



HAL
open science

Les mécanismes neurocognitifs de l'inscription corporelle dans les jugements de latéralité

François Tariel

► **To cite this version:**

François Tariel. Les mécanismes neurocognitifs de l'inscription corporelle dans les jugements de latéralité. Psychologie. Université Paris Sud - Paris XI, 2011. Français. NNT : 2011PA113007 . tel-00657883

HAL Id: tel-00657883

<https://theses.hal.science/tel-00657883>

Submitted on 9 Jan 2012

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITE PARIS SUD
UFR STAPS

UR CIAMS (Complexité, Innovation et Activités Motrices et Sportives)
Équipe « Contrôle Moteur et Perception »

THÈSE

Présentée
Pour obtenir le titre de

**Docteur en Sciences du Sport, de la Motricité et
du Mouvement humain**

par

François TARIEL

**LES MECANISMES NEUROCOGNITIFS
DE L'INSCRIPTION CORPORELLE
DANS LES JUGEMENTS DE LATERALITÉ**

Soutenance prévue le 15 décembre 2011 devant la commission d'examen composée de

Michel-Ange AMORIM	Professeur à l'Université Paris Sud	<i>Directeur</i>
Corrado CORRADI-DELL'ACQUA	Chercheur à l'Université de Genève	<i>Rapporteur</i>
Olivier GAPENNE	Professeur à l'Université de Technologie de Compiègne	<i>Rapporteur</i>
Aymeric GUILLOT	Maître de conférence, HDR à l'Université de Lyon 1	<i>Examineur</i>
Patrice SENOT	Maître de conférence à l'Université Paris Descartes	<i>Examineur</i>

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	2
INTRODUCTION.....	4
I. Introduction.....	6
II. Percevoir la configuration spatiale d'un objet.....	9
1. La perception des constituants primitifs de l'objet.....	10
La notion d'invariance.....	10
Un objet en pièces détachées.....	12
2. La perception de la configuration spatiale de l'objet.....	13
Le rôle du complexe occipital latéral.....	14
La reconnaissance d'objets familiers.....	15
Représentation « pièce par pièce » vs. Représentation « holistique ».....	17
III. Mémoriser la configuration spatiale d'un objet.....	19
1. Les représentations du corps.....	20
Le schéma corporel.....	20
La description structurelle du corps.....	22
2. Comprendre un objet avec son corps.....	23
Rotation mentale et propriétés des représentations.....	24
Comment le corps permet-il la compréhension de la structure d'objets nouveaux?.....	26
MÉTHODOLOGIE.....	28
I. Étude préliminaire.....	30
1. Introduction.....	30
2. Méthode.....	31
Expérience 1: présentation simultanée.....	31
Expérience 2: présentation simultanée, trois éléments à considérer.....	31
Expérience 3: présentation séquentielle.....	31
Expérience 4: présentation séquentielle, avec contrainte de temps.....	31
Expérience 5: présentation séquentielle avec contrainte de temps et focalisation de l'attention.....	32

3. Conclusion.....	32
1. Introduction.....	35
1.1. Body schema and body structural description enable holistic mental rotationof body-like stimuli.....	35
1.2. Research questions.....	36
2. Experiment 1.....	37
2.1. Methods.....	38
2.1.1. Participants.....	38
2.1.2. Stimuli and design.....	38
2.1.3. Procedure.....	39
2.2. Results and discussion.....	40
3. Experiment 2.....	42
3.1. Methods.....	42
3.1.1. Participants.....	42
3.1.2. Stimuli and design.....	42
3.1.3. Procedure.....	43
3.2. Results and discussion.....	43
4. Experiment 3.....	44
4.1. Methods.....	44
4.1.1. Participants.....	44
4.1.2. Stimuli and design.....	44
4.1.3. Procedure.....	44
4.2. Results and discussion.....	44
5. Experiment 4.....	47
5.1. Methods.....	47
5.1.1. Participants.....	47
5.1.2. Stimuli and design.....	47
5.1.3. Procedure.....	48
5.2. Results and discussion.....	48
6. Experiment 5.....	49
6.1. Methods.....	49

6.1.1. Participants.....	49
6.1.2. Stimuli and design.....	49
6.1.3. Procedure.....	50
6.2. Results and discussion.....	50
7. General discussion.....	51
7.1. Embodiment as a perspective taking strategy.....	51
7.2. Body representations and embodiment.....	52
7.3. Conclusion.....	54
8. References.....	54
II. Première étude.....	57
1. Introduction.....	57
2. Méthode.....	57
3. Résultats et discussion.....	58
1. Introduction.....	61
2. Method.....	62
2.1. Participants.....	62
2.2. Stimuli.....	62
2.3. Left-right task.....	62
2.4. Concurrent task.....	62
2.5. Procedure.....	63
3. Results and discussion.....	65
4. References.....	66
III. Deuxième étude.....	68
1. Introduction.....	68
2. Méthode.....	68
Procédure.....	68
La magnétoencéphalographie.....	69
Validation du modèle de reconstruction de sources.....	70
3. Résultats et discussion.....	70
Traitements visuels précoces.....	70
Auto-projection et transformation spatiale.....	71

1. Introduction.....	73
2. Materials and Methods.....	73
2.1. Participants.....	73
2.2. Stimuli.....	74
2.3. Procedure.....	75
2.4. Data acquisition and pre-processing.....	77
2.5. Data Analysis.....	78
3. Results.....	78
3.1. Behavioral performance.....	78
3.2. RMS neuromagnetic activity.....	79
3.3. T-tests on sensors and source reconstruction.....	81
4. Discussion.....	86
4.1. Early identification of the 3-D structure.....	86
4.2. Deeper processing of object structure via embodiment.....	87
5. References.....	88
DISCUSSION GÉNÉRALE.....	92
I. Rappel des conclusions principales.....	94
1. Première étude.....	94
2. Deuxième étude.....	94
Perception des constituants de l'objet et identification de sa structure spatiale.....	94
Structures cérébrales de l'auto-projection.....	94
II. Perception précoce de la géométrie de l'objet.....	95
1. Le LOC, le LTA et la perception de la structure 3-D de l'objet.....	95
2. Le POS et la perception de la structure du corps.....	97
3. Effet précoce de l'angle.....	98
III. Auto-projection et transformation spatiale dans le SPL.....	100
1. Codage d'informations spatiales égocentrées.....	100
2. Transformation spatiale du référentiel égocentré.....	103
IV. La contribution de l'AMS au processus d'émulation.....	104
1. Lobe pariétal et BSch.....	104
2. Le BSch comme émulateur.....	105

3. Le rôle de la copie efférente.....	106
V. Un modèle de l'inscription corporelle dans les jugements de latéralité.....	109
Perception précoce de la structure de l'objet.....	109
Encodage de la structure dans un référentiel égocentré.....	109
Transformation spatiale du référentiel égocentré.....	110
VI. Penser le monde avec son corps.....	111
1. La théorie de la cognition incarnée.....	112
2. L'espace, le temps et le mouvement.....	113
RÉFÉRENCES.....	116
ANNEXES.....	128

INTRODUCTION

I. Introduction

« *“L'âme ne pense jamais sans images.” Ces images, qui ont pour origine des organes des sens, constituent des “représentations, des copies” des objets qui les produisent. Et, grâce à ces images, l'intelligence peut aussi “calculer et disposer l'avenir par rapport au présent comme si elle voyait les choses”.* »

J. P. Changeux, citant Aristote, dans *L'homme neuronal* (1983).

Au cinquième siècle avant Jésus Christ, Aristote présageait la conception actuelle des neurosciences cognitives selon laquelle l'homme manipule, par la pensée, des constructions mentales d'objets réels. Ce principe a deux implications majeures. La première, philosophique, impose que nous ne percevons le monde qu'à travers des images mentales. Pour reprendre les termes de l'éthologiste Konrad Lorenz (1973), notre univers se limite à l'« envers du miroir », qui n'est autre que notre appareil physiologique dont la fonction consiste à intérioriser le fonctionnement du monde extérieur. L'accès direct que nous prétendons entretenir avec lui n'est qu'un formidable leurre s'originant, comme l'explique Shepard (2000), dans la profonde sophistication de notre système perceptif, issu de millions d'années d'évolution. Cependant, Shepard nous rappelle que dans sa tentative continue d'établir une cohérence entre les mondes interne et externe, le cerveau a ses failles, révélées par les illusions perceptives, notamment optiques. La seconde implication de la pensée d'Aristote est de nature scientifique, et concerne les relations existant entre un objet physique et sa représentation mentale. Techniquement, l'enjeu est de mettre à jour les mécanismes perceptifs par lesquelles une information physique, telle qu'une pression sur la peau, un déplacement d'ondes sonores ou encore un faisceau de photons se projetant sur la rétine, sont encodées par et dans le cerveau. Cet encodage doit doter les images mentales de propriétés similaires à celles des objets physiques, car pour qu'elles revêtent un intérêt dans la survie de l'espèce, leur manipulation mentale doit refléter les interactions entre leurs homologues physiques. Déroger à cette règle compromettrait notre capacité à prédire l'état futur du monde dans sa constante interaction avec notre corps, et donc à agir de façon adaptée.

Dans sa théorie de l'émulation, Grush (2004), explique que le déclenchement d'une action nécessite la production préalable d'une commande motrice, laquelle est systématiquement dupliquée en

une copie efférente de la commande motrice. Alors que la première sert à générer le mouvement par l'intermédiaire des neurones moteurs, la seconde participe à l'émulation de ce mouvement en alimentant un émulateur qui produit une décharge corollaire contenant l'information sensorielle simulée du comportement souhaité (Figure 1). Notons que cette idée d'anticipation des retours sensoriels, comme nous le rapporte Berthoz (1997), est antérieure de plus d'un siècle à la théorie de Grush et remonte à William James (1890). A lui seul, le concept d'émulation suffit à la description de plusieurs mécanismes moteurs et cognitifs fondamentaux. En plus d'expliquer comment un geste peut être corrigé avant d'en avoir les retours réels, le modèle de Grush prédit que l'inhibition de la commande motrice, qui bloque la commande musculaire et donc prive l'individu de retours sensoriels réels, épargne la copie efférente. Il en résulte le phénomène d'imagerie: bien que le mouvement ne soit plus effectué, la copie efférente assure toujours son émulation. Cette conception moderne rappelle la conception de Piaget selon laquelle les pensées sont des actions intériorisées (cf. Berthoz, 1997).

