task that aims only at the physiological activation of the organism [15,124,153]. However, it should be borne in mind that in this type of exercise, the level of intensity and participation of the children can be more difficult to control. For example, Jäger et al. [154] demonstrated that in an exercise intervention avoiding laboratory tasks and using tasks more similar to children's real play through a physical education class session, only those participants who had higher fitness level showed an improvement in executive functions. These results could be explained by the difficulty in individualizing the intensity of the exercise during the game, so that for some participants the exercise could have been too high or too low, causing the non-manifestation of the benefits [54]. Another possible explanation could be found in the differences found in the effect of exercise on executive functions according to the child's level of cognitive development [15]. Depending on the child's development and the type of cognitive involvement that is included in the exercise, we could find diverse and even adverse results, especially if the exercise turns out to be too cognitively demanding [151]. According to Best [15], in pre-adult ages, executive function may present a temporary period of greater sensitivity to acute exercise, and the different components of executive functions (i.e., inhibition, updating short-term memory, cognitive flexibility) may also have different

sensitivity to exercise. Thus, Best [15], based on the findings from other studies [155–157], proposes that young children would be more sensitive to exercises where the executive function involved inhibition than exercises intended to affect the cognitive flexibility component of executive function, while the opposite would happen in adolescents. Still, to date, this is a controversial topic that needs further exploration.

Finally, we highlight that research is not only focusing on the use of this type of intervention in typically developing children, but also in children with special educational needs caused by various disorders [158–161]. An example of this research is the study of the effects of exercise on the cognitive capacity of children diagnosed with ADHD where improvements in the behavioral and cognitive symptoms of the disorder have been observed [7,109,162,163]. Physical activity, whether acute or chronic, has even been suggested as a treatment to improve brain development in this population [164], given the possible regulation of neurotransmitters involved in this disorder, such as dopamine and norepinephrine [162,165]. Seeing that an acute aerobic exercise intervention shows positive effects, both in children with disorders and in children with typical development, it seems that exercise could be a valid tool for cognitive stimulation in both populations.

4. Exercise interventions in the workplace and the classroom

Given the cognitive benefits shown by aerobic physical exercise from both acute interventions and training interventions, we support their use as strategies to enhance cognitive performance. However, interventions with physical exercise seem sometimes very difficult to implement due to the current context where individuals have tight schedules organized around what is considered their main function in society: (1) production at work for adults, and (2) formal learning in school for children and adolescents. In addition, current work and academic contexts bring individuals to maintain sedentary life styles that entail obvious adverse consequences for their health and well-being [166] and, likely, their cognitive abilities due to lack of exercise-based stimuli that facilitate their development and/or their maintenance [167].

Several studies have analyzed the possible effects of exercise on cognition and on school or work performance. Training interventions in the workplace context have proposed the introduction of exercise during work breaks. Initially, the proposal to carry out physical exercise during work breaks aimed to improve workers' health, job satisfaction and increase productivity [168,169], but its positive effects on cognition have also been demonstrated [170]. On the other hand, in the academic context, exercise intervention proposals have been usually based on increasing the weekly volume of physical education throughout the pre-university academic stage. In a review, Trudeau & Shephard [68] observed that with a 40-minute increase in physical education per week, students tended to improve their academic performance. This academic improvement was also observed in the studies where the volume of weekly physical education hours increased, despite reducing the number of hours devoted to other subjects. On the contrary, the overall academic performance of students worsened when the volume of physical education hours was reduced in favor of increasing other subject matters. Nevertheless, it appears that 1-hour-per-week increase in physical education can only make a modest contribution to students' academic performance. Therefore, other complementary strategies, such as

extracurricular or recreational sport, should be sought to increase the overall effects of exercise on the enhancement of students' performance.

An alternative solution to achieve an even greater increase in cognitive and school/work performance would be the combined use of the acute effects of exercise with the benefits of regular exercise. There are some indications suggesting that this combined intervention is more effective than their use alone. Hopkins et al. [136] found that a 4-week training program using aerobic exercise or an acute intervention using a single session of aerobic exercise (2 hours before the cognitive task) did not produce any improvement in a memory task performed at the end of the intervention. In contrast, the combination of both interventions (4-weeks training + acute exercise 2 hours before the memory task) led to a significant improvement in memory. Thus, these authors concluded that the effects of acute exercise were enhanced by the cognitive benefits of regular exercise, proposing that both forms of exercise intervention should be used together.

Other studies have applied strategies similar to that proposed Hopkins et al. [136], by implementing the performance of small doses of aerobic physical exercise (approx. 10 min) together with situations that require cognitive effort and repeated over several weeks, thus achieving an accumulation of the benefits of acute and regular exercise on cognition. One of the best examples of this strategy was carried out in the academic context [171]. Mahar et al. [171] showed an important positive impact when performing what they called "Energizers" (i.e., physical exercise activities in class that contributed to the teaching of the content reviewed in the theoretical subjects) several times a day and during a period of 12 weeks. The intervention through "Energizers" contributed significantly to the increase in the amount of physical activity that students did during the school hours, as well as benefiting students' attention to class assignments by 8%. Similarly, those students who usually showed a more deficient attention in class tasks improved their attention by 20%. Other studies have shown the benefits of several sessions of acute exercise practiced over several weeks on academic performance [172,173] or work situations [174–176]. Thus, these types of strategies, that is, combining acute and regular exercise, could be one of the best ways to implement the potential benefits of physical exercise on cognition in academic and workplace situations.

5. Conclusions

This review examined the relationship between physical exercise and cognition. There are several cognitive benefits associated with the practice of both acute physical exercise and the practice of regular physical exercise on cognitive function. These positive exercise effects have been evidenced both in animal and in humans of adult and child age. Both, the acute benefits and those derived from regular exercise could be achieved from moderate to high intensity exercises of moderate duration. Even so, there are several moderating factors that can shape the exercise-cognition relationship, such as the level of physical condition of the person, the temporality of the exercise-cognitive task, or the type of cognitive task to be carried out, among others. Both, the acute and regular exercise benefits on cognition could be due to an improvement in synaptic activity, blood flow and brain irrigation, and an improvement in neuronal plasticity. Finally, several studies have implemented these exercise interventions in workplace and academic contexts, observing benefits on the individuals' work or academic performance, as well as on their health and well-being.

Acknowledgments

This review was supported by the Institut Nacional d'Educació Física de Catalunya (INEFC), Universitat de Barcelona (UB), by the Agència de Gestió d'Ajuts Universitaris i de Recerca from Generalitat de Catalunya (AGAUR; PRE/2450/2018), and by the Grup de Recerca en Activitat Física i Salut (GRAFiS, Generalitat de Catalunya 2017SGR/741).

Author contributions

All authors contributed to the conceptualization, generation, writing and revision of this manuscript.

Conflict of interest

All authors declare no conflicts of interest in this paper.

References

1. Armstrong N (2007) *Paediatric exercise physiology: advances in sport and exercise science series*, Churchill Livingstone.
2. Lee IM, Shiroma EJ, Lobelo F, et al. (2012) Effect of physical inactivity on major non-communicable diseases worldwide: An analysis of burden of disease and life expectancy. *Lancet* 380: 219–229. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(12\)61031-9](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(12)61031-9)
3. Ahlskog JE (2018) Aerobic exercise: evidence for a direct brain effect to slow parkinson disease progression. *Mayo Clin Proc* 93: 360–372. <https://doi.org/10.1016/j.mayocp.2017.12.015>
4. Jakowec MW, Wang Z, Holschneider D, et al. (2016) Engaging cognitive circuits to promote motor recovery in degenerative disorders. exercise as a learning modality. *J Hum Kinet* 52: 35–51. <https://doi.org/10.1515/hukin-2015-0192>
5. Preston N, Magallón S, Hill LJB, et al. (2017) A systematic review of high quality randomized controlled trials investigating motor skill programmes for children with developmental coordination disorder. *Clin Rehabil* 31: 857–870. <https://doi.org/10.1177/0269215516661014>
6. Smits-Engelsman BCM, Jelsma LD, Ferguson GD, et al. (2015) Motor learning: An analysis of 100 trials of a ski slalom game in children with and without developmental coordination disorder. *PLoS One* 10: 1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0140470>
7. Piepmeier AT, Shih CH, Whedon M, et al. (2015) The effect of acute exercise on cognitive performance in children with and without ADHD. *J Sport Heal Sci* 4: 97–104. <https://doi.org/10.1016/j.jshs.2014.11.004>
8. Medina JA, Netto TLB, Muszkat M, et al. (2010) Exercise impact on sustained attention of ADHD children, methylphenidate effects. *ADHD Atten Def Hyp Disord* 2: 49–58. <https://doi.org/10.1007/s12402-009-0018-y>
9. Saadati H, Esmaeili-Mahani S, Esmaeilpour K, et al. (2015) Exercise improves learning and memory impairments in sleep deprived female rats. *Physiol Behav* 138: 285–291. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2014.10.006>