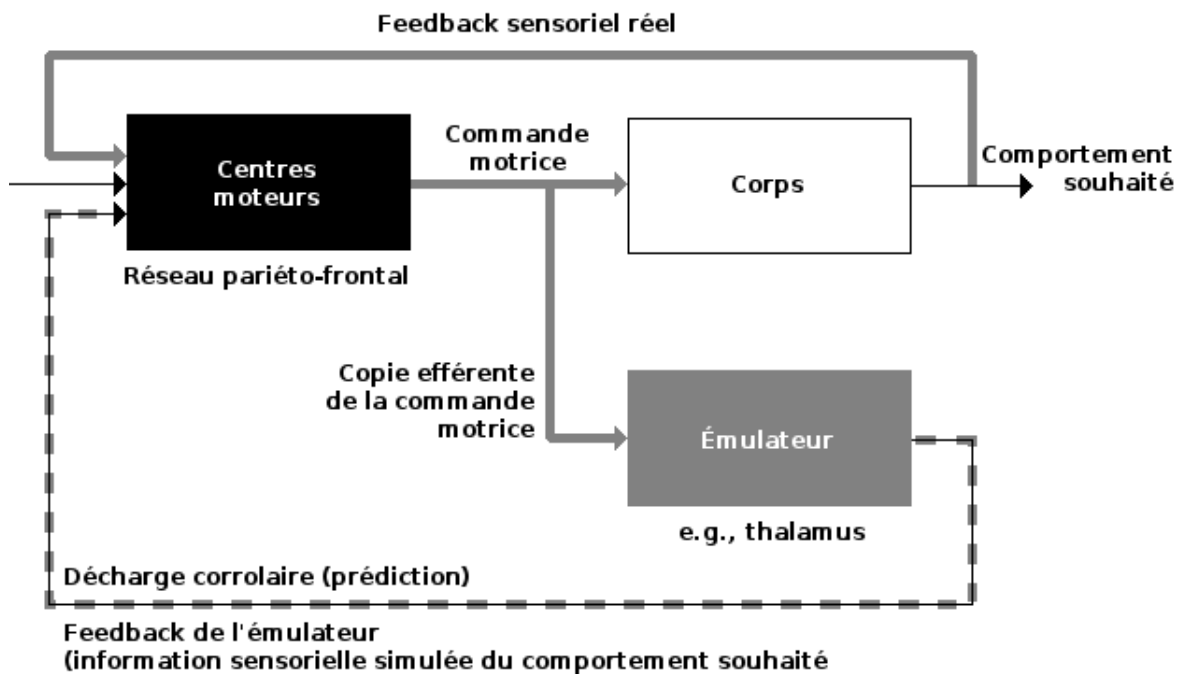


Figure 1. Modèle neurofonctionnel de l'émulation pour la régulation du comportement.

La théorie de l'émulation suggère que notre monde mental se construit par le mouvement, notre cerveau intégrant, action après action, la relation entre une commande motrice et ses conséquences sensorielles. Il est donc peu surprenant que Shepard et Metzler (1971) remarquent que le temps

nécessaire à la comparaison de deux formes géométriques augmente de manière linéaire avec leur différence d'orientation, suggérant que les sujets procèdent en tournant mentalement l'un des objets jusqu'à ce qu'il s'aligne avec le second, comme ils l'auraient fait manuellement avec des objets matériels. Dans la même idée, Parsons (1994) observait que le temps de jugement de la latéralité d'une main présentée visuellement dépend du temps requis pour aligner sa propre main avec le stimulus. Ces observations nous rappellent que, continuellement, nous nous servons de notre corps pour mouvoir des objets, et que ces interactions corps-objets sont intégrées dans notre cerveau. Le corps étant l'intermédiaire incontournable de ces manipulations, il mérite un statut mental très particulier. Du fait de sa complexité, il dispose non pas d'une, mais d'au moins trois représentations mentales extrêmement sophistiquées et dont l'une d'elles, le schéma corporel, le décrit en termes de dynamique segmentaire (Corradi-Dell'Acqua & Riumati, 2007). Dans la tâche de Parsons, par exemple, c'est le schéma corporel qui serait sollicité pour procéder à la rotation mentale de sa main. La neuroimagerie apporte un support neurophysiologique à ces observations comportementales, en révélant que les aires cérébrales prémotrices commandant la rotation de la main s'activent également lorsque ce mouvement est simplement imaginé (Gerardin et al., 2000).

Il paraît désormais évident que le schéma corporel joue un rôle prépondérant dans les transformations spatiales mentales. Son rôle s'étend même au-delà, car par l'intermédiaire des neurones miroirs dont la fonction est d'estimer la commande motrice à l'origine d'un mouvement visuellement perçu (Rizzolatti, 1998), il nous permet de projeter mentalement notre corps sur autrui. C'est ainsi que, grâce au schéma corporel, nous pouvons imiter ou saisir les intentions d'un congénère. Le corps devient un médiateur entre soi et autrui, un langage commun, grâce auquel les êtres humains peuvent se comprendre et ainsi faire preuve d'empathie (Petit, 2004). Par ailleurs, Amorim et al. (2006) ont démontré que la projection de notre schéma corporel sur un objet tridimensionnel abstrait facilite la compréhension et la mémorisation de sa structure spatiale. Comme le soulignait déjà Poincaré (1904), la géométrie, malgré son caractère extrêmement abstrait, puise son origine dans le mouvement. Le mathématicien expliquait que se représenter la distance entre deux points revient avant tout à s'imaginer le déplacement permettant de se rendre de l'un à l'autre, en termes de contraction musculaire. Bien que de nombreux mathématiciens refusent de souscrire à ce principe, prétendant que le monde est mathématique en soi (Changeux & Connes, 1989), certains cognitivistes défendent farouchement l'idée selon laquelle cette forme supérieure de pensée naît de l'homme lui-même et de sa perception du monde

(Dehaene, 1997). Berthoz (2005) soutient également ce point de vue et rêve à la réhabilitation de la géométrie en tant que discipline du corps. Selon lui, un problème de géométrie doit avant tout être résolu en se l'appropriant mentalement par le geste, afin d'en restituer la teneur motrice et lui redonner du sens originel.

Dans la présente thèse, nous envisagerons le corps, et en particulier ses représentations mentales, comme les éléments indispensables à l'appropriation de la géométrie d'objets abstraits. La présentation visuelle d'un objet donne lieu, dans un premier temps, à de multiples traitements permettant d'en extraire les constituants élémentaires. Ces processus neurophysiologiques de bas niveau ouvrent ensuite la voie à la perception de la structure spatiale de l'objet. Leur description constituera la première partie de notre introduction. Nous nous intéresserons ensuite aux mécanismes conduisant à une compréhension plus profonde de la structure de l'objet. Pour cela, nous nous attacherons particulièrement au processus d'*embodiment*, ou projection mentale du corps sur l'objet. Nous verrons comment cette incarnation de l'objet peut, éventuellement, constituer une pierre maîtresse dans l'adoption du point de vue d'autrui, notamment en ce qui concerne la distinction entre sa droite et sa gauche.

II. Percevoir la configuration spatiale d'un objet

Les processus neurophysiologiques de la perception visuelle dont est doté le lobe occipital humain sont l'aboutissement de millions d'années d'évolution. En grande partie rigides et stéréotypés, ils nous fournissent une première description de notre environnement, en particulier des objets et des mouvements le constituant. Ces traitements précoces sont basés sur des hypothèses, héritées de la sélection naturelle et ancrées dans le cerveau sous formes de câblages neuronaux, telle que la conservation (constance de forme) de l'objet (Berthoz, 2005). Cet ancrage est tellement profond et inconscient que les individus ne peuvent se douter de son existence, lequel engendre pourtant une première interprétation du monde visuel. Par exemple, à la vue d'une photographie en deux dimensions, nous reconstituons spontanément un environnement tridimensionnel (3D) sur la base d'indices perceptifs de la profondeur comme les lignes de fuite qui structurent l'image (Shepard, 2000). L'automatisation des traitements précoces peut donner lieu, dans de rares cas, à des interprétations erronées: les illusions d'optique. L'une d'entre elle, *la chambre d'Ames*, tient à la prédisposition du cerveau à considérer les objets comme symétriques (Shepard, 2000). Ainsi, lorsqu'on présente à un

individu une chambre qui, exceptionnellement, est asymétrique (côtés trapézoïdaux) et aux extrémités de laquelle se trouvent deux personnes de tailles égales, l'une apparaîtra logiquement plus imposante que l'autre, du fait qu'elle se trouve plus proche du point d'observation. Pourtant, le système visuel qui persiste dans son hypothèse de symétrie déduira, erronément, que leurs distances au point d'observation sont égales, et par conséquent que les deux personnes sont réellement de tailles différentes. Ainsi, les illusions d'optiques nous informent sur le fait que, dès les premiers stades du traitement visuel, le cerveau base notre perception sur des hypothèses. Celles-ci s'inscrivent au plus profond des processus neurophysiologiques de la reconnaissance visuelle, et nous informent sur le fait que l'homme ne perçoit pas les objets tels qu'ils sont réellement, mais qu'il les reconstitue à partir de préjugés qu'il porte sur le monde extérieur et qui orientent sa perception. La reconnaissance visuelle d'objets ne déroge pas à la règle car, comme nous allons maintenant le voir, ceux-ci sont littéralement reconstitués dans notre système visuel, pièce par pièce, afin d'établir une représentation mentale temporaire susceptible de correspondre à une autre déjà stockée en mémoire à long terme et ainsi permettre la catégorisation du stimulus (Logothetis et Sheinberg, 1996).

1. La perception des constituants primitifs de l'objet

Comme nous l'explique Dehaene (2007), la reconnaissance visuelle d'objets repose sur des mécanismes neuronaux logés dans le cortex inféro-temporal, lequel s'organise d'ailleurs de façon remarquablement similaire chez le singe macaque et chez l'homme, les deux espèces partageant un certain nombre de fonctions perceptives communes. Pour des raisons de survie, il est essentiel qu'un même objet puisse être reconnu dans une multitude de contextes différents. Le cerveau doit ainsi faire abstraction d'un certain nombre de facteurs venant « bruiteur » l'identification de l'objet, telle que la position dans le champ visuel, le diamètre apparent, l'orientation, la luminosité, etc. Or le système visuel possède cette remarquable aptitude à détecter ce qui résiste à ces multiples causes de bruit, que l'on désigne sous le terme d'invariance.

La notion d'invariance

Les objets nous sont visibles par l'intermédiaire des photons, composants fondamentaux de la lumière, qu'ils émettent ou, plus souvent, reflètent. Ces photons se projettent sur la rétine avec laquelle ils interagissent chimiquement (Bear et al., 2007). Ce signal, issu du processus de transduction, est

ensuite véhiculé, *via* le nerf optique, jusqu'au thalamus où se produisent certains traitements visuels inconscients afin d'assurer, par exemple, la constance spatiale du monde visuel sur la base des informations occulo-motrices (Bellebaum et al., 2005). Des ramifications partant du thalamus se projettent alors vers des centres sous-corticaux, tels que le colliculus supérieur, tandis que les fibres constituant les radiations optiques se connectent à l'aire visuelle primaire (V1) du néocortex. Cette région constitue la porte d'entrée du cortex visuel, chaque information y étant immanquablement et invariablement traitée. Dehaene (2007) précise que cette extraction se fait en différentes étapes successives. Les traitements de bas niveau sont typiques de V1, où le rôle de chaque neurone est extrêmement spécifique. La fonction d'un neurone de cette zone peut se résumer, par exemple, à la détection d'une ligne droite inclinée de 45° dans une minuscule portion du champ visuel. Les couches intermédiaires intègrent les informations fournies par V1 et sont sensibles à la présentation de certaines formes simples telles que des ronds, des angles... Enfin, les couches supérieures rassemblent ces informations afin de reconnaître des objets à part entière, en faisant abstraction d'une multitude de causes de bruit telles que la luminosité ou l'orientation.

Les aires visuelles ont pour fonction de décontextualiser l'information, étape après étape, afin d'en extraire des invariants susceptibles d'intéresser l'individu, en vue d'une action notamment. Le cerveau s'affaire donc à une véritable reconstruction du monde à partir de l'image éclatée transmise par la rétine afin d'en extraire l'information utile et qui n'est pas explicite dans l'information arrivant à l'aire visuelle primaire. Afin de nous faire une idée concrète de ce que nous entendons par invariant, imaginons un lion en quête de nourriture. Si une antilope vient à traverser son champ visuel, le prédateur reconnaîtra son gibier quelque soit la luminosité (ensoleillé, crépuscule, nuit), grâce à l'extraction d'informations indépendantes de l'éclairement, telle que la présence de cornes coudées, d'un museau allongé, etc. il s'agit bien d'invariant, du moins par rapport à la lumière, et leur extraction est crucial pour le lion qui peut alors envisager son repas. Comme le souligne Dehaene, l'accroissement de l'invariance caractérisant la progression au sein de la hiérarchie neuronale présentée ci-dessus s'accompagne d'une complexification des images auxquels répondent les neurones et d'un élargissement du champ récepteur, c'est à dire la portion du champ visuel à laquelle est sensible un neurone donné.

Comme nous allons le voir, les processus d'extraction de ces invariants sont inscrits dans les différents réseaux de neurones du cortex inféro-temporal, grâce auxquels, à l'issue d'une cascade de traitements associatifs, la nature et la structure de l'objet peuvent être identifiées.

Un objet en pièces détachées

Un enjeu majeur en neurosciences cognitives est la détermination de la nature des représentations mentales d'objets. En effet, les défenseurs de la représentation bidimensionnelle (2D) affrontent les partisans de la représentation mentale en 3D depuis les années 1980. Poggio et Edelman (1990) supportent la première théorie, selon laquelle les objets sont mémorisés selon un point de vue particulier, dit « prototypique » ou « canonique ». Dans leur modèle, ils proposent un réseau de neurones qui, par apprentissage, parvient à la reconnaissance d'un objet 3D à partir d'une collection d'images en deux dimensions. Dans la même idée, Tarr et al. (1998) révèlent que la perception de formes élémentaires, telles que des cônes, des cylindres ou des cornes, est dépendante du point de vue, le temps de reconnaissance atteignant un minimum autour de l'orientation correspondant au point de vue canonique.

A l'inverse, Marr et Nishihira (1982) affirment que pour être utiles à la reconnaissance, les représentations mentales d'objets doivent être codées selon un référentiel centré sur l'objet, se composer de formes 3D primitives de tailles variables et s'organiser de façon modulaire. Ce dernier principe suppose que ces représentations se partagent un certain nombre de constituants élémentaires, les « géons », pouvant être agencés et réagencés à souhait, comme l'expliquera par la suite Biederman (1987) dans son modèle structurel dit de « reconnaissance-par-composants ». Biederman y décrit les géons, ces « pièces détachées » de nos représentations mentales, comme des formes géométriques 3D simples, telles que des cylindres, des tores, des sphères, etc. qui selon lui seraient au nombre de trente-six. Avantage fondamental, les géons offrent des caractéristiques visuelles indépendantes du point de vue, qui les rendent reconnaissables à partir d'une projection rétinienne en deux dimensions quelle que soit leur orientation. Ces « propriétés non-accidentelles » sont donc des invariants rapidement identifiables à partir de l'image rétinienne. Ainsi, une sphère se projettera toujours sous forme de disque, les bords d'un cube nous apparaîtront constamment comme parallèles, un tore sera invariablement composée d'ellipses concentriques, la jonction des arrêtes centrales d'un cube formera toujours un « T », etc.

Plusieurs études neurophysiologiques viennent appuyer l'existence des géons. Tanaka (1996) a démontré que des colonnes de neurones situées dans le cortex inféro-temporal antérieur du singe macaque, une région recevant des entrées visuelles issues de V1 transmises à V2 puis à la région inféro-temporal postérieure, sont sensibles à la présence de formes visuelles relativement simples,

semblables à des géons. Individuellement, chaque cellule d'une colonne répond préférentiellement à une taille et une orientation uniques du géon. L'association de plusieurs cellules de ce type, chacune sensible à une orientation et un taille spécifiques, fait qu'une colonne dans son entier répondra de manière invariante à une forme donnée, indépendamment de son orientation et de sa taille. Par la combinaison de ces différentes colonnes, il est alors possible de déterminer la nature d'objets plus complexes (Tanaka, 2003). Les résultats fournis par Tanaka nous invitent à reconsidérer la distinction entre les modèles prototypiques et structuraux. Il semble en effet qu'à l'échelle de la colonne de neurones, une première forme de reconnaissance, dépendante du point de vue, apparaisse, très rapidement suivie d'une seconde phase où l'élément est reconnu indépendamment de son orientation. Si ces deux étapes rappellent les modèles de reconnaissance 3D sur la base d'images 2D, il faut cependant souligner qu'ils interviennent dans la reconnaissance de composants élémentaires, et non sur des objets entiers. Par ailleurs, la mise en évidence par Tanaka de cellules dépendantes à l'orientation des formes géométriques 3D fournit une explication aux résultats de Tarr et al. (1998) selon lesquels le temps d'identification d'un géon dépend de son orientation. En conclusion, l'accès aux caractéristiques invariantes du géon semble donc le fruit d'une première étape de reconstruction, et ouvre la voie à une seconde phase où, ses différents composants étant identifiés, l'objet peut être reconstitué spatialement pour être éventuellement assimilé à une catégorie.

2. La perception de la configuration spatiale de l'objet

Nous souhaitons désormais comprendre comment les composants élémentaires de l'objet, identifiables indépendamment de leur point de vue, peuvent être associés entre eux, dans l'optique d'une catégorisation. La catégorisation correspond à la rencontre d'informations bottom-up (issues du stimulus) et top-down (issues de représentations à long terme). Dans le cas où une nouvelle information spatiale sur l'objet doit être intégrée, par exemple « un pull-over présentant un logo sur sa moitié gauche », nous supposons que l'encodage de la latéralité peut être assurée le phénomène d'incarnation motrice. Ce dernier offre en effet, par son caractère dynamique, la possibilité d'encoder des informations spatiales variables. Ainsi, une nouvelle information (la structure d'un objet nouveau) peut être encodée sur la base d'informations présentes en mémoire à long terme (le schéma corporel).

Intéressons-nous donc à présent au processus d'intégration par lequel les composants élémentaires du stimulus sont associés pour former dans le cerveau une représentation la plus fidèle

possible au stimulus présenté. Cette perception de l'organisation spatiale des constituants de l'objet, qui peut s'assimiler à un jeune enfant reconstituant un objet à partir de pièces LEGO[®], est le passage obligé permettant l'assimilation du stimulus à une catégorie d'objet (Biederman, 1987). Comme le relate Gross (1992), Konorski proposait l'existence d'« unités gnosiques », situées au sommet de chaque hiérarchie sensorielle. Pour ce qui est de la vision, il s'agit de neurones situés dans le cortex infero-temporal et sensibles à un objet particulier tel qu'un visage, une expression faciale ou une main. Techniquement, ces neurones sont le point de convergence de différentes informations concernant les composants du stimulus, procédant à une association de formes élémentaires (les géons) afin d'aboutir à un codage de la structure de l'objet. En 1969, cette conception valut à Jerry Lettvin la formule ironique de « neurone grand-mère », une hypothétique cellule sensible à la présentation de notre grand-mère, quelque soit sa position dans le champ visuel, son orientation, et, pourquoi pas, ses habits du jour. Si la conception de neurone grand-mère fait sourire, il s'avère néanmoins que de petites populations de cellules nerveuses répondent sélectivement à un objet donné, indépendamment de son point de vue (Riesenhuber et Poggio, 1999), conformément à l'hypothèse des unités gnosiques de Konorski.

Le rôle du complexe occipital latéral

Grill-Spector et Malach (2004) mirent en évidence le rôle du complexe occipital latéral (LOC: Lateral Occipital Complex) dans la discrimination d'objets présentés visuellement. Cette région répond aussi bien à des objets familiers que non familiers, par comparaison avec des stimuli contrôles représentant autre chose que des objets. Comme l'indiquent Pourtois et al. (2009), le LOC se subdivise en deux sous-régions. La première, ventrale, suit le gyrus fusiforme postérieur et est sensible à la présentation d'objets, de visages (FFA: fusiform face area) et de lieux (PPA: Parahippocampal Place Area). La seconde est située plus dorsalement et est impliquée dans le contrôle visuel de la manipulation d'objets (Cavina-Pratesi et al., 2010; Goodale et al., 1991). Rien d'étonnant à ce que les objets représentés dans cette région possèdent une cartographie spatiale très fine permettant leur saisie.