10. Stathopoulou G, Powers MB, Berry A, et al. (2006) Exercise interventions for mental health: A quantitative and qualitative review. *Clin Psychol Sci Pract* 13: 179–193. <https://doi.org/10.1111/j.1468-2850.2006.00021.x>
11. Erickson KI, Hillman C, Stillman CM, et al. (2019) Physical activity, cognition, and brain outcomes: A review of the 2018 physical activity guidelines. *Med Sci Sport Exerc* 51: 1242–1251. <https://doi.org/10.1249/MSS.0000000000001936>
12. Haverkamp BF, Wiersma R, Vertessen K, et al. (2020) Effects of physical activity interventions on cognitive outcomes and academic performance in adolescents and young adults: A meta-analysis. *J Sports Sci* 38: 2637–2660. <https://doi.org/10.1080/02640414.2020.1794763>
13. Stillman CM, Esteban-Cornejo I, Brown B, et al. (2020) Effects of exercise on brain and cognition across age groups and health states. *Trends Neurosci* 43: 533–543. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2020.04.010>
14. Voss MW, Nagamatsu LS, Liu-Ambrose T, et al. (2011) Exercise, brain, and cognition across the life span. *J Appl Physiol* 111: 1505–1513. <https://doi.org/10.1152/japplphysiol.00210.2011>
15. Best JR (2010) Effects of physical activity on children's executive function: contributions of experimental research on aerobic exercise. *Dev Rev* 30: 331–351. <https://doi.org/10.1016/j.dr.2010.08.001>
16. de Greeff JW, Bosker RJ, Oosterlaan J, et al. (2018) Effects of physical activity on executive functions, attention and academic performance in preadolescent children: a meta-analysis. *J Sci Med Sport* 21: 501–507. <https://doi.org/10.1016/j.jsams.2017.09.595>
17. Smith PJ, Blumenthal JA, Hoffman BM, et al. (2010) Aerobic exercise and neurocognitive performance: A meta-analytic review of randomized controlled trials. *Psychosom Med* 72: 239–252. <https://doi.org/10.1097/PSY.0b013e3181d14633>
18. Tsukamoto H, Suga T, Takenaka S, et al. (2016) Greater impact of acute high-intensity interval exercise on post-exercise executive function compared to moderate-intensity continuous exercise. *Physiol Behav* 155: 224–230. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2015.12.021>
19. Griffin ÉW, Mullally S, Foley C, et al. (2011) Aerobic exercise improves hippocampal function and increases BDNF in the serum of young adult males. *Physiol Behav* 104: 934–941. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2011.06.005>
20. Tomporowski PD, Lambourne K, Okumura MS (2011) Physical activity interventions and children's mental function: an introduction and overview. *Prev Med* 52: S3–S9. <https://doi.org/10.1016/j.ypmed.2011.01.028>
21. Pereira AC, Huddleston DE, Brickman AM, et al. (2007) An in vivo correlate of exercise-induced neurogenesis in the adult dentate gyrus. *Proc Natl Acad Sci USA* 104: 5638–5643. <https://doi.org/10.1073/pnas.0611721104>
22. Yanagisawa H, Dan I, Tsuzuki D, et al. (2010) Acute moderate exercise elicits increased dorsolateral prefrontal activation and improves cognitive performance with Stroop test. *Neuroimage* 50: 1702–1710. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2009.12.023>
23. Martínez-Drudis L, Amorós-Aguilar L, Torras-García M, et al. (2021) Delayed voluntary physical exercise restores “when” and “where” object recognition memory after traumatic brain injury. *Behav Brain Res* 400: 113048. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2020.113048>

24. Skriver K, Roig M, Lundbye-Jensen J, et al. (2014) Acute exercise improves motor memory: Exploring potential biomarkers. *Neurobiol Learn Mem* 116: 46–58. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2014.08.004>
25. Vaynman S, Ying Z, Gomez-Pinilla F (2004) Hippocampal BDNF mediates the efficacy of exercise on synaptic plasticity and cognition. *Eur J Neurosci* 20: 2580–2590. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2004.03720.x>
26. Chieffi S, Messina G, Villano I, et al. (2017) Neuroprotective effects of physical activity: Evidence from human and animal studies. *Front Neurol* 8: 1–7. <https://doi.org/10.3389/fneur.2017.00188>
27. Klein C, Rasińska J, Empl L, et al. (2016) Physical exercise counteracts MPTP-induced changes in neural precursor cell proliferation in the hippocampus and restores spatial learning but not memory performance in the water maze. *Behav Brain Res* 307: 227–238. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2016.02.040>
28. Neeper SA, Gómez-Pinilla F, Choi J, et al. (1996) Physical activity increases mRNA for brain-derived neurotrophic factor and nerve growth factor in rat brain. *Brain Res* 726: 49–56. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(96\)00273-9](https://doi.org/10.1016/0006-8993(96)00273-9)
29. Nokia MS, Lensu S, Ahtinen JP, et al. (2016) Physical exercise increases adult hippocampal neurogenesis in male rats provided it is aerobic and sustained. *J Physiol* 594: 1855–1873. <https://doi.org/10.1113/JP271552>
30. Shors TJ (2009) Saving new brain cells. *Sci Am* 300: 46–52.
31. van Praag H, Shubert T, Zhao C, et al. (2005) Exercise enhances learning and hippocampal neurogenesis in aged mice. *J Neurosci* 25: 8680–8685. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1731-05.2005>
32. van Praag H, Christie BR, Sejnowski TJ, et al. (1999) Running enhances neurogenesis, learning, and long-term potentiation in mice. *Proc Natl Acad Sci USA* 96: 13427–13431. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.23.13427>
33. Ding Q, Vaynman S, Akhavan M, et al. (2006) Insulin-like growth factor I interfaces with brain-derived neurotrophic factor-mediated synaptic plasticity to modulate aspects of exercise-induced cognitive function. *Neuroscience* 140: 823–833. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2006.02.084>
34. da Costa Daniele TM, de Bruin PFC, de Matos RS, et al. (2020) Exercise effects on brain and behavior in healthy mice, Alzheimer's disease and Parkinson's disease model—A systematic review and meta-analysis. *Behav Brain Res* 383: 112488. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2020.112488>
35. Diederich K, Bastl A, Wersching H, et al. (2017) Effects of different exercise strategies and intensities on memory performance and neurogenesis. *Front Behav Neurosci* 11: 1–9. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2017.00047>
36. Gutierrez RMS, Ricci NA, Gomes QRS, et al. (2018) The effects of acrobatic exercise on brain plasticity: a systematic review of animal studies. *Brain Struct Funct* 223: 2055–2071. <https://doi.org/10.1007/s00429-018-1631-3>

37. Kim TW, Park HS (2018) Physical exercise improves cognitive function by enhancing hippocampal neurogenesis and inhibiting apoptosis in male offspring born to obese mother. *Behav Brain Res* 347: 360–367. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2018.03.018>
38. Snigdha S, de Rivera C, Milgram NW, et al. (2014) Exercise enhances memory consolidation in the aging brain. *Front Aging Neurosci* 6: 1–14. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2014.00003>
39. Loprinzi PD, Frith E (2019) Protective and therapeutic effects of exercise on stress-induced memory impairment. *J Physiol Sci* 69: 1–12. <https://doi.org/10.1007/s12576-018-0638-0>
40. Fuss J, Biedermann SV, Falfán-Melgoza C, et al. (2014) Exercise boosts hippocampal volume by preventing early age-related gray matter loss. *Hippocampus* 24: 131–134. <https://doi.org/10.1002/hipo.22227>
41. Real CC, Garcia PC, Britto LRG, et al. (2015) Different protocols of treadmill exercise induce distinct neuroplastic effects in rat brain motor areas. *Brain Res* 1624: 188–198. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2015.06.052>
42. Salame S, Garcia PC, Real CC, et al. (2016) Distinct neuroplasticity processes are induced by different periods of acrobatic exercise training. *Behav Brain Res* 308: 64–74. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2016.04.029>
43. Modaberi S, Shahbazi M, Dehghan M, et al. (2018) The role of mild treadmill exercise on spatial learning and memory and motor activity in animal models of ibotenic acid-induced striatum lesion. *Sport Sci Health* 14: 587–596. <https://doi.org/10.1007/s11332-018-0467-9>
44. Vaynman S, Gomez-pinilla F (2006) Revenge of the “sit”: How lifestyle impacts neuronal and cognitive health through molecular systems that interface energy metabolism with neuronal plasticity. *J Neurosci Res* 84: 699–715. <https://doi.org/10.1002/jnr.20979>
45. Swain RA, Berggren KL, Kerr AL, et al. (2012) On aerobic exercise and behavioral and neural plasticity. *Brain Sci* 2: 709–744. <https://doi.org/10.3390/brainsci2040709>
46. El-Sayes J, Harasym D, Turco CV, et al. (2019) Exercise-induced neuroplasticity: a mechanistic model and prospects for promoting plasticity. *Neuroscientist* 25: 65–85. <https://doi.org/10.1177/1073858418771538>
47. Feter N, Alt R, Dias MG, et al. (2019) How do different physical exercise parameters modulate brain-derived neurotrophic factor in healthy and non-healthy adults? A systematic review, meta-analysis and meta-regression. *Sci Sport* 34: 293–304. <https://doi.org/10.1016/j.scispo.2019.02.001>
48. Cotman CW, Berchtold NC, Christie LA (2007) Exercise builds brain health: key roles of growth factor cascades and inflammation. *Trends Neurosci* 30: 464–472. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2007.06.011>
49. Voss MW, Erickson KI, Prakash RS, et al. (2013) Neurobiological markers of exercise-related brain plasticity in older adults. *Brain Behav Immun* 28: 90–99. <https://doi.org/10.1016/j.bbi.2012.10.021>
50. Erickson KI, Prakash RS, Voss MW, et al. (2009) Aerobic fitness is associated with hippocampal volume in elderly humans. *Hippocampus* 19: 1030–1039. <https://doi.org/10.1002/hipo.20547>

51. Erickson KI, Voss MW, Prakash RS, et al. (2011) Exercise training increases size of hippocampus and improves memory. *Proc Natl Acad Sci USA* 108: 3017–3022. <https://doi.org/10.1073/pnas.1015950108>
52. Feter N, Penny JC, Freitas MP, et al. (2018) Effect of physical exercise on hippocampal volume in adults: Systematic review and meta-analysis. *Sci Sport* 33: 327–338. <https://doi.org/10.1016/j.scispo.2018.02.011>
53. Becker L, Kutz D, Voelcker-Rehage C (2016) Exercise-induced changes in basal ganglia volume and their relation to cognitive performance. *J Neurol Neuromedicine* 1: 19–24. <https://doi.org/10.29245/2572.942x/2016/5.1044>
54. McMorris T, Hale BJ (2012) Differential effects of differing intensities of acute exercise on speed and accuracy of cognition: A meta-analytical investigation. *Brain Cogn* 80: 338–351. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2012.09.001>
55. Roig M, Nordbrandt S, Geertsen SS, et al. (2013) The effects of cardiovascular exercise on human memory: A review with meta-analysis. *Neurosci Biobehav Rev* 37: 1645–1666. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2013.06.012>
56. de Sousa AFM, Medeiros AR, Del Rosso S, et al. (2019) The influence of exercise and physical fitness status on attention: a systematic review. *Int Rev Sport Exercise Psychol* 12: 202–234. <https://doi.org/10.1080/1750984X.2018.1455889>
57. Cotman CW, Berchtold NC (2002) Exercise: A behavioral intervention to enhance brain health and plasticity. *Trends Neurosci* 25: 295–301. [https://doi.org/10.1016/S0166-2236\(02\)02143-4](https://doi.org/10.1016/S0166-2236(02)02143-4)
58. Hasan SMM, Rancourt SN, Austin MW, et al. (2016) Defining optimal aerobic exercise parameters to affect complex motor and cognitive outcomes after stroke: a systematic review and synthesis. *Neural Plast.* <https://doi.org/10.1155/2016/2961573>
59. Singh AM, Neva JL, Staines WR (2016) Aerobic exercise enhances neural correlates of motor skill learning. *Behav Brain Res* 301: 19–26. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2015.12.020>
60. Salthouse TA, Davis HP (2006) Organization of cognitive abilities and neuropsychological variables across the lifespan. *Dev Rev* 26: 31–54. <https://doi.org/10.1016/j.dr.2005.09.001>
61. Hillman CH, Erickson KI, Kramer AF (2008) Be smart, exercise your heart: exercise effects on brain and cognition. *Nat Rev Neurosci* 9: 58–65. <https://doi.org/10.1038/nrn2298>
62. Castelli DM, Hillman CH, Buck SM, et al. (2007) Physical fitness and academic achievement in third- and fifth-grade students. *J Sport Exerc Psychol* 29: 239–252. <https://doi.org/10.1123/jsep.29.2.239>
63. Fedewa AL, Ahn S (2011) The effects of physical activity and physical fitness on children's achievement and cognitive outcomes: a meta-analysis. *Res Q Exerc Sport* 82: 521–535. <https://doi.org/10.1080/02701367.2011.10599785>
64. Kantomaa MT, Stamatakis E, Kankaanpää A, et al. (2013) Physical activity and obesity mediate the association between childhood motor function and adolescents' academic achievement. *Proc Natl Acad Sci USA* 110: 1917–1922. <https://doi.org/10.1073/pnas.1214574110>
65. Lopes L, Santos R, Pereira B, et al. (2013) Associations between gross motor coordination and academic achievement in elementary school children. *Hum Mov Sci* 32: 9–20. <https://doi.org/10.1016/j.humov.2012.05.005>

66. Sibley BA, Etnier JL (2003) The relationship between physical activity and cognition in children: A meta-analysis. *Pediatr Exercise Sci* 15: 243–256. <https://doi.org/10.1123/pes.15.3.243>
67. Tomporowski PD, McCullick B, Pendleton DM, et al. (2015) Exercise and children's cognition: The role of exercise characteristics and a place for metacognition. *J Sport Health Sci* 4: 47–55. <https://doi.org/10.1016/j.jshs.2014.09.003>
68. Trudeau F, Shephard RJ (2008) Physical education, school physical activity, school sports and academic performance. *Int J Behav Nutr Phys Act* 5: 1–12. <https://doi.org/10.1186/1479-5868-5-10>
69. Meijer A, Königs M, Vermeulen GT, et al. (2020) The effects of physical activity on brain structure and neurophysiological functioning in children: A systematic review and meta-analysis. *Dev Cogn Neurosci* 45: 100828. <https://doi.org/10.1016/j.dcn.2020.100828>
70. Chaddock L, Erickson KI, Prakash RS, et al. (2010) Basal ganglia volume is associated with aerobic fitness in preadolescent children. *Dev Neurosci* 32: 249–256. <https://doi.org/10.1159/000316648>
71. Chaddock L, Erickson KI, Prakash RS, et al. (2010) A neuroimaging investigation of the association between aerobic fitness, hippocampal volume, and memory performance in preadolescent children. *Brain Res* 1358: 172–183. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2010.08.049>
72. Stojiljković N, Mitić P, Sporiš G (2020) Can exercise make our children smarter? *Ann Kinesiol* 10: 115–127. <https://doi.org/10.35469/ak.2019.211>
73. Chaddock L, Erickson KI, Prakash RS, et al. (2012) A functional MRI investigation of the association between childhood aerobic fitness and neurocognitive control. *Biol Psychol* 89: 260–268. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2011.10.017>
74. Pontifex MB, Raine LB, Johnson CR, et al. (2011) Cardiorespiratory fitness and the flexible modulation of cognitive control in preadolescent children. *J Cogn Neurosci* 23: 1332–1345. <https://doi.org/10.1162/jocn.2010.21528>
75. Scudder MR, Federmeier KD, Raine LB, et al. (2014) The association between aerobic fitness and language processing in children: Implications for academic achievement. *Brain Cogn* 87: 140–152. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2014.03.016>
76. Xue Y, Yang Y, Huang T (2019) Effects of chronic exercise interventions on executive function among children and adolescents: A systematic review with meta-analysis. *Br J Sports Med* 53: 1397–1404. <https://doi.org/10.1136/bjsports-2018-099825>
77. Aguiar AS, Castro AA, Moreira EL, et al. (2011) Short bouts of mild-intensity physical exercise improve spatial learning and memory in aging rats: Involvement of hippocampal plasticity via AKT, CREB and BDNF signaling. *Mech Ageing Dev* 132: 560–567. <https://doi.org/10.1016/j.mad.2011.09.005>
78. Raine LB, Khan NA, Drollette ES, et al. (2017) Obesity, visceral adipose tissue, and cognitive function in childhood. *J Pediatr* 187: 134–140.e3. <https://doi.org/10.1016/j.jpeds.2017.05.023>
79. Pianta S, Lee JY, Tuazon JP, et al. (2019) A short bout of exercise prior to stroke improves functional outcomes by enhancing angiogenesis. *Neuromol Med* 21: 517–528. <https://doi.org/10.1007/s12017-019-08533-x>

80. Basso JC, Suzuki WA (2017) The effects of acute exercise on mood, cognition, neurophysiology, and neurochemical pathways: a review. *Brain Plast* 2: 127–152. <https://doi.org/10.3233/bpl-160040>
81. Naylor AS, Persson AI, Eriksson PS, et al. (2005) Extended voluntary running inhibits exercise-induced adult hippocampal progenitor proliferation in the spontaneously hypertensive rat. *J Neurophysiol* 93: 2406–2414. <https://doi.org/10.1152/jn.01085.2004>
82. Stein AM, Munive V, Fernandez AM, et al. (2017) Acute exercise does not modify brain activity and memory performance in APP/PS1 mice. *PLoS One* 12: e0178247. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0178247>
83. Fernandes J, Soares JCK, do Amaral Balieiro LGZ, et al. (2016) A single bout of resistance exercise improves memory consolidation and increases the expression of synaptic proteins in the hippocampus. *Hippocampus* 26: 1096–1103. <https://doi.org/10.1002/hipo.22590>
84. da Silva de Vargas L, Neves BHS das, Roehrs R, et al. (2017) One-single physical exercise session after object recognition learning promotes memory persistence through hippocampal noradrenergic mechanisms. *Behav Brain Res* 329: 120–126. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2017.04.050>
85. Rossi Daré L, Garcia A, Neves BH, et al. (2020) One physical exercise session promotes recognition learning in rats with cognitive deficits related to amyloid beta neurotoxicity. *Brain Res* 1744: 146918. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2020.146918>
86. Nguemeni C, McDonald MW, Jeffers MS, et al. (2018) Short- and long-term exposure to low and high dose running produce differential effects on hippocampal neurogenesis. *Neuroscience* 369: 202–211. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2017.11.026>
87. Statton MA, Encarnacion M, Celnik P, et al. (2015) A single bout of moderate aerobic exercise improves motor skill acquisition. *PLoS One* 10: 1–13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141393>
88. Smith AE, Goldsworthy MR, Garside T, et al. (2014) The influence of a single bout of aerobic exercise on short-interval intracortical excitability. *Exp Brain Res* 232: 1875–1882. <https://doi.org/10.1007/s00221-014-3879-z>
89. Giles GE, Brunyé TT, Eddy MD, et al. (2014) Acute exercise increases oxygenated and deoxygenated hemoglobin in the prefrontal cortex. *Neuroreport* 25: 1320–1325. <https://doi.org/10.1097/WNR.0000000000000266>
90. Lulic T, El-Sayes J, Fassett HJ, et al. (2017) Physical activity levels determine exercise-induced changes in brain excitability. *PLoS One* 12: 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0173672>
91. Suwabe K, Byun K, Hyodo K, et al. (2018) Rapid stimulation of human dentate gyrus function with acute mild exercise. *Proc Natl Acad Sci* 115: 10487–10492. <https://doi.org/10.1073/pnas.1805668115>
92. Wagner G, Herbsleb M, de la Cruz F, et al. (2017) Changes in fMRI activation in anterior hippocampus and motor cortex during memory retrieval after an intense exercise intervention. *Biol Psychol* 124: 65–78. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2017.01.003>
93. Chang YK, Labban JD, Gapin JJ, et al. (2012) The effects of acute exercise on cognitive performance: A meta-analysis. *Brain Res* 1453: 87–101. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2012.02.068>