Malach et al. (1995) soutiennent l'implication du LOC dans la reconnaissance d'objets aussi bien familiers qu'abstraites, sur la base de l'analyse de leur constituants conformément au modèle structural de Biederman (1987). Ainsi, les auteurs suggèrent que l'activation du LOC dépend de la présence de formes primitives au sein du stimulus, lesquels sont associés pour y permettre une perception de l'objet en termes de structure tridimensionnelle. Cette assertion s'accorde avec le fait que le LOC soit sensible

à la présentation d'un objet indépendamment de son orientation spatiale (Pourtois et al., 2009). Le LOC constitue donc pour nous une région d'intérêt majeur, étant donné son rôle dans l'assemblage des composants de l'objet, qu'il s'agisse d'objets familiers ou nom familiers.

Op de Beeck et al. (2000) s'intéressèrent plus spécifiquement à la reconnaissance d'objets nouveaux. Bien que les stimuli proposés dans leur étude pouvaient s'associer à des catégories familières (cheval, table...), ils disposaient de caractéristiques spécifiques les rendant unique (par exemple, un pli sur la peau du cheval situé à mi-hauteur de son cou, légèrement en avant...). Les auteurs demandèrent aux participants de comparer ces images afin de décider si les objets étaient parfaitement similaires ou non. Celles-ci n'étant jamais présentées simultanément, les sujets étaient contraints de mémoriser un certain nombre d'informations quant aux spécificités du stimulus avant de pouvoir procéder à la comparaison. Les résultats montrèrent qu'au cours de la tâche, le sillon intrapariétal fut activé de manière spécifique. Bien que cette région soit située légèrement au-dessus du LOC, son implication dans la perception de la structure fine d'objet en vue d'une saisie (Cavina-pratesi et al., 2010; Goodale et al., 1991) justifierait son rôle dans l'analyse minutieuse de l'arrangement spatial des composants de l'objet. Plus récemment, les mêmes auteurs (Op de Beck et al., 2008) démontrèrent que la partie dorsale du LOC est impliquée dans la comparaison de formes abstraites, composées d'éléments primitifs tels que des sphères, des cônes, des briques, etc. assimilables aux géons de Biederman (1987). Ensemble, ces données suggèrent l'existence d'un réseau cortical situé dans la partie dorsale du LOC, et impliqué dans le traitement visuel d'objets inconnus, ou dont la structure doit être minutieusement encodée en vue d'une comparaison. Par ailleurs, cette région joue un rôle dans la catégorisation du stimulus (Grill-Spector et Malach, 2004), corroborant l'idée selon laquelle aussi bien les objets nouveaux que ceux familiers partagent des processus perceptifs communs.

La reconnaissance d'objets familiers

Gauthier et al. (1997) distinguent différents niveaux de catégorisation, allant du basique (oiseaux, voitures...) au subordonné (moineaux, voitures de

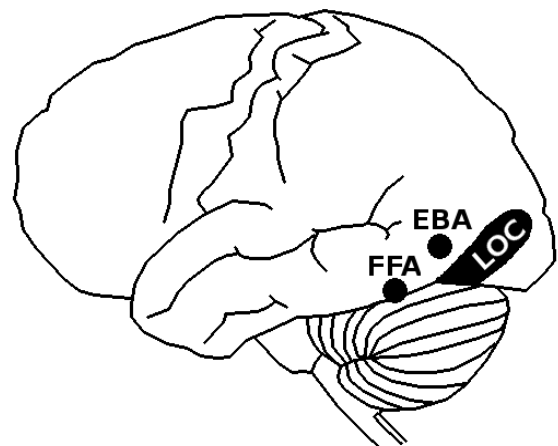


Figure 2. Localisation anatomique de FFA (Fusiform Face Area), EBA (Extrastriate Body Area) et LOC (Lateral Occipital Cortex).

course...). Utilisant la technique de l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf), ils mirent en évidence que l'identification d'un stimulus comme membre d'une sous-classe d'objets requiert un traitement supplémentaire intervenant dans les gyri fusiforme et inféro-temporal, ainsi que dans les lobes temporaux. Par la suite, Op de Beeck et al. (2000) ont montré que la catégorisation d'objets en tant que chaise, table, cheval, etc. s'accompagne d'une activité des cortex visuels ventral et dorsal. Les auteurs considèrent que cette catégorisation de bas niveau repose dans en premier temps sur l'identification des composants de l'objet, laquelle permet ensuite d'accéder à leur configuration spatiale. L'étude des potentiels évoqués en électroencéphalographie (EEG) met en évidence un pic d'activité neuronale dans le cortex occipito-temporal, 170 ms après le début de la présentation du stimulus (N170). Celui-ci est identifiable pour un large panel d'objets, bien que la localisation hémisphérique de ce pic varie selon le type de stimulus. Ainsi, la N170 sera latéralisée à droite lorsque le stimulus est un visage, à gauche dans le cas d'un mot imprimé, et bilatérale s'il s'agit d'une voiture. De Gelder et al. (2010) soutiennent l'idée selon laquelle la N170 est un indicateur de la reconnaissance de la configuration du stimulus, c'est-à-dire de l'association spatiale de ses différentes parties (Reed et al., 2003). En disposant des électrodes directement à la surface du cortex d'un sujet épileptique, Pourtois et al. (2007) mirent en évidence un pic d'activité intervenant 260 ms après le début de la présentation d'un corps humain. Ce pic d'activité intervint dans le LOC, plus particulièrement dans une région associée au traitement des corps (EBA: Extrastriate Body Area). Cette caractéristique fut également observée, bien qu'à un moindre degré, lors de la présentation de visage et d'outils. Ces différentes régions sont reportées Figure 2.

L'effet d'inversion, découvert par Yin (1969), a permis de mettre en évidence l'accès à une représentation configurale du stimulus. L'auteur observa que le retournement d'images représentant des objets familiers, notamment les visages et les paysages, retarde leur reconnaissance. Ce délai suggère que ces objets ont une configuration préalablement connue du cerveau (configuration prototypique), sous forme d'associations spatiales entre différents composants élémentaires tels que des géons. L'accès à cette représentation se fait lorsque le stimulus est correctement orienté, mais disparaît lors de son inversion. Dans ce dernier cas, la reconnaissance du stimulus s'opère laborieusement, élément par élément, comme l'indiquent Reed et al. (2006). D'ailleurs, ces derniers proposèrent l'existence d'un continuum entre les stimuli perçus de façon configurale, donc sensibles à l'effet d'inversion, et ceux

dont le traitement s'effectue partie par partie. Leur étude révéla que les visages et les corps rentrent dans la première catégorie, tandis que d'autres objets moins familiers, tels que les maisons ou des corps dont les membres ont été permutés, appartiennent plutôt à la seconde. Enfin, ils notèrent la disparition de l'effet d'inversion lors de la présentation isolée de parties du corps, ou de membres agencés de façon à construire un corps à la configuration impossible. Ces informations confirment l'hypothèse selon laquelle certains objets sont représentés dans le cerveau sous la forme de relations structurelles (configuration spatiale des composants élémentaires), tandis que d'autres, constitués d'éléments dont la configuration est inconnue du cerveau, nécessitent une étude plus minutieuse de leur structure pour être identifiés. C'est sur cette analyse d'objets à la configuration inconnue que notre discours va maintenant porter.

Représentation « pièce par pièce » vs. Représentation « holistique »

S'il est fondamental de pouvoir associer un stimulus visuel à une famille ou une sous-famille d'objets connus afin de l'identifier ou le catégoriser, il est également important de savoir construire des représentations à partir d'objets jusqu'alors jamais vus. L'étude des processus neurophysiologiques de la reconnaissance visuelle doit donc être complétée par l'investigation des mécanismes cérébraux permettant l'identification d'un stimulus dont la configuration ne s'associe à aucune représentation présente en mémoire, telle la dernière invention de Géo Trouvetou. L'hypothèse à laquelle nous adhérons ici est que jusqu'à un certain stade, le système visuel fonctionne de manière unifiée, que l'objet perçu soit familier ou inconnu. L'information visuelle empreinte, en quelque sorte, une autoroute unique sur laquelle les différentes parties de l'objet sont identifiées, avant d'arriver à une bifurcation: le percept élaboré à partir de ces différents éléments correspond-il à une représentation mentale déjà stockée en mémoire ou non?

Comme le rapportent Tarr et Cheng (2003), les chercheurs ont longtemps cru à une dissociation fondamentale entre la perception des visages et autres objets. Cette position se justifie par un certain nombre d'observations, telles qu'une préférence pour les stimuli représentant des visages chez le nouveau-né, la présence d'un effet d'inversion marqué pour ces stimuli en particulier, et l'existence d'une région cérébrale spécialisée dans leur perception. Bien que ces données reflètent de réelles différences comportementales et neuroanatomiques, il ne s'agit pas d'arguments recevables lorsqu'il s'agit de démontrer que les processus neurophysiologiques diffèrent. En effet, selon Gauthier et al. (1997), l'effet

d'inversion reflète moins une spécificité des visages au sein de notre système visuel que l'atteinte d'un haut degré d'expertise dans leur reconnaissance, donc un codage extrêmement précis de leur configuration. Ils proposèrent à des sujets une collection d'objets particuliers, appelés Greebles, composés d'un assemblage de formes géométriques primitives, et les entraînèrent à différencier un vrai Greeble d'un faux. Au début de la période d'apprentissage, les participants n'étaient pas sensibles à l'inversion des stimuli, suggérant que ceux-ci étaient traités partie par partie (Reed et al., 2006). Cependant, suite aux séances d'entraînement, les auteurs constatèrent l'émergence de cet effet d'inversion, trahissant la mise en œuvre d'une reconnaissance visuelle de type configurale. Ainsi, un haut niveau d'expertise dans la capacité à reconnaître un objet semble étroitement corrélé à la présence de représentations configurales d'objet. L'année suivante, les mêmes auteurs (Gauthier et al., 1998), mirent en évidence que, dans une tâche de comparaison de Greebles, les sujets novices se concentraient sur certains composants caractéristiques de l'objet, ce qui s'avéra une stratégie payante car suffisante au regard de la tâche. En revanche, lorsque la tâche était de nommer un Greeble, ils n'avaient d'autre choix que de faire appel à une représentation stockée en mémoire et devaient donc apprendre, au fur et à mesure des essais, la configuration spatiale générale de l'objet. Chez les « experts en Greebles », la dénomination était fortement contrariée lorsque le haut et le bas du stimulus correspondaient à des moitiés de Greebles distinctes, suggérant qu'ils se servaient de représentations mentales correspondant à une configuration spatiale bien identifiable.