94. Austin M, Loprinzi PD (2019) Acute exercise and mindfulness meditation on learning and memory: Randomized controlled intervention. *Heal Promot Perspect* 9: 314–318. <https://doi.org/10.15171/hpp.2019.43>
95. Perini R, Bortoletto M, Capogrosso M, et al. (2016) Acute effects of aerobic exercise promote learning. *Sci Rep* 6: 25440. <https://doi.org/10.1038/srep25440>
96. Chu CH, Alderman BL, Wei GX, et al. (2015) Effects of acute aerobic exercise on motor response inhibition: An ERP study using the stop-signal task. *J Sport Health Sci* 4: 73–81. <https://doi.org/10.1016/j.jshs.2014.12.002>
97. Hsieh SS, Huang CJ, Wu CT, et al. (2018) Acute exercise facilitates the N450 inhibition marker and P3 attention marker during Stroop test in young and older adults. *J Clin Med* 7: 391. <https://doi.org/10.3390/jcm7110391>
98. Samani A, Heath M (2018) Executive-related oculomotor control is improved following a 10-min single-bout of aerobic exercise: Evidence from the antisaccade task. *Neuropsychologia* 108: 73–81. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2017.11.029>
99. Tsukamoto H, Suga T, Takenaka S, et al. (2016) Repeated high-intensity interval exercise shortens the positive effect on executive function during post-exercise recovery in healthy young males. *Physiol Behav* 160: 26–34. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2016.03.029>
100. Coles K, Tomporowski PD (2008) Effects of acute exercise on executive processing, short-term and long-term memory. *J Sports Sci* 26: 333–344. <https://doi.org/10.1080/02640410701591417>
101. Hsieh SS, Chang YK, Hung TM, et al. (2016) The effects of acute resistance exercise on young and older males' working memory. *Psychol Sport Exerc* 22: 286–293. <https://doi.org/10.1016/j.psychsport.2015.09.004>
102. Martins AQ, Kavussanu M, Willoughby A, et al. (2013) Moderate intensity exercise facilitates working memory. *Psychol Sport Exerc* 14: 323–328. <https://doi.org/10.1016/j.psychsport.2012.11.010>
103. Weinberg L, Hasni A, Shinohara M, et al. (2014) A single bout of resistance exercise can enhance episodic memory performance. *Acta Psychol* 153: 13–19. <https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2014.06.011>
104. Winter B, Breitenstein C, Mooren FC, et al. (2007) High impact running improves learning. *Neurobiol Learn Mem* 87: 597–609. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2006.11.003>
105. Dinoff A, Herrmann N, Swardfager W, et al. (2017) The effect of acute exercise on blood concentrations of brain-derived neurotrophic factor (BDNF) in healthy adults: A meta-analysis *Eur J Neurosci* 46: 1635–1646. <https://doi.org/10.1111/ejn.13603>
106. Moore D, Loprinzi PD (2020) Exercise influences episodic memory via changes in hippocampal neurocircuitry and long-term potentiation. *Eur J Neurosci* 54: 6960–6971. <https://doi.org/10.1111/ejn.14728>
107. Ogoh S, Tsukamoto H, Hirasawa A, et al. (2014) The effect of changes in cerebral blood flow on cognitive function during exercise. *Physiol Rep* 2: 1–8. <https://doi.org/10.14814/phy2.12163>
108. Steinborn MB, Huestegge L (2016) A walk down the lane gives wings to your brain. Restorative benefits of rest breaks on cognition and self-control. *Appl Cogn Psychol* 30: 795–805. <https://doi.org/10.1002/acp.3255>

109. Chang YK, Liu S, Yu HH, et al. (2012) Effect of acute exercise on executive function in children with attention deficit hyperactivity disorder. *Arch Clin Neuropsychol* 27: 225–237. <https://doi.org/10.1093/arclin/acr094>
110. Nofuji Y, Suwa M, Sasaki H, et al. (2012) Different circulating brain-derived neurotrophic factor responses to acute exercise between physically active and sedentary subjects. *J Sport Sci Med* 11: 83–88
111. Tomporowski PD (2003) Effects of acute bouts of exercise on cognition. *Acta Psychol* 112: 297–324. [https://doi.org/10.1016/s0001-6918\(02\)00134-8](https://doi.org/10.1016/s0001-6918(02)00134-8)
112. Pontifex MB, McGowan AL, Chandler MC, et al. (2019) A primer on investigating the after effects of acute bouts of physical activity on cognition. *Psychol Sport Exerc* 40: 1–22. <https://doi.org/10.1016/j.psychsport.2018.08.015>
113. Ferris LT, Williams JS, Shen CL (2007) The effect of acute exercise on serum brain-derived neurotrophic factor levels and cognitive function. *Med Sci Sports Exerc* 39: 728–734. <https://doi.org/10.1249/mss.0b013e31802f04c7>
114. Schmitt A, Upadhyay N, Martin JA, et al. (2019) Modulation of distinct intrinsic resting state brain networks by acute exercise bouts of differing intensity. *Brain Plast* 5: 39–55. <https://doi.org/10.3233/bpl-190081>
115. Mehren A, Luque CD, Brandes M, et al. (2019) Intensity-dependent effects of acute exercise on executive function. *Neural Plast* 2019: 1–17. <https://doi.org/10.1155/2019/8608317>
116. Alves CRR, Tessaro VH, Teixeira LAC, et al. (2014) Influence of acute high-intensity aerobic interval exercise bout on selective attention and short-term memory tasks. *Percept Mot Skills* 118: 63–72. <https://doi.org/10.2466/22.06.PMS.118k10w4>
117. Du Rietz E, Barker AR, Michelini G, et al. (2019) Beneficial effects of acute high-intensity exercise on electrophysiological indices of attention processes in young adult men. *Behav Brain Res* 359: 474–484. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2018.11.024>
118. Roig M, Skriver K, Lundbye-Jensen J, et al. (2012) A single bout of exercise improves motor memory. *PLoS One* 7: e44594. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0044594>
119. Thomas R, Johnsen LK, Geertsen SS, et al. (2016) Acute exercise and motor memory consolidation: The role of exercise intensity. *PLoS One* 11: 1–16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0159589>
120. Grego F, Vallier JM, Collardeau M, et al. (2005) Influence of exercise duration and hydration status on cognitive function during prolonged cycling exercise. *Int J Sports Med* 26: 27–33. <https://doi.org/10.1055/s-2004-817915>
121. Ai JY, Chen FT, Hsieh SS, et al. (2021) The effect of acute high-intensity interval training on executive function: A systematic review. *Int J Environ Res Public Health* 18: 3593. <https://doi.org/10.3390/ijerph18073593>
122. Loprinzi PD, Roig M, Etnier JL, et al. (2021) Acute and chronic exercise effects on human memory: What we know and where to go from here. *J Clin Med* 10: 4812. <https://doi.org/10.3390/jcm10214812>
123. Benzing V, Heinks T, Eggenberger N, et al. (2016) Acute cognitively engaging exergame-based physical activity enhances executive functions in adolescents. *PLoS One* 11: 1–15. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167501>

124. Pesce C, Crova C, Cereatti L, et al. (2009) Physical activity and mental performance in preadolescents: Effects of acute exercise on free-recall memory. *Ment Health Phys Act* 2: 16–22. <https://doi.org/10.1016/j.mhpa.2009.02.001>
125. Berman MG, Jonides J, Kaplan S (2008) The cognitive benefits of interacting with nature. *Psychol Sci* 19: 1207–1212. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2008.02225.x>
126. O’Leary KC, Pontifex MB, Scudder MR, et al. (2011) The effects of single bouts of aerobic exercise, exergaming, and videogame play on cognitive control. *Clin Neurophysiol* 122: 1518–1525. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2011.01.049>
127. Thomas R, Flindtgaard M, Skriver K, et al. (2017) Acute exercise and motor memory consolidation: Does exercise type play a role? *Scand J Med Sci Sport* 27: 1523–1532. <https://doi.org/10.1111/sms.12791>
128. Labelle V, Bosquet L, Mekary S, et al. (2013) Decline in executive control during acute bouts of exercise as a function of exercise intensity and fitness level. *Brain Cogn* 81: 10–17. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2012.10.001>
129. Tsai CL, Chen FC, Pan CY, et al. (2014) Impact of acute aerobic exercise and cardiorespiratory fitness on visuospatial attention performance and serum BDNF levels. *Psychoneuroendocrinology* 41: 121–131. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2013.12.014>
130. Colcombe SJ, Kramer AF, Erickson KI, et al. (2004) Cardiovascular fitness, cortical plasticity, and aging. *Proc Natl Acad Sci USA* 101: 3316–3321. <https://doi.org/10.1073/pnas.0400266101>
131. Holzsneider K, Wolbers T, Röder B, et al. (2012) Cardiovascular fitness modulates brain activation associated with spatial learning. *Neuroimage* 59: 3003–3014. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.10.021>
132. Dupuy O, Bosquet L, Fraser SA, et al. (2018) Higher cardiovascular fitness level is associated to better cognitive dual-task performance in Master Athletes: Mediation by cardiac autonomic control. *Brain Cogn* 125: 127–134. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2018.06.003>
133. Schwarb H, Johnson CL, Daugherty AM, et al. (2017) Aerobic fitness, hippocampal viscoelasticity, and relational memory performance. *Neuroimage* 153: 179–188. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2017.03.061>
134. Hüttermann S, Memmert D (2014) Does the inverted-U function disappear in expert athletes? An analysis of the attentional behavior under physical exercise of athletes and non-athletes. *Physiol Behav* 131: 87–92. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2014.04.020>
135. Hwang J, Castelli DM, Gonzalez-Lima F (2017) The positive cognitive impact of aerobic fitness is associated with peripheral inflammatory and brain-derived neurotrophic biomarkers in young adults. *Physiol Behav* 179: 75–89. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2017.05.011>
136. Hopkins ME, Davis FC, Vantighem MR, et al. (2012) Differential effects of acute and regular physical exercise on cognition and affect. *Neuroscience* 215: 59–68. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2012.04.056>
137. Hübner L, Voelcker-Rehage C (2017) Does physical activity benefit motor performance and learning of upper extremity tasks in older adults?—A systematic review. *Eur Rev Aging Phys Act* 14: 1–19. <https://doi.org/10.1186/s11556-017-0181-7>
138. Roig M, Thomas R, Mang CS, et al. (2016) Time-dependent effects of cardiovascular exercise on memory. *Exerc Sport Sci Rev* 44: 81–88. <https://doi.org/10.1249/JES.0000000000000078>

139. Lind RR, Beck MM, Wikman J, et al. (2019) Acute high-intensity football games can improve children's inhibitory control and neurophysiological measures of attention. *Scand J Med Sci Sport* 29: 1546–1562. <https://doi.org/10.1111/sms.13485>
140. Thomas R, Beck MM, Lind RR, et al. (2016) Acute exercise and motor memory consolidation: The role of exercise timing. *Neural Plast* 2016: 1–11. <https://doi.org/10.1155/2016/6205452>
141. van Dongen EV, Kersten IHP, Wagner IC, et al. (2016) Physical exercise performed four hours after learning improves memory retention and increases hippocampal pattern similarity during retrieval. *Curr Biol* 26: 1722–1727. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.04.071>
142. Loprinzi PD, Blough J, Crawford L, et al. (2019) The temporal effects of acute exercise on episodic memory function: Systematic review with meta-analysis. *Brain Sci* 9: 87. <https://doi.org/10.3390/brainsci9040087>
143. Zhang B, Liu Y, Zhao M, et al. (2020) Differential effects of acute physical activity on executive function in preschoolers with high and low habitual physical activity levels. *Ment Health Phys Act* 18: 100326. <https://doi.org/10.1016/j.mhpa.2020.100326>
144. Oberste M, Javelle F, Sharma S, et al. (2019) Effects and moderators of acute aerobic exercise on subsequent interference control: a systematic review and meta-analysis. *Front Psychol* 10: 2616. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2019.02616>
145. Budde H, Voelcker-Rehage C, Pietraßyk-Kendziorra S, et al. (2008) Acute coordinative exercise improves attentional performance in adolescents. *Neurosci Lett* 441: 219–223. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2008.06.024>
146. Ellemberg D, St-Louis-Deschênes M (2010) The effect of acute physical exercise on cognitive function during development. *Psychol Sport Exerc* 11: 122–126. <https://doi.org/10.1016/j.psychsport.2009.09.006>
147. Chen AG, Yan J, Yin HC, et al. (2014) Effects of acute aerobic exercise on multiple aspects of executive function in preadolescent children. *Psychol Sport Exerc* 15: 627–636. <https://doi.org/10.1016/j.psychsport.2014.06.004>
148. Ludyga S, Gerber M, Brand S, et al. (2016) Acute effects of moderate aerobic exercise on specific aspects of executive function in different age and fitness groups: A meta-analysis. *Psychophysiology* 53: 1611–1626. <https://doi.org/10.1111/psyp.12736>
149. Etnier J, Labban JD, Piepmeyer A, et al. (2014) Effects of an acute bout of exercise on memory in 6th grade children. *Pediatr Exerc Sci* 26: 250–258. <https://doi.org/10.1123/pes.2013-0141>
150. Pesce C, Conzelmann A, Jäger K, et al. (2017) Disentangling the relationship between children's motor ability, executive function and academic achievement. *PLoS One* 12: e0182845. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0182845>
151. Williams RA, Hatch L, Cooper SB (2019) A review of factors affecting the acute exercise-cognition relationship in children and adolescents. *OBM Integr Complement Med* 4: 1. <https://doi.org/10.21926/OBM.ICM.1903049>
152. Angulo-Barroso R, Ferrer-Uris B, Busquets A (2019) Enhancing children's motor memory retention through acute intense exercise: Effects of different exercise durations. *Front Psychol* 10: 1–9. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2019.02000>

153. Budde H, Voelcker-Rehage C, PietraByk-Kendziorra S, et al. (2008) Acute coordinative exercise improves attentional performance in adolescents. *Neurosci Lett* 441: 219–223. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2008.06.024>
154. Jäger K, Schmidt M, Conzelmann A, et al. (2015) The effects of qualitatively different acute physical activity interventions in real-world settings on executive functions in preadolescent children. *Ment Health Phys Act* 9: 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.mhpa.2015.05.002>
155. Hillman CH, Pontifex MB, Raine LB, et al. (2009) The effect of acute treadmill walking on cognitive control and academic achievement in preadolescent children. *Neuroscience* 159: 1044–1054. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2009.01.057>
156. Stroth S, Kubesch S, Dieterle K, et al. (2009) Physical fitness, but not acute exercise modulates event-related potential indices for executive control in healthy adolescents. *Brain Res* 1269: 114–124. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2009.02.073>
157. Tomporowski PD, Davis CL, Lambourne K, et al. (2008) Task switching in overweight children: Effects of acute exercise and age. *J Sport Exerc Psychol* 30: 497–511. <https://doi.org/10.1123/jsep.30.5.497>
158. Maltais DB, Gane C, Dufour SK, et al. (2016) Acute physical exercise affects cognitive functioning in children With cerebral palsy. *Pediatr Exerc Sci* 28: 304–311. <https://doi.org/10.1123/pes.2015-0110>
159. Villa-González R, Villalba-Heredia L, Crespo I, et al. (2020) A systematic review of acute exercise as a coadjuvant treatment of ADHD in young people. *Psicothema* 32: 67–74. <https://doi.org/10.7334/psicothema2019.211>
160. Bremer E, Graham JD, Heisz JJ, et al. (2020) Effect of acute exercise on prefrontal oxygenation and inhibitory control among male children with autism spectrum disorder: an exploratory study. *Front Behav Neurosci* 14: 1–10. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2020.00084>
161. Metcalfe AWS, MacIntosh BJ, Scavone A, et al. (2016) Effects of acute aerobic exercise on neural correlates of attention and inhibition in adolescents with bipolar disorder. *Transl Psychiatry* 6: e814. <https://doi.org/10.1038/tp.2016.85>
162. Ng QX, Ho CYX, Chan HW, et al. (2017) Managing childhood and adolescent attention-deficit/hyperactivity disorder (ADHD) with exercise: A systematic review. *Complement Ther Med* 34: 123–128. <https://doi.org/10.1016/j.ctim.2017.08.018>
163. Suarez-Manzano S, Ruiz-Ariza A, De La Torre-Cruz M, et al. (2018) Acute and chronic effect of physical activity on cognition and behaviour in young people with ADHD: A systematic review of intervention studies. *Res Dev Disabil* 77: 12–23. <https://doi.org/10.1016/j.ridd.2018.03.015>
164. Smith AL, Hoza B, Linnea K, et al. (2013) Pilot physical activity intervention reduces severity of ADHD symptoms in young children. *J Atten Disord* 17: 70–82. <https://doi.org/10.1177/1087054711417395>
165. Vysniauske R, Verburgh L, Oosterlaan J, et al. (2016) The effects of physical exercise on functional outcomes in the treatment of ADHD: a meta-analysis. *J Atten Disord* 24: 644–654. <https://doi.org/10.1177/1087054715627489>

166. Chandrasekaran B, Pesola AJ, Rao CR, et al. (2021) Does breaking up prolonged sitting improve cognitive functions in sedentary adults? A mapping review and hypothesis formulation on the potential physiological mechanisms. *BMC Musculoskelet Disord* 22: 1–16. <https://doi.org/10.1186/s12891-021-04136-5>
167. Edington DW, Schultz AB, Pitts JS, et al. (2015) The future of health promotion in the 21st century: a focus on the working population. *Am J Lifestyle Med* 10: 242–252. <https://doi.org/10.1177/1559827615605789>
168. Taylor WC (2005) Transforming work breaks to promote health. *Am J Prev Med* 29: 461–465. <https://doi.org/10.1016/j.amepre.2005.08.040>
169. Taylor WC, King KE, Shegog R, et al. (2013) Booster breaks in the workplace: participants' perspectives on health-promoting work breaks. *Health Educ Res* 28: 414–425. <https://doi.org/10.1093/her/cyt001>
170. Wollseiffen P, Ghadiri A, Scholz A, et al. (2015) Short bouts of intensive exercise during the workday have a positive effect on neuro-cognitive performance. *Stress Health* 32: 514–523. <https://doi.org/10.1002/smi.2654>
171. Mahar MT, Murphy SK, Rowe DA, et al. (2006) Effects of a classroom-based program on physical activity and on-task behavior. *Med Sci Sports Exercise* 38: 2086–2094. <https://doi.org/10.1249/01.mss.0000235359.16685.a3>
172. Mahar MT (2011) Impact of short bouts of physical activity on attention-to-task in elementary school children. *Prev Med* 52: S60–S64. <https://doi.org/10.1016/j.ypmed.2011.01.026>
173. Schmidt M, Benzing V, Kamber M (2016) Classroom-based physical activity breaks and children's attention: Cognitive engagement works! *Front Psychol* 7: 1474. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2016.01474>
174. Engelen L, Chau J, Young S, et al. (2018) Is activity-based working impacting health, work performance and perceptions? A systematic review. *Build Res Inf* 47: 468–479. <https://doi.org/10.1080/09613218.2018.1440958>
175. Arundell L, Sudholz B, Teychenne M, et al. (2018) The impact of activity based working (ABW) on workplace activity, eating behaviours, productivity, and satisfaction. *Int J Environ Res Public Health* 15: 1005. <https://doi.org/10.3390/ijerph15051005>
176. Proper KI, Staal BJ, Hildebrandt VH, et al. (2002) Effectiveness of physical activity programs at worksites with respect to work-related outcomes. *Scand J Work Environ Health* 28: 75–84. <https://doi.org/10.5271/sjweh.651>



AIMS Press

© 2022 the Author(s), licensee AIMS Press. This is an open access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0>)

ANEXO II. PAR-Q

Cuestionario Aptitud Participación 1 – para adultos

CUESTIONARIO DE APTITUD PARA LA PARTICIPACIÓN EN EL ESTUDIO

INFORMACIÓN PERSONAL, HÁBITOS DE SALUD Y ANTECEDENTES MÉDICOS DEL PARTICIPANTE

Datos personales	
Nombre	
Apellidos	
Fecha nacimiento	
Fecha actual	
Talla (no rellenar)	
Peso (no rellenar)	

Preguntas sobre hábitos de salud		
	SI	NO
¿Es usted fumador?		
¿Consume usted más de un vaso de bebida alcohólica al día?		
¿Es usted consumidor habitual o esporádico de algún tipo de droga recreativa?		