La mise en relation des résultats de Gauthier et al. avec ceux de Reed et al. (2006) nous invite à supposer l'existence d'un continuum entre les représentations mentales parcellaires et configurales. A la gauche de cet axe se trouvent les objets dont la structure n'est pas familière, tels que des Greebles pour quiconque est novice en reconnaissance de Greebles, un caractère tiré de l'alphabet chinois pour la plupart des européens, ou encore un assemblage de cubes tiré de l'expérience de Shepard et Metzler (1971). A l'extrême droite se situent principalement les visages, les corps (Urgesi et al., 2007) ou encore tout autre objet envers lequel l'individu est susceptible d'avoir développé une forte expertise, tel qu'une voiture pour un concessionnaire automobile, un violon pour un luthier, etc. Au milieu, enfin, apparaissent une collection d'objets intermédiaires, connus de l'individu mais dont la structure spatiale demeure néanmoins assez floue. Ainsi, à mesure que nous nous déplaçons de la gauche vers la droite de cet axe, nous passons du stade de novice à celui d'expert.

Il s'avère donc que les premières étapes de la perception d'un objet dont la structure géométrique

est nouvelle ou familière sont similaires en tout point. Dans les deux cas, en effet, une identification des composants fondamentaux précède la perception de leur association spatiale. En revanche, alors que dans le cas de la reconnaissance d'un objet familier se produit une association entre la configuration spatiale de ces formes primitives et une représentation stockée en mémoire, la présentation d'un objet à la structure nouvelle débouche sur une impasse. Pour la surmonter, ou passer du novice visuel à l'expert, il faut construire de nouvelles représentations mentales. Cependant, nous suggérons à ce problème une solution alternative. Plutôt que de construire de nouvelles représentations comme l'ont fait les experts en Greebles, ne serait-il pas possible que notre schéma corporel, grâce à sa flexibilité, puisse intégrer certaines caractéristiques physiques de l'objet afin d'extraire le codage spatial de ses composants?

III. Mémoriser la configuration spatiale d'un objet

Nous avons vu que la perception de la configuration d'un objet suppose, dans un premier temps, la perception de ses composants élémentaires. Ces constituants sont présents dans notre système visuel de manière innée, et sont le fruit d'un héritage phylogénétique de plusieurs millions d'années. La perception de la configuration de l'objet, qui intervient ensuite, a deux issues possibles. Si elle aboutit à une configuration assimilable à une représentation mentale préalable, l'objet peut être représenté globalement et d'un seul coup. Si, en revanche, aucune association n'est possible, l'objet ne peut être retenu en mémoire que par fragments. Cependant, une représentation parcellaire de l'objet présente un certain nombre d'inconvénients. Notamment, elle compromet la mémorisation d'objets inconnus, ou la comparaison de deux formes nouvelles qui ne sont pas visibles simultanément. Comme nous allons maintenant le présenter, le cerveau possède des solutions pouvant pallier à ce déficit mnésique. En particulier, des représentations mentales familières peuvent être sollicitées pour fournir un référentiel dans lequel le nouvel objet sera encodé et mémorisé.

L'idée maîtresse de la présente section est que les représentations du corps offrent des référentiels à la fois explicites et stables par rapport auxquels l'organisation spatiale d'un objet inconnu peut être commodément encodée et mémorisée. Nous nous inspirons d'Amorim et al. (2006) qui proposèrent à des sujets une tâche de rotation mentale mettant en scène, selon les cas, des configurations d'assemblages de cubes de type Shepard-Metzler (1971), des corps humains ou des assemblages de cubes aux sommets desquels était apposée une tête humaine. Les auteurs observèrent

une nette amélioration des vitesses de rotation pour les deux derniers stimuli, en comparaison avec les assemblages de cubes simples, suggérant que le corps humain, et en particulier la tête, permet un encodage spatial plus précis et plus en profondeur de la structure de l'objet.

1. Les représentations du corps

Afin de mieux comprendre en quoi le corps est particulièrement approprié pour la mémorisation de la structure d'objets, une description détaillée des différentes représentations du corps que possède le cerveau s'avère nécessaire.

Le schéma corporel

Le corps est sans doute l'objet physique dont la représentation mentale est la plus fine¹ et la plus aboutie. Il est notre moyen d'action incontournable sur le monde: sans lui pas de mouvement, donc pas de survie possible. Comme l'explique Berthoz (2003), il est essentiel de pouvoir en disposer par la pensée, afin d'estimer mentalement les conséquences d'une action avant de l'entreprendre réellement. Ce corps mental doit intégrer les contraintes de notre corps physique, afin d'en émuler pleinement les possibilités d'action et pouvoir estimer les conséquences de la commande motrice avant même qu'elle ne soit produite (Grush, 2004).

Comme nous le relatent Corradi-Dell'Acqua et Riumati (2007), la notion de schéma corporel (BSch: Body Schema) est apparue dans les études de Head et Holmes en 1911, les auteurs proposant un mécanisme cérébral capable d'intégrer les informations provenant de différentes modalités sensorielles afin de construire une représentation « en ligne », dynamique et inconsciente de la posture du corps. Fruit de ce processus, le BSch procure donc à l'individu des informations sur la position de ses segments dans l'espace à un instant donné. Si le BSch joue un rôle incontestable dans le contrôle de la posture, son importance est également démontrée dans des tâches de mime, d'imitation (Buxbaum et al., 2000) et d'imagerie motrice (Parsons, 1994; Schwoebel & Coslett, 2005), suggérant que des informations visuelles peuvent suffire à le solliciter. Une preuve irréfutable de l'existence du BSch nous est fournie par l'illusion du membre fantôme. Celle-ci intervient chez certaines personnes suite à l'amputation d'un membre, lequel continu à être perçu par l'individu pendant des mois voire des années

1 Bien que les projections corticales somatosensorielles et motrices primaires occupent des zones de tailles variables selon les parties du corps. Les études d'électrostimulation conduites par Penfield (1955) nous apprennent par exemple que l'aire de la main recouvre à elle seule une surface égale à celle de tout le membre inférieur.

après l'opération. Il est intéressant de constater que cette illusion s'observe plus rarement chez les enfants que chez les adultes, indiquant que le BSch est plastique et se construit au cours des années (Berthoz, 2003).

La neuroimagerie fournit au BSch une solide base neurophysiologique. Schwoebel et Coslett (2005) observèrent que des patients atteints d'apraxie (difficulté à transformer un retour sensoriel en commande motrice) et présentant de mauvaises performances dans une tâche d'imagerie motrice (décider si un stimulus représente une main gauche ou une main droite) présentaient des lésions neurologiques dans les régions dorsolatérale frontale et pariétale. Du fait de la diffusion spatiale des lésions à travers le cortex, ces données à faible résolution spatiale doivent être mises en relation avec d'autres issues de la neurologie. Premièrement, le cortex frontal possède, dans sa partie la plus postérieure, l'aire motrice primaire impliquée dans la contraction directe des unités motrices, ainsi que les aires motrices associatives, toutes organisées de manière somatotopique (Rizzolati et al., 1998). Différentes études démontrent par ailleurs la contribution des aires prémotrices dans la compréhension d'une action visuellement présentée (Pobric et Hamilton, 2006; Rizzolati & Craighero, 2004). Le cortex pariétal, quant à lui, joue un rôle fondamental dans la commande du mouvement à partir d'informations visuelles, notamment lors de tâches de préhension (Milner et al., 1999). Cette région appartient en effet à la voie visuelle dorsale, suivant la nomenclature proposée par Goodale et al. (1994), qui se trouve impliquée dans la perception spatiale des objets et dans leur mise en relation avec le corps (Cavina-Pratesi et al., 2010). Notamment, la présence de neurones bimodaux chez le singe, sensibles à la convergence d'informations visuelles et motrices indiquant qu'un objet est à portée de main, nous est rapportée par Maravita et Iriki (2004). Comme nous l'indiquent Berlucchi et Aglioti (1997), une lésion de l'hémisphère pariétal droit peut entraîner une négligence de l'espace gauche du corps, traduisant une altération du schéma corporel. Par ailleurs, Corradi-Dell'Acqua et al. (2009) observèrent que la rotation mentale d'un objet tenu dans une main, censée solliciter le BSch, recrute l'aire SII de l'hémisphère gauche, impliquée dans la perception somatosensorielle, et située dans la partie la plus antérieure du lobe pariétal.

Ces différentes études nous indiquent que le BSch ne dispose pas d'une localisation corticale unique aux délimitations nettes, mais qu'il s'étend plutôt à travers différentes implantations. Leur multiplicité semble refléter la pluralité des fonctions dont il assure l'exécution (contrôler la posture; attraper un objet; jouer d'un instrument de musique...). Par ailleurs, il est important d'insister sur le fait

que, quelque soit l'action, il existe un parallèle notable et fondamental entre l'exécution et l'imagination de l'action, aussi bien à un niveau comportemental (Parson, 1994) qu'anatomique (Gerardin et al., 2000; Jeannerod, 2002). Malgré l'éclatement des régions impliquées dans la perception dynamique du corps, nous retiendrons que le BSch s'étend exclusivement aux zones servant au contrôle du mouvement et à l'imagerie motrice.

La description structurelle du corps

Alors que le BSch intègre les informations issues de nos capteurs sensoriels de manière inconsciente, la description structurelle du corps (BSD) consiste quant à elle en une représentation visuospatiale de l'agencement entre les segments de notre corps. Par opposition au BSch, la BSD semble principalement construite sur la base des afférences visuelles (Schwoebel et Coslett, 2005), lesquelles sollicitent également son activation (Corradi-Dell'Acqua, 2008). Il s'agit donc, en quelques sortes, d'une carte visuo-spatiale qui se conserve au cours du temps, et donc insensible aux déplacements des membres lors d'un mouvement visuellement perçu (Corradi-Dell'Acqua et Riumati, 2007). Par ailleurs, le corps y est représenté de manière configurale, « comme un tout » (Ramm et al, 2010). Cette représentation est donc associée à un haut niveau d'expertise.