Código Participante

PAR-Q		
	SI	NO
¿Algún médico le ha dicho que tiene problemas del corazón y que sólo debe hacer actividades físicas recomendadas por un médico?		
¿Tiene dolor en el pecho cuando hace alguna actividad física?		
En el último mes, ¿ha tenido dolor en el pecho cuando no estaba haciendo actividades físicas?		
¿Pierde el equilibrio por mareos, o ha perdido alguna vez el conocimiento?		
¿Tiene problemas en algún hueso o articulación que pueda ser agravado por un cambio en su actividad física?		
¿Está tomando medicamentos recetados por el médico para la presión arterial o para el corazón (por ejemplo, pastillas diuréticas)?		
¿Sabe de cualquier otra razón por la cual no debería realizar actividad física?		
¿Padece usted algún trastorno psíquico/psiquiátrico que pueda ir en detrimento de su aprendizaje? (p.e. TDA, hiperactividad, ...)		

¿Utiliza usted gafas para poder leer o trabajar en el ordenador?		
¿Está usted tomando otros medicamentos recetados por el medico de forma regular?		

Código participante

ANEXO III. Consentimiento informado

Consentimiento informado – para adultos

INFORMACIÓN Y CONSENTIMIENTO INFORMADO

Institut Nacional d'Educació Física de Catalunya-Barcelona,
centro adscrito a la Universidad de Barcelona

Identificación del proyecto

El nivel de condición física cardiovascular como modulador del aprendizaje de habilidades perceptivo-motrices.

Afirmación de la edad del participante

Usted es una persona de 18 años o más que quiere participar en un proyecto de investigación propuesto por la Dra. Rosa Angulo-Barroso, el Dr. Albert Busquets Faciabén, el Dr. Blai Ferrer Uris y la doctoranda M^a Ángeles Ramos Moreno del Grupo de Recerca en Actividad Física y Salud del Institut Nacional d'Educació Física de Catalunya (Barcelona, España).

Objetivo

El objetivo principal de este estudio es investigar la relación existente entre el nivel de condición física cardiovascular de los adultos con su capacidad de aprendizaje de una habilidad perceptivo-motora. A su vez, se estudiará también la relación entre el nivel de condición física cardiovascular y la capacidad de atención, y el papel mediador de la capacidad de atención durante el proceso de aprendizaje motor de una tarea de coordinación oculo-manual ejecutada en un ordenador. Se valorará el aprendizaje durante la realización de la sesión, así como su retención a corto (1 hora) y a medio (24 horas) plazo. Para evaluar los niveles de atención se realizará en un ordenador una tarea de atención sostenida, mientras que la valoración del estado de forma cardiovascular se medirá con una prueba de carrera de intensidad incremental.

Procedimiento experimental

El estudio consta de 2 sesiones diferentes. Si usted accede a participar en el estudio, los investigadores le administrarán las siguientes pruebas:

Sesión 1: en primer lugar, se evaluará la idoneidad de los candidatos a participar en el estudio a través de un cuestionario sobre hábitos de salud, estado de salud y antecedentes médicos. También se administrará un test para valorar su capacidad cognitiva. Seguidamente, realizará la tarea de aprendizaje perceptivo-motor, en la cual deberá manejar a través de un joystick el cursor de un ordenador. El objetivo de la tarea será el de mover el cursor a unos puntos objetivo con la máxima velocidad y eficiencia posible. Se pedirá al participante que practique esta tarea durante un tiempo aproximado de 8 minutos. Cuando haya completado la tarea motora, reposará durante 1h. Esta hora será aprovechada para evaluar, a través de otro cuestionario, el nivel de práctica de ejercicio físico semanal y también se tomarán sus datos de peso y estatura. Una vez pasada esta hora, volverá a realizar la tarea de aprendizaje perceptivo-motora, esta vez durante un tiempo más breve (3.5 minutos), para comprobar el nivel de retención de la tarea motora (test de retención 1). Mientras realiza la tarea motora (tanto en la práctica como en la retención) se

medirá el nivel de activación cerebral de la zona pre-frontal con la técnica NIRS. Esta medición se realizará gracias a una luz infrarroja colocada en la parte derecha de su frente. Durante la hora de descanso seguirá llevando colocado este aparato que mide su activación cerebral (NIRS) porque para que la medición se haga siempre en la misma zona es muy importante que, una vez colocado, el aparato se mueva lo menos posible.

Sesión 2: tendrá lugar 24 h después de la *sesión 1*. Se le pedirá de nuevo la participación en la tarea de aprendizaje perceptivo-motora, para volver a comprobar el nivel de retención (test de retención 2). A continuación, realizará en el ordenador una tarea de atención sostenida (de unos 15 minutos) para evaluar su capacidad de atención al realizar una tarea durante un tiempo relativamente largo. Durante la realización de esta tarea no podrá ser distraído ni interactuar con el investigador. En ambas pruebas llevará colocado el NIRS, para poder medir su nivel de activación cerebral durante la prueba. Una vez finalizada la prueba de atención sostenida, se le retirará el NIRS.

Por último, se le pedirá que ejecute una prueba de carrera con el objetivo de valorar su nivel de condición física cardiovascular. La prueba consistirá en desplazarse corriendo de un lado a otro de una pista de 20 m de largo al ritmo marcado por un sonido. Se le pedirá que intente realizar el mayor número de rectas posible siguiendo el ritmo del sonido. Durante la ejecución de la prueba, se le colocará una mascarilla para medir su consumo de oxígeno durante la carrera, y también, una banda elástica en el pecho que captará la frecuencia del latido del corazón (pulsómetro). El pulsómetro permitirá monitorizar su ritmo cardíaco para valorar su nivel de esfuerzo y preservar su seguridad durante la prueba.

Necesidades materiales

Para la realización de la prueba de carrera (sesión 2), será necesario que acuda con ropa y calzado deportivo. En caso de presentar algún problema de vista corregido a través del uso de gafas o lentes de contacto, será preciso llevarlas para la realización de la tarea de aprendizaje y de atención (sesiones 1 y 2).

Confidencialidad

Toda la información recogida para este estudio es estrictamente confidencial a excepción del posible uso de las imágenes de video y fotografías que usted permite mediante este consentimiento informado para la elaboración de artículos y/o comunicaciones internacionales. En todo caso, nunca será posible identificar al participante mostrando sus datos personales. Los datos que usted nos proporciona serán agrupados con datos de otros participantes para realizar informes, artículos y presentaciones. Los datos serán almacenados en un ordenador protegido con contraseña en un laboratorio seguro de las instalaciones del Institut Nacional d'Educació Física de Catalunya (INEFC-Barcelona). Solamente los investigadores principales y sus colaboradores tendrán acceso a estos archivos protegidos. Los datos serán guardados como mínimo durante 5 años después de la duración del estudio. Después de 10 años serán considerados no útiles y se procederá a su eliminación.

Su información puede ser compartida con representantes del INEFC-Barcelona, la Universidad de Barcelona o la administración gubernamental si usted o cualquier otro está en riesgo o si nosotros somos requeridos a hacerlo por ley.

Riesgos

Como resultado de su participación en este estudio, puede experimentar dolor muscular de aparición tardía (“agujetas”) y fatiga debido a la realización del trabajo muscular durante la prueba de carrera. Así mismo, también puede presentarse una leve sensación de mareo debido al esfuerzo realizado. Dado que también existe cierto riesgo en situaciones de comportamiento cardíaco anormal, el ritmo cardíaco de los participantes será monitorizado y controlado durante la ejecución de las pruebas de carrera. Se definirán unos rangos de seguridad y, en caso de alcanzar su valor máximo se detendrá la ejecución de la prueba inmediatamente. No hay otros riesgos conocidos por la participación en este estudio y no se sabe de ningún efecto adverso a largo plazo que pueda ser asociado con la participación en este estudio.

Beneficios, libertad para retirarse del estudio y para realizar preguntas

Su participación es completamente voluntaria. El experimento no está diseñado para ayudarle específicamente, pero puede tener un impacto substancial para entender la relación del nivel de condición física cardiovascular con el aprendizaje perceptivo-motor en adultos y con la atención sostenida como mediador de dicho aprendizaje. Usted es libre para realizar preguntas o para retirar su consentimiento en la participación del estudio en cualquier momento sin penalización. Los investigadores le facilitarán un informe con los resultados de este estudio y sus valoraciones. El INEFC-Barcelona no le facilita ningún seguro médico o de hospitalización por participar en este estudio ni tampoco dará ninguna compensación por cualquier circunstancia o contratiempo que sea producida como resultado en este estudio, excepto si la ley lo requiere. En caso de cualquier accidente, se iniciarán los dispositivos y procedimientos habituales del INEFC-Barcelona.

Investigadores

Dra. Rosa Angulo-Barroso

Dr. Albert Busquets Faciabén

Dr. Blai Ferrer Uris

Srta. María Ángeles Ramos Moreno

Grupo de Recerca en Actividad Física y Salud del Institut Nacional d'Educació Física de Catalunya, Avinguda de l'Estadi, 12-22, 08038, Barcelona (España)

Requerimiento del consentimiento informado

Usted ha tomado voluntariamente la decisión de participar o no participar en el estudio de investigación descrito anteriormente. Su firma indica que usted ha leído el informe facilitado anteriormente, que usted tiene todas sus dudas resueltas, y que ha decidido participar en este

estudio. Se le dará una copia de este documento de consentimiento informado para que la guarde.

Datos personales del participante

Nombre y apellidos del participante: _____

Código del participante (a rellenar por el investigador): _____

Fecha de nacimiento: _____

Teléfono de contacto: _____

E-mail: _____

Fecha actual: _____

Firma del participante

Datos del investigador

Nombre y apellidos del investigador: M^a Ángeles Ramos Moreno

E-mail: fitness.learning.ub@gmail.com

Firma del investigador

Quiero revocar mi consentimiento de participación al estudio

Firma participante que quiere revocar el consentimiento

En _____ el _____ de _____ de 20__

ANEXO IV. Declaración responsable ante la situación generada por la COVID-19

Declaració responsable en relació amb la situació de pandèmia generada per la Covid-19

Declaro sota la meva responsabilitat:

- Que sóc coneixedor/a del context de pandèmia actual provocada per la Covid-19 i que accepto les circumstàncies i riscos que aquesta situació pot comportar durant el desenvolupament de l'activitat que es desenvoluparà a les instal·lacions de l'INEFC (centre de Barcelona). Així mateix, entenc que l'INEFC (centre de Barcelona) no és responsable de les contingències que puguin ocasionar-se en relació a la pandèmia durant l'activitat.
- Que he estat informat/da i estic d'acord amb les mesures de prevenció general establertes al Pla de contingència de l'INEFC (centre de Barcelona) i amb les actuacions necessàries que es duren a terme si apareix un cas amb simptomatologia compatible amb la Covid-19 durant el desenvolupament de l'activitat.
- Que m'encarrego d'aportar la quantitat necessària de mascaretes i altres equips de protecció que s'escaiguin en funció de l'activitat a desenvolupar per als dies que duri l'activitat.
- Que he estat informat i estic d'acord que no es pot accedir als edificis i instal·lacions de l'INEFC (centre de Barcelona) si es presenta simptomatologia compatible amb la COVID-19 així com les persones que hagin estat en contacte estret amb un cas de COVID-19 en els 14 dies anteriors i que si es dona aquesta circumstància cal a comunicar-ho a la Universitat i a les autoritats sanitàries corresponents.

Nom i cognoms del participant

DNI Núm.

Signat

ANEXO V. Declaración responsable de ausencia de enfermedad activa

Declaració responsable d'absència de malaltia activa

Nom i cognoms.....

amb DNI/NIE

Declaro responsablement:

1. Que durant els darrers 10 dies i en aquest moment:
 - a) No presento cap simptomatologia compatible amb la Covid-19 (febre, tos, dificultat respiratòria, malestar, diarrea, pèrdua del gust o l'olfacte...) o amb qualsevol altre quadre infecciós.
 - b) No he estat positiu/iva de Covid-19 o conviscut amb persones que siguin o hagin estat positives.
 - c) No he estat en contacte estret amb cap persona que hagi donat positiu de Covid-19 ni que hagi tingut simptomatologia compatible amb aquesta malaltia.
2. Que, en el cas de tenir febre o presentar algun dels símptomes compatibles amb la Covid-19, durant l'estudi, m'abstindré d'accedir a les instal·lacions de l'INEFC. Així mateix, informaré del meu estat als responsables de l'estudi, a l'INEFC (covid19.inefcbcn@gencat.cat) i al servei públic de salut (061).
3. Que conec l'obligació d'informar els responsables de l'estudi i a l'INEFC, de l'aparició de qualsevol cas de Covid-19 al meu entorn familiar i de mantenir un contacte estret amb els mateixos responsables davant de qualsevol incidència.

I perquè així consti, signo aquesta declaració de responsabilitat i consento de manera explícita el tractament de les dades que hi ha en aquesta declaració.

Signatura

Barcelona , d de 2021

ANEXO VI. Aprobación del proyecto por el comité de ética

DR. RAMON BALIUS MATAS,
ACTING AS SECRETARY OF THE ETHICS COMMITTEE
FOR CLINICAL RESEARCH
OF THE CATALAN SPORTS COUNCIL.

CERTIFIES

At the meeting on 1st February 2021, the Ethics Committee agreed to favorably assess the project presented by Rosa Angulo Barroso PhD, Albert Busquets Faciabén PhD, Blai Ferrer Uris PhS and María Ángeles Ramos Moreno PhS, number 32/CEICGC/2020, entitled “**Fitness, attention, and age: Effects on motor learning**”.

We note this favorable assessment for the appropriate purposes.



Dr. Ramon Balius Matas
Esplugues de Llobregat, 1st February 2021

ANEXO VII. IPAQ

CUESTIONARIO INTERNACIONAL DE ACTIVIDAD FISICA (IPA-Q)

Estamos interesados en averiguar acerca de los tipos de actividad física que hace la gente en su vida cotidiana. Las preguntas se referirán al tiempo que usted destinó a estar físicamente activo en los **últimos 7 días**. Por favor responda a cada pregunta aún si no se considera una persona activa. Por favor, piense acerca de las actividades que realiza en su trabajo, como parte de sus tareas en el hogar o en el jardín, moviéndose de un lugar a otro, o en su tiempo libre para la recreación, el ejercicio o el deporte.

Piense en todas las actividades **intensas** que usted realizó en los **últimos 7 días**. Las actividades físicas **intensas** se refieren a aquellas que implican un esfuerzo físico intenso y que lo hacen respirar mucho más intensamente que lo normal. Piense *solo* en aquellas actividades físicas que realizó durante por lo menos **10 minutos** seguidos.

1. Durante los **últimos 7 días**, ¿en cuántos realizó actividades físicas **intensas** tales como levantar pesos pesados, cavar, hacer ejercicios aeróbicos o andar rápido en bicicleta? (recuerde solo incluir ejercicios que le hagan respirar muy rápidamente y le hagan sudar abundantemente)

_____ **días por semana**

☐ Ninguna actividad física intensa ➡ **Vaya a la pregunta 3**

2. Habitualmente, ¿cuánto tiempo en total dedicó a una actividad física **intensa** en uno de esos días?

_____ **horas por día**

_____ **minutos por día**

Código Participante

☐ No sabe/No está seguro

Piense en todas las actividades **moderadas** que usted realizó en los **últimos 7 días**. Las actividades **moderadas** son aquellas que requieren un esfuerzo físico moderado que lo hace respirar algo más intensamente que lo normal. Piense solo en aquellas actividades físicas que realizó durante por lo menos **10 minutos** seguidos.

3. Durante los **últimos 7 días**, ¿en cuántos días hizo actividades físicas **moderadas** como transportar pesos livianos, andar en bicicleta a velocidad regular o jugar dobles de tenis? **No** incluya caminar.

_____ **días por semana**

☐ Ninguna actividad física moderada  **Vaya a la pregunta 5**

4. Habitualmente, ¿cuánto tiempo en total dedicó a una actividad física **moderada** en uno de esos días?

_____ **horas por día**

_____ **minutos por día**

☐ No sabe/No está seguro

Código Participante

Piense en el tiempo que usted dedicó a **caminar** en los **últimos 7 días**. Esto incluye caminar en el trabajo o en la casa, para trasladarse de un lugar a otro, o cualquier otra caminata que usted podría hacer solamente para la recreación, el deporte, el ejercicio o el ocio.

5. Durante los **últimos 7 días**, ¿En cuántos **caminó** por lo menos **10 minutos** seguidos?

_____ **días por semana**

☐ Ninguna caminata



Vaya a la pregunta 7

6. Habitualmente, ¿cuánto tiempo en total dedicó a caminar en uno de esos días?

_____ **horas por día**

_____ **minutos por día**

☐ No sabe/No está seguro

Código Participante

La última pregunta es acerca del tiempo que pasó usted **sentado** durante los días hábiles de los **últimos 7 días**. Esto incluye el tiempo dedicado al trabajo, en la casa, en una clase, y durante el tiempo libre. Puede incluir el tiempo que pasó sentado ante un escritorio, visitando amigos, leyendo, viajando en ómnibus, o sentado o recostado mirando la televisión.