La pathologie liée à la BSD est une incapacité à désigner les membre du corps sur commande (Dell'Acqua et Riumati, 2007). Celle-ci peut se limiter à son propre corps, auquel cas nous parlons d'autotopagnosie, ou bien s'étendre à celui d'autrui et à toutes les représentations corporelles en général, il s'agit alors de somatopagnosie (Bachoud-Lévi et Degos, 2004). Cependant, ces deux expressions pathologiques semblent constamment aller de paire: dans chaque cas le patient peut montrer, par exemple, son poignet lorsqu'on lui demande de désigner son coude. Le terme somatotopagnosie serait le plus approprié pour désigner ce manque de connaissance concernant l'espace du corps, qu'il s'agisse de celui du patient ou d'autrui (Corradi-Dell'Acqua et Riumati, 2007). Il faut noter que la somatotopagnosie correspond à un déficit dans la désignation des membres du corps et ne doit pas être confondue avec l'incapacité à nommer ces mêmes parties, comme on l'observe à travers les patients présentant une atteinte de *l'image du corps*. Il s'agit là d'un troisième type de représentation du corps, sous forme de connaissance lexico-sématique consciente (Corradi-Dell'Acqua et Riumati, 2007), à laquelle nous ne porterons pas d'attention particulière mais qui souligne une nouvelle fois la richesse des représentations mentales du corps. La somatotopagnosie est une pathologie purement

spécifique aux corps humains et ne s'étend pas aux animaux et aux objets inanimés (Buxbaum et Coslett, 2001). Par ailleurs, Corradi-Dell'Acqua et Riumati (2007) nous rappellent qu'elle ne s'étend pas à la désignation de parties du corps isolées. Ainsi, une main sera toujours désignée comme telle si elle est déconnectée du reste du corps. Ces différentes observations nous indiquent donc que la BSD concerne spécifiquement l'arrangement spatial des différentes parties du corps entre elles.

Un certain nombre d'études ont permis de révéler les bases neuroanatomiques de cette carte du corps. L'analyse des lésions anatomiques chez des patients atteints de somatotopagnosie suggère une latéralisation à gauche (Buxbaum et Coslett, 2001; Schwoebel et Coslett, 2005). Cependant, l'étendue des lésions empêche à ces auteurs une localisation plus précise, bien que Schwoebel et Coslett (2005) observèrent une association quasi-systématique entre lésions temporales et symptômes somatotopagnosiques. L'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) apporte une résolution plus fine dans cette localisation, comme en témoignent Corradi-Dell'Acqua et al. (2008). Ils engagèrent des sujets dans une tâche d'évaluation de la distance séparant différentes parties de corps visuellement présentées, et comparèrent les activités cérébrales avec des situations contrôles où la tâche et/ou les stimuli étaient remplacés de façon à ne pas solliciter la BSD. Leurs résultats révélèrent une activation du sillon intrapariétal gauche, confirmant la latéralisation observée sur des cas de lésions. A un niveau conceptuel, les auteurs soutiennent que la perception visuelle du corps suit le même schéma que celui décrit par les modèles de description structurelle (Marr & Nishihara, 1978; Bierderman, 1987), à savoir 1) un traitement des composants primitifs de l'objet, opérant dans une aire spécifique, EBA (Urgesi et al., 2007) et 2) l'encodage de leurs relations spatiales. Si la première étape semble intacte chez les patients souffrant de somatotopagnosie, la seconde ne l'est pas. Cette hypothèse s'accorde parfaitement avec l'idée selon laquelle la BSD désigne la mise en relation spatiale des différentes parties du corps. Cependant, bien qu'il s'agisse d'une configuration de composants primitifs au même titre que celles que nous élaborons à partir d'objets, celle-ci est anatomiquement distincte des représentations d'objets dont les bases neurales ont été attribuées au LOC, comme exposé précédemment.

2. Comprendre un objet avec son corps

Le corps humain possède donc deux représentations spatiales distinctes: le BSch qui, à partir d'afférences somatosensorielles construites sur la base d'une commande motrice réelle ou virtuelle

(copie de la commande motrice), renseigne sur l'état dynamique des membres, et la BSD qui, sollicitée par les entrées visuelles, fournit des informations sur les caractéristiques visuospatiales invariantes du corps humain. Afin de comprendre en quoi chacune peut s'avérer utile dans la compréhension de la structure d'un objet à la géométrie nouvelle, intéressons-nous à présent au processus de transformation spatiale mentale. Celles-ci constituent effectivement pour l'expérimentateur un moyen efficace pour évaluer les propriétés structurelles des représentations mentales d'objets, qu'il s'agisse de formes abstraites, de corps humains, etc.

Rotation mentale et propriétés des représentations

L'étude pionnière sur la rotation mentale fut conduite par Shepard et Metzler (1971). Leur paradigme expérimental consistait à présenter côte à côte deux assemblages de cubes aux propriétés géométriques variables. Les sujets avaient pour consigne de juger le plus rapidement possible de la similitude ou de la différence des deux assemblages. Le résultat fondamental, largement répliqué au cours des quatre décennies qui suivirent, est l'augmentation linéaire des temps de réponse avec la différence d'orientation des deux stimuli. Cette observation indique, comme le rapporte Changeux (1983), que « le sujet fait tourner mentalement une représentation de l'objet, une "image mentale" qui se comporte *comme si* elle possédait une rigidité physique et même une vitesse de rotation mesurable ». L'argument de taille apporté par Shepard et Metzler, en plus de trancher le débat qui animait défenseurs de l'image mentale et partisans du *behaviorisme* dont Watson constituait le chef de file, nous indique que les images mentales possèdent des propriétés inspirées de la réalité physique. En particulier, la structure de l'objet est maintenue au cours de sa manipulation, bien que son apparence change. C'est exactement le même phénomène qui s'observe lors de la manipulation physique d'un objet en trois dimensions: lui-même ne change pas en tant que tel, c'est uniquement sa projection bidimensionnelle sur la rétine qui varie. Le cerveau se comporte donc comme un émulateur capable de concevoir le monde intérieurement afin d'en prédire les conséquences sur notre système sensoriel (Grush, 2004).

La tâche proposée par Shepard et Metzler, cependant, ne nécessitait pas la mémorisation totale de l'objet pour entreprendre sa transformation mentale. Comme le montrèrent Just et Carpenter (1985) en étudiant les mouvements oculaires, la comparaison d'objets présentés simultanément peut s'effectuer en comparant des petites parties entre elles, sans une appropriation globale de la structure de l'objet. De la même façon, Hall et Friedman (1994) mesurèrent que le temps de comparaison d'un assemblage de

cubes, toutes orientations confondues, croît en fonction de sa complexité spatiale (en particulier le nombre de « coudes » formé par cette association de cubes). Ainsi, la relation linéaire observée entre la différence d'orientation des stimuli dans l'expérience de Shepard et Metzler serait la somme de fonctions affines de plus faibles amplitudes, traduisant chacune la rotation d'une partie de l'objet, comme ils l'ont eux-même suggéré ultérieurement (Metzler & Shepard, 1974). Cette supposition ne remet pas en cause la découverte fondamentale selon laquelle nous manipulons mentalement des analogies d'objets physiques, mais traduit plutôt une limitation du nombre de géons pouvant être stockés en mémoire de travail le temps de la rotation mentale.

Amorim et al. (2006) ont constaté que la rotation mentale de corps humains entraîne des temps de réponse plus courts que dans le cas d'assemblages de cubes. Par ailleurs, et c'est là un résultat fondamental, les auteurs rapportèrent une croissance du taux d'erreurs proportionnel à l'amplitude la transformation spatiale à effectuer lors de la rotation d'assemblages de cubes, qui disparut pour les corps. Cet effet traduisant, comme l'expliquent Shepard et Metzler (1974), une rotation de l'objet partie par partie, les auteurs en déduisirent que les objets nouveaux ne bénéficient pas d'une représentation mentale dont la structure résiste à la transformation spatiale, à l'inverse du corps qui jouit quant à lui d'un support mnésique suffisamment stable pour le sortir indemne de cette transformation. Cette découverte rappelle l'effet d'inversion qui s'observe uniquement pour des objets familiers (Reed et al., 2006). Amorim et al. (2006) proposent que, lorsque la configuration spatiale de l'objet le permet, un phénomène d'*embodiment* intervient. Il se produit en deux phases successives: initialement, le corps est mentalement projeté sur le stimulus, les axes (vertical, antéro-postérieur et latéral) de l'un s'alignant avec ceux de l'autre (*spatial embodiment*). L'issue de cette première phase ouvre la voie à la seconde étape où la structure du stimulus est assimilée à celle du schéma corporel afin d'en faciliter la mémorisation (*motoric embodiment*).

Une revue de la littérature sur la reconnaissance des géons et des objets plus complexes nous avait conduit à classer les objets mentaux en fonction du degré de précision avec lequel leur structure spatiale est représentée. Aux extrémités de ce continuum, nous plaçons d'un côté les objets très familiers à la structure bien connue, tels que les visage et les corps, et de l'autre des formes perçues pour la première fois, comme des assemblages de cubes dont la structure est sans cesse manipulée par les expérimentateurs. L'étude de la description structurelle du corps confirme que le corps possède une structure spatiale finement représentée. Enfin, l'usage de la rotation mentale apporte un crédit

supplémentaire à cette hypothèse. Elle nous indique effectivement que des objets très familiers tels que des corps sont transformés de manière globale, tandis que des objets inconnus nécessitent une rotation partie par partie.

Comment le corps permet-il la compréhension de la structure d'objets nouveaux?

Amorim et al. (2006) observèrent que la facilitation opérée par les corps persiste lorsque seule une tête est apposée à la surface d'un assemblage de cubes, suggérant que la tête fournit à elle seule un référentiel dans lequel peut être encodé l'objet. Ainsi est-ce moins, semble-t-il, le corps en tant qu'objet qui favorise la rotation de l'objet, mais plutôt le corps en tant que cadre de référence, possédant des axes géométriques intrinsèques clairement identifiables: l'avant correspondant à la position des yeux, l'arrière à la nuque, le haut au sommet du crâne et le bas au menton. Cependant, la tête étant symétrique, ce référentiel ne suffit pas en soi à différencier ce qui se situe à la gauche et à la droite de l'objet. Cette ambiguïté est d'ailleurs la raison pour laquelle la distinction entre gauche et droite pose problème, lorsqu'on la compare avec la rapidité d'un jugement haut-bas ou devant-derrrière (Farrell, 1979). Or dans la tâche d'Amorim et al. (2006), les participants avaient justement pour tâche de distinguer un objet de son miroir, comme c'est classiquement le cas dans les tâches de rotation mentale. Comment cette discrimination, qui nécessite une compréhension de l'objet en terme de droite et de gauche, peut-elle être supportée par un objet symétrique tel qu'une tête?

L'accélération de la rotation mentale associée à l'ajout d'une tête au sommet d'un assemblage de cubes (Amorim et al., 2006) montre qu'un codage de la latéralité de l'objet est possible même lorsque le référentiel projeté sur le stimulus est ambigu dans son orientation droite-gauche. L'encodage de la latéralité du stimulus nécessite donc la sollicitation d'une représentation interne impérativement asymétrique. La BSD étant symétrique (Ramm et al., 2010), elle ne peut assurer ce rôle. Cependant, ses axes vertical et antéropostérieur étant orientés, elle pourrait permettre, dans un premier temps, l'alignement du référentiel du corps, comprenant le BSch, avec celui de l'objet (*spatial embodiment*). Ainsi, l'encodage de la latéralité de l'objet devient possible *via* l'asymétrie du BSch (*motoric embodiment*). Par ailleurs, nous supposons que la différenciation entre la gauche et la droite au sein de l'objet sous-tend la distinction entre l'espace s'étendant à sa gauche et à sa droite. En effet, Maravita et Iriki (2006) ont montré que des mêmes neurones peuvent répondre à la présence d'un objet atteignable par la main, ou par l'intermédiaire d'un râteau. Si le BSch s'avère sollicité lors de la distinction entre la

moitié gauche et la moitié droite d'un objet, nous nous attendons également à un recrutement quand il s'agit de différencier les héli-espaces gauche et droit de ce même objet. Un premier pas semble avoir été franchi dans cette direction par Kessler et Thomson (2010) qui demandèrent à leurs sujets d'indiquer si un objet se situait à la gauche ou à la droite d'un avatar. Les auteurs observèrent une interférence entre les performances dans le jugement de la latéralité et la position donnée à la tête des participants, trahissant la mise en jeu des fonctions kinesthésiques dans la détermination de la latéralité. Afin de démontrer qu'il s'agit bien d'une sollicitation du BSch, nous voulons démontrer que les performances sont également affectées lorsque l'interférence est visuelle, et non plus kinesthésique.

Dans une première étude, nous testerons l'hypothèse selon laquelle le BSch est nécessaire à la différenciation entre la gauche et la droite d'autrui. Nous évaluerons également le rôle de la BSD dans le processus d'incarnation motrice. Son recrutement indiquerait en effet que le corps est recruté de manière globale. Le résultat inverse soulignerait au contraire que l'incarnation motrice peut se faire de façon partielle, où seules les parties du corps nécessaires à la résolution de la tâche seraient sollicitées. Enfin, nous testerons si des objets inanimés peuvent être émulsés au même titre que des êtres humains.

Une seconde étude aura pour objectif de mettre à jour les bases neuroanatomiques qui sous-tendent le processus d'*embodiment*. Nous tâcherons notamment de décrypter les signatures neurales de chacune des phases présentées ci-dessus, en portant une attention toute particulière aux régions pariétales, censées abriter une carte spatiale du corps assimilable à la BSD et impliquée notamment dans sa transformation spatiale (Bonda et al., 1997; Corradi-Dell'Acqua, 2008), ainsi qu'aux aires prémotrices et somatosensorielles contenant une partie du BSch (Gerardin et al., 2000; Jeannerod, 2002) et dont nous souhaitons démontrer le rôle dans l'encodage de la latéralité d'objets nouveaux.

MÉTHODOLOGIE

I. Étude préliminaire

Les contributions relatives du schéma corporel et de la description structurelle du corps dans la comparaison de la latéralité d'objets 3-D

Cette étude préliminaire présente une série d'expérimentations exploratoires examinant la contribution du BSch dans le jugement de la latéralité de l'objet. Ce point sera abordé de manière plus synthétique dans l'Étude 2 en l'étendant à l'espace peripersonnel allocentré.

1. Introduction

Notre objectif est de déterminer les conditions nécessaires au déclenchement du phénomène d'*embodiment* (projection mentale du corps propre sur un stimulus perçu visuellement, e.g., Amorim et al., 2006; Wraga et al., 2005; 2009; 2010) pour des stimuli humains et non humains, et les processus cognitifs à l'origine de sa mise en œuvre.

Nous posons comme première hypothèse que lorsque la latéralité d'un objet doit être intégrée en vue d'une comparaison d'objets susceptibles d'être les miroirs l'un de l'autre, la contribution des représentations du corps n'est pas nécessaire lorsque les stimuli sont présentés simultanément, mais le devient dans le cas d'un affichage séquentiel. Dans le premier cas en effet, il n'est pas nécessaire de mémoriser la configuration du stimulus dans son entier étant donné qu'une rotation partie par partie est possible. La contribution du corps entier n'est donc pas nécessaire, bien qu'elle puisse faciliter le processus en permettant un encodage global du stimulus (nous nous attendons d'ailleurs à ce qu'elle se fasse automatiquement lorsque le stimulus est un corps). En revanche, lorsque les stimuli sont présentés en séquence, une mémorisation globale du premier est nécessaire et doit se faire, que le stimulus représente un corps humain ou un autre objet, *via* une projection mentale du corps, lequel fournit un référentiel intégrant la latéralité de l'objet en vue de la comparaison avec l'objet suivant (Parsons, 1994). Notre seconde hypothèse est que l'encodage de l'objet par rapport au corps suppose des contributions spécifiques de la BSD et du BSch. La BSD possède des axes vertical et antéro-postérieur explicites (Ramm et al., 2010) qui permettent l'alignement du BSch avec le stimulus.

2. Méthode

La tâche consistait à comparer deux objets différemment orientés et susceptibles d'être les miroirs l'un de l'autre. Les sujets avaient pour consigne de distinguer les paires identiques des paires différentes. Nous avons proposé deux types d'objets, un corps humain et une lampe de bureau, dont nous avons manipulé la configuration afin d'empêcher sélectivement la contribution de la BSD et du BSch. Cinq expériences ont été conduites.

Expérience 1: présentation simultanée

Les stimuli étaient présentés simultanément afin de montrer que lorsqu'aucune mémorisation est nécessaire, les représentations du corps ne sont pas utiles, bien qu'elles soient automatiquement sollicitées lorsque les stimuli sont des corps. Les résultats suggèrent effectivement qu'un *embodiment* a lieu dans ce dernier cas uniquement, mais qu'il n'accélère pas pour autant la rotation mentale des corps par rapport aux lampes.

Expérience 2: présentation simultanée, trois éléments à considérer

Afin que l'*embodiment* procure un avantage réel par rapport aux lampes, nous avons rendu la tâche plus difficile en contraignant les participants à identifier la latéralité de trois éléments. Une nouvelle fois, les représentations du corps se sont révélées utiles pour les corps uniquement, lesquels ont cette fois engendré de meilleures performances que les lampes. Ces résultats indiquent que l'*embodiment* se révèle avantageux lors de la comparaison de structures complexes.

Expérience 3: présentation séquentielle

Les stimuli étaient présentés de façon séquentielle afin de forcer les sujets à mémoriser la structure de l'objet. Contrairement à nos attentes, le BSch et la BSD n'ont servi qu'à la mémorisation des corps, alors que nous nous attendions à un effet pour les deux types d'objets.

Expérience 4: présentation séquentielle, avec contrainte de temps

Nous avons supposé que les représentations du corps n'ont pas été sollicitées pour la lampe dans l'Expérience 3 parce que les sujets disposaient d'un temps de mémorisation important (10s), qui leur permettait de se construire une image mentale du stimulus. Ce temps a donc été réduit à 4s, afin de les forcer à utiliser le corps comme moyen rapide et efficace d'encoder l'objet. Les résultats ont finalement

confirmé notre première hypothèse: les corps et les lampes dont la configuration permettait une sollicitation du BSch et de la BSD entraînent de meilleures performances que les autres.

Expérience 5: présentation séquentielle avec contrainte de temps et focalisation de l'attention

Les expériences précédentes ont montré que le BSch et la BSD sont tous deux nécessaires à l'*embodiment*. Pour déterminer leur part de travail respective dans ce processus, nous avons invité les sujets à ne se concentrer que sur un seul élément de l'objet afin que la mémorisation du stimulus dans son entier ne soit plus une condition de réussite. Les résultats montrèrent que lorsqu'il n'est plus nécessaire de considérer le stimulus dans son entier et que l'encodage de la position d'un seul élément est suffisant, la BSD n'est plus utile à la tâche alors que le BSch le reste, validant la seconde hypothèse selon laquelle le BSch sert à l'encodage de la latéralité et que la BSD sert à maintenir ces encodages au cours de la rotation mentale.

3. Conclusion

Nos hypothèses initiales sont, dans leurs grandes lignes, validées par les cinq expériences. Cependant, si les représentations corporelles semblent participer automatiquement à la perception de la configuration des corps, les Expériences 1, 2 et 3 nous apprennent que cette contribution n'est pas automatique dans le cas d'autres objets, même si leur présentation est séquentielle. Nous retiendrons donc que la projection du corps propre sur celui d'autrui (présenté visuellement) est un mécanisme spontané, comme le suggèrent les neurones miroirs à la simple observation d'une action motrice (Rizzolatti et al., 1998), tandis qu'elle ne se déclenche que lorsque l'encodage doit être effectué « vite et bien » dans le cas de stimuli non humains.

The relative contribution of the body schema and the body structural description for comparing object shape handedness

François Tariel ¹ and Michel-Ange Amorim ^{1,2}

¹ CIAMS EA 4532, Univ Paris-Sud, Orsay

² Institut Universitaire de France, Paris

Abstract

In five experiments, we investigated the role of body schema and body structural description for the comparison of objects likely to differ by a horizontal symmetry (handedness). Spatial configuration of either bodies or lamps was manipulated to selectively impair the recruitment of each body representation. When reference and comparison stimuli were simultaneously displayed, the lamp was mentally rotated piecemeal, while bodies were embodied and transformed as a whole. In contrast, sequential display of stimuli forced subjects to memorize the whole stimulus structure before they could rotate it. To do so, they projected their own body representations onto the stimulus to endow the stimulus with a frame of reference where features locations could be encoded, as suggested by increased error rates for both objects when body structure or schema were violated. Finally, in sequential display, this embodiment occurred even when only a single part of the stimulus was sufficient to match object configuration. We argue that, for both stimuli, body schema provides a frame of reference that carries handedness information, whereas body structural description enhances the cohesiveness between parts of the stimulus.

1. Introduction

Updating an object's visual appearance relative to an observer (whether because the object has rotated or the observer is moving) is of major interest in cognitive science, since many mental processes rely on spatial transformation abilities, such as object recognition, navigation and reasoning (Zacks & Michelon, 2005). Evidence exists that spatial transformations can be facilitated by the recruitment of internal body representations (Amorim et al., 2006; Kessler & Thomson, 2010; Parsons, 1994, 1987). However, this assumption does not mean that every spatial transformation rely on body representations. The objective of the present study is to precise under which circumstances body representations provide a support for the spatial transformation of objects.

1.1. Body schema and body structural description enable holistic mental rotation of body-like stimuli

Shepard and Metzler (1971) first established that the comparison of cube assemblies produces response time patterns showing linear increase with the orientation disparity between both stimuli, suggesting that one of the stimuli is mentally rotated to align with the other and to make the comparison. However, because complex objects cannot be entirely represented, their mental rotation cannot be performed at once. Just and Carpenter (1985) analyzed eye movements in a comparison task of simultaneously presented six-sided dices with a letter on each dice, and concluded that objects were mentally rotated in a piecemeal fashion. Hall and Friedman (1994) showed that the time required to rotate a cube assembly depends on the number and location of bends in its structure. Thus, objects with complex structures are harder to represent and mentally transform, and necessitate piecemeal rotations. In contrast, when the object is a body, recruitment of body representations may provide a global coherence between body's components and enable a holistic rotation.

Data gathered from neurological patients and recent neuroimaging studies reveal the existence of three dissociable body representations (Corradi-Dell'Acqua & Riumati, 2007, Schwoebel & Coslett, 2005): the body schema provides a dynamical knowledge of the body posture; the body structural description is a static representation of the relationship between body segments; and the body image stores functional knowledge associated with body parts. Our study focused on the relative contribution of body schema and body structural description in spatial transformations.

The body schema (BSc) is a dynamical representation of the body, associated with activity in the brain dorsolateral frontal lobe and posterior parietal lobe (Schwoebel & Coslett, 2005). It is used for motor control and pantomimic, by coding the intrinsic positions of body parts of the self and others as well (Corradi-Dell'Acqua & Riumati, 2007) and subserves both real and imagined actions. Parsons (1994) showed that the time taken to imagine one's hand rotation was strongly correlated with the time required to actually rotate it. Similarly, mental rotation of an object can be performed by implicit motor activity, as suggested by concomitant brain activation spreading from left premotor to left primary motor hand area (Wraga et al., 2005).

The body structural description (BSD) is a static representation of interrelations between body components, considered as a visuospatial map (Corradi-Dell'Acqua & Riumati, 2007). Reed et al. (2003, 2006) found that visually displayed bodies are perceived as configural assemblies of components (limbs, torso, face), whose spatial relationships are mentally defined. The BSD is likely to contain such

a configural knowledge of the body. Ramm et al. (2010) found that the BSD contains a raw representation of the human body, which consists in “a head at the apex of a vertically symmetrical body”. Tessari et al. (2010) proposed that BSD accounts for the handedness congruence of connected limbs. For instance, a stimulus depicting a right hand connected to a left arm will not activate the BSD. Brain studies suggest that the BSD is implemented in brain structures subserving high-level spatial processing such as the left superior parietal cortex and intra parietal sulcus, gathering information from more low-level visual processing structures such as the extrastriate body area, a lateral occipital region, involved in the recognition of visually presented limbs (Corradi-Dell'Acqua et al., 2008; Orlov et al., 2010).

Body representations facilitate holistic mental rotation of body-like stimuli, whereas other stimuli are spatially transformed in a piecemeal fashion. Amorim et al. (2006) compared mental transformation of Shepard and Metzler assemblies of cubes (S-M cubes) with stimuli depicting body postures with the same degree of spatial complexity. Results indicated that body postures are rotated faster than S-M cubes and holistically. Similar facilitation is observed when adding a head at the apex of an assembly of cubes. This body analogy triggers an embodiment process. Spatial embodiment projects observer's body coordinates onto the stimulus whereas motoric embodiment maintains stimulus cohesiveness during spatial transformation by mentally adopting the posture of the stimulus. Here, we suggest that the spatial embodiment is supported by the BSD whereas the dynamic properties of the BSc make it a good candidate to subserve motoric embodiment.

Establishing the handedness of a vertically symmetrical object, as a human body, is more complex than determining its bottom and its top, or its front and its back. Indeed, the left-right axis of the body lacks of asymmetry, therefore slowing the left-right direction identification, as compared to top-down and front-back axes (Franklin & Tversky, 1990). The front-back and top-down axes orientations must be recognized before locating elements on the left-right axis. The chest, the back, the feet and the head, for instance, provide stable body's characteristics that help establishing the orientation of the front-back and the top-down axes, respectively. The head, with the face, also aids determining the front-back axis (Morrison & Tversky, 1997, 2005), but it can point at different directions (left, right, top, down). This indetermination can be overcome by choosing the trunk as a reliable frame of reference available even if the head is rotated, or if bodies are headless or armless. Once these axes are defined, the observer can project (or align) his/her own axes with those defined on the object. Then, the object's handedness are determined with the observer's intrinsic left and right. Rotating the head on a body stimulus at 180 degrees is supposed to impair the BSc, since the head is usually facing forward (even if it can be slightly moved laterally and vertically). This rotation should in turn affect the determination of the front-back axis, and, consequently, the left-right axis.

1.2. Research questions

Although the contribution of body representations to the mental spatial transformation of bodies seems well-established, such evidence for other objects is scarce (Zacks & Michelon, 2005). Our aim is to test under which circumstances BSc and BSD support mental transformation of non-body stimuli. We theorized that, when subjects are forced to rotate objects holistically, they need to recruit their body representations. Piecemeal rotations must be avoided when stimuli are presented sequentially. Because the second stimulus (comparison stimulus) appears once the first one (reference) has disappeared. Hence, subjects have to memorize all the required information before performing the spatial transformation, in order to rotate the object as a whole. We contend that embodiment supports

handedness determination for any body-like stimuli. If embodiment relies on both the BSD (spatial embodiment) and the BSc (motoric embodiment), holistic encoding of the stimulus structure is facilitated when its spatial configuration evokes a normal human body. A biomechanically plausible body would match body representations, whereas an out-of-normal twisted body would not. Moreover, encoding of an object whose configuration can be associated with BSc and BSD, like a standard desktop lamp, should benefit from embodiment. This advantage would last as long as the spatial relationships between its components respect the range of transformations tolerated by body representations.

Amorim et al. (2006) did not distinguish between the role of BSc and BSD during embodiment of objects. In order to determine the relative contribution of these body representations, we used sequential displays to separate the encoding and transformation phases. Although our stimuli always kept a constant upright pose, we assumed that BSc, because of its dynamical properties, would keep track of the variable positions of elements on the surface of the stimulus. Thus, we expected BSc to subserve the handedness determination of the stimulus (motoric embodiment). In contrast, we expected BSD to maintain the cohesiveness of stimuli in terms of joints connexions during mental rotation (spatial embodiment).

We contend that the specific manipulation of handedness congruence and head rotation of the stimulus structure can selectively impair the contribution of BSD and BSc, respectively. Indeed, in order to maintain body cohesiveness across spatial transformation, activation of the BSD requires that the stimulus preserves handedness congruence between body parts (Tessari et al., 2010). For instance, no activation of BSD is observed when connecting a left arm-hand structure to a right shoulder, or a left leg-foot structure to the right part of the hips. Therefore, we tested the contribution of BSD to spatial transformation by manipulating handedness congruence between limbs. On the other hand, the activation of the BSc necessitates that joints angles do not exceed a certain amplitude, determined by biomechanical constraints and subjects muscular flexibility, comprised within the range of motion tolerated by the joint. Indeed, it has been observed that the sensorimotor parietal brain region only codes human actions respecting this constraint (Costantini et al., 2005). Therefore, a 180° head rotation would disrupt recruiting BSc. In contrast to switching arm or feet side, a head rotation preserves BSD. Disrupting the BSD is supposed to have no effect on the BSc recruitment (as long as the head is not overtwisted), since connecting a left arm-hand structure with a right shoulder is not a matter of “over flexibility”. We suggest that, if the stimulus must be encoded holistically, disrupting BSD and/or BSc would impair the spatial transformation of bodies and body-like objects as well. Finally, we theorized that spatial embodiment is used to match object shape when handedness is manipulated either locally (rotation of one part) or globally (mirror objects). However, disrupting BSD will affect spatial embodiment whereas disrupting BSc will impair motoric embodiment (Amorim et al., 2006).

2. Experiment 1

To demonstrate that sequential presentation of non-body stimuli induces holistic processing of the stimulus, it must foremost be shown that, in simultaneous presentation condition, stimuli are rotated in a piecemeal fashion (Just & Carpenter, 1985). Contrary to non-body stimuli, we expected bodies to be rotated holistically on the basis of BSD (spatial embodiment) and BSc (motoric embodiment). Experiment 1 (as well as Experiment 2) provided baseline data with simultaneous presentation of stimuli for the next experiments where stimuli were presented sequentially.

2.1. Methods

2.1.1. Participants

Fourteen volunteers (aged between 18 and 28) participated in this experiment. They had normal or corrected-to-normal vision and were naive with respect to the purpose of the study.

2.1.2. Stimuli and design

Visual stimuli depicted either a human body or a desktop lamp displayed in a circle on a 800x600 pixels screen with 256 colors. Each circle subtended a visual angle of 7 degrees.



Figure 3. BSD disruption resulted from a 180° rotation of the feet and/or arms-hands structure (upper panel), whereas BSc impairment consisted in a 180° rotation of the head (lower panel). Parts were rotated around the vertical axis of the body. Intermediate positions (45° and 135° rotations) were not shown to participants.

The human body was that of a woman designed in *Poser 6*[®]. Her head could be rotated 180° around the vertical axis, as well as her arms-hands and legs-feet structures (see Figure 3). The lamp was created using Autodesk 3ds Max[®], and was made of four components: a base, an articulated arm, a V-shaped

piece joining the upper and the lower arm segments together, and a lampshade. As for the body, the base, the V-shaped piece and the lampshade could be rotated 180°. We rotated the head (or the lampshade) to selectively impair the recruitment of the BSc (disrupted BSc condition). In contrast, we rotated the legs-feet structure (or the base), and/or the the arms-hands structure (or the V-shaped piece), to selectively impair the recruitment of the BSD (disrupted BSD condition). In this condition, the left arm-hand structure, for instance, was connected to the right shoulder and vice versa for the right arm-hand (see Figure 3). Four conditions were therefore created: the Intact condition (body and lamp were normally configured); the Disrupted BSc condition; the Disrupted BSD condition, and the Both Disrupted condition (both BSc and BSD disrupted).

Object pairs were generated, for both clockwise and counterclockwise orientations, with 0°, 30°, 60°, 90°, 120°, 150° or 180° angular disparity (rotation around the vertical axis) between the comparison and the reference stimulus (the latter orientation was constant across trials: a 45° clockwise angle relative to the observer, see