7. Durante los **últimos 7 días** ¿cuánto tiempo pasó **sentado** durante un **día hábil**?

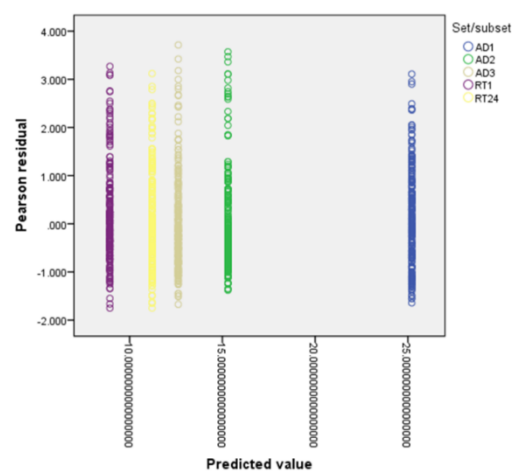
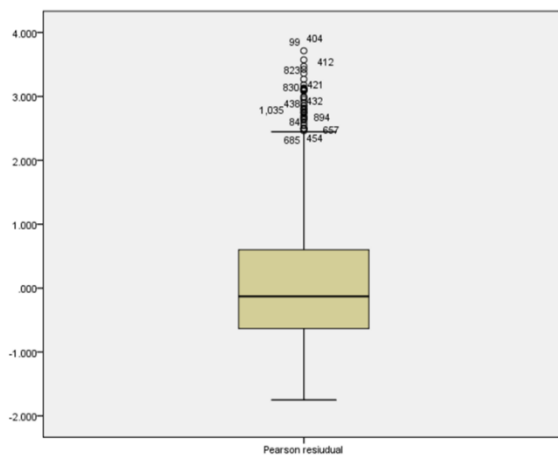
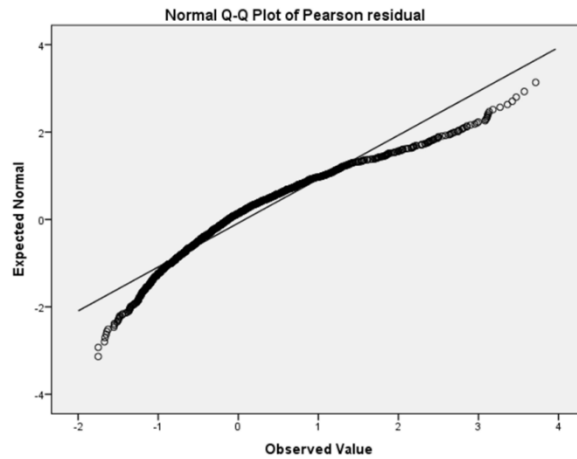
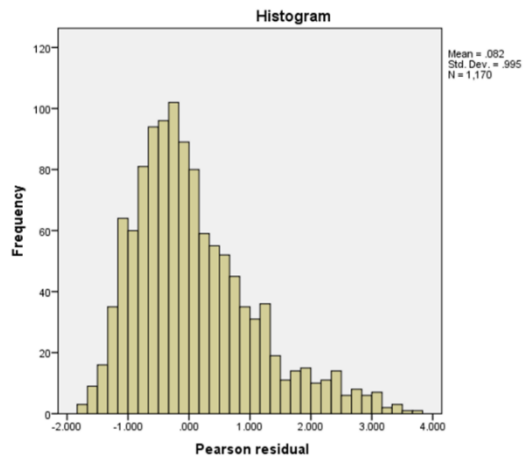
_____ horas por día

_____ minutos por día

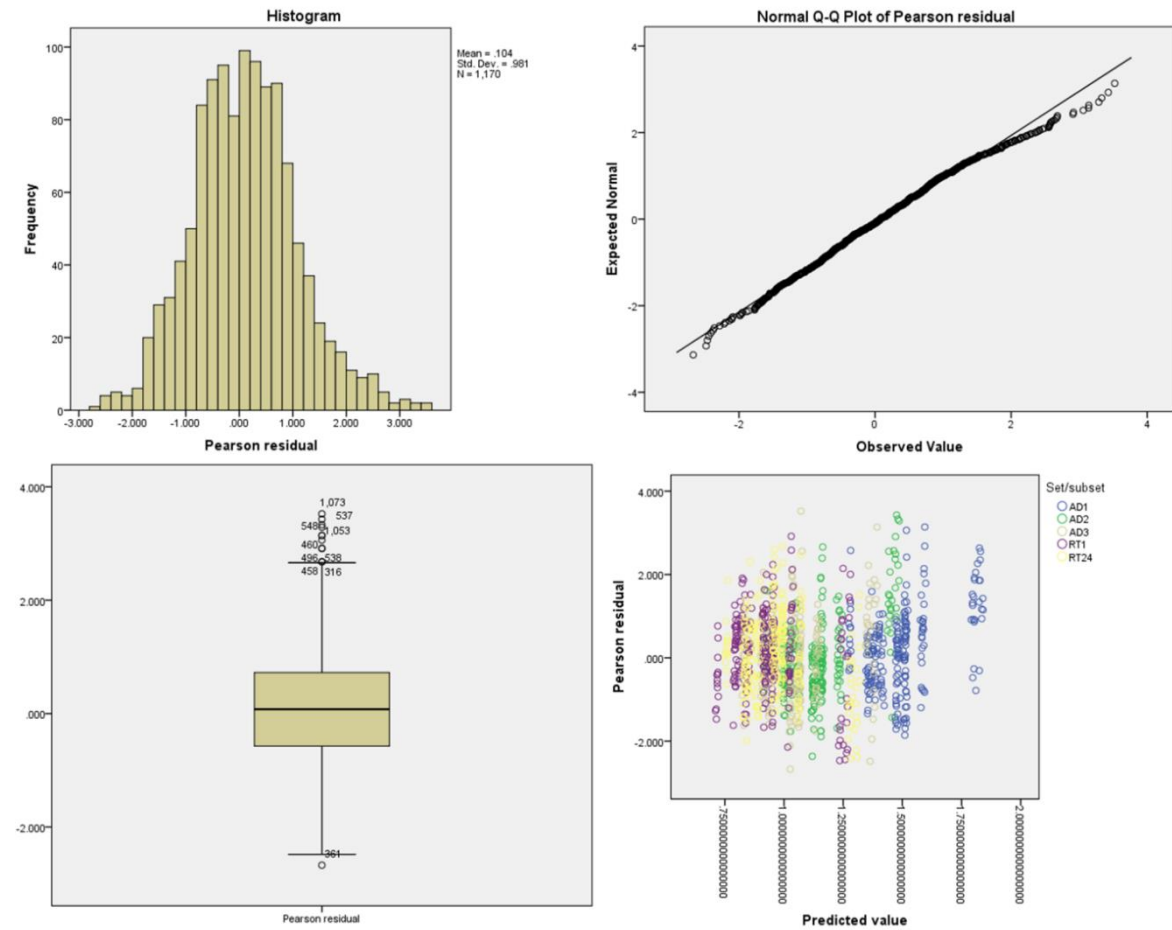
☐ No sabe/No está seguro

Código Participante

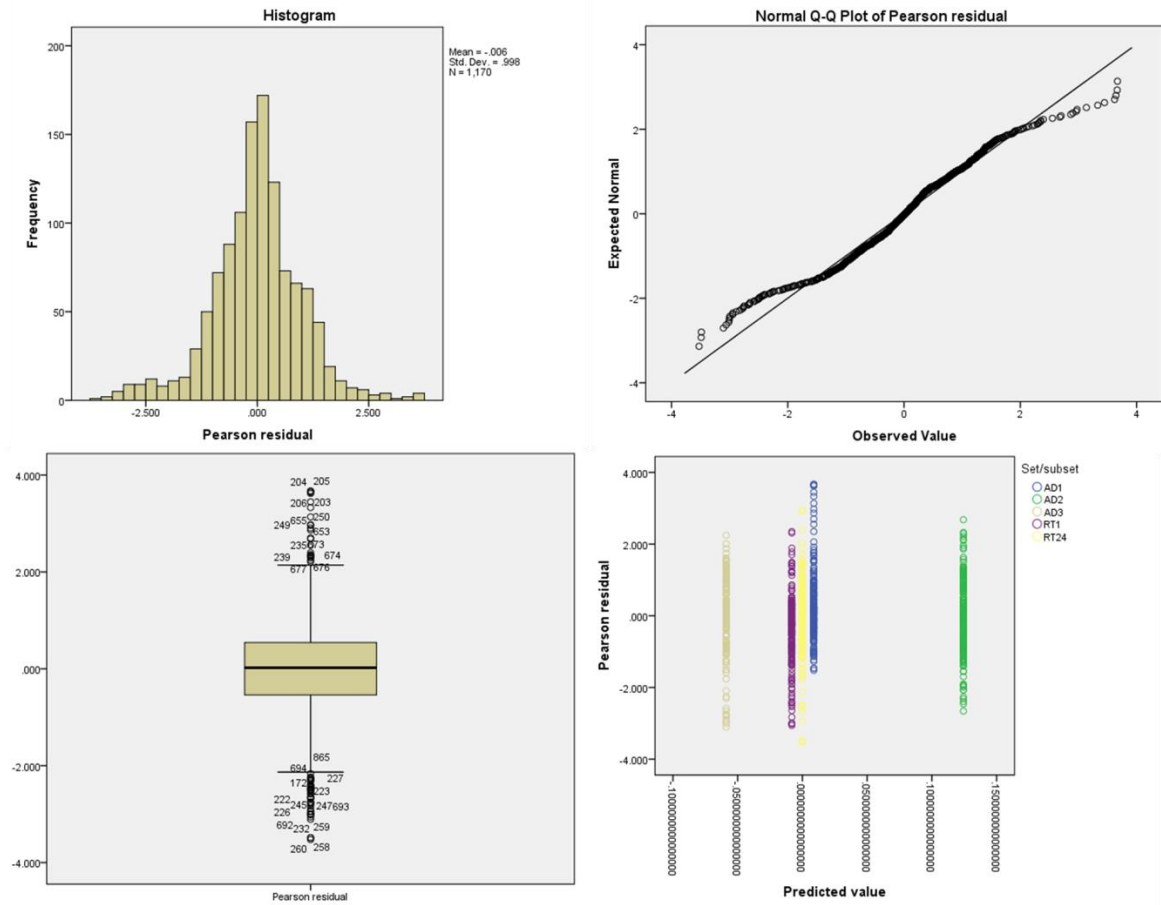
ANEXO VIII. Análisis de normalidad de residuos de Pearson



Análisis de normalidad de residuos de Pearson del modelo mixto lineal general (GLMM) aplicado a la variable “Initial Directional Error” (Error de Dirección Inicial) (IDE).



Análisis de normalidad de residuos de Pearson del modelo mixto lineal general (GLMM) aplicado a la variable “Root Mean Square Error” (Raíz del Promedio de Errores al Cuadrado) (RMSE).



Análisis de normalidad de residuos de Pearson del modelo mixto lineal general (GLMM) aplicado a la variable Cambio de concentración de hemoglobina oxigenada ($[\Delta O_2Hb]$).

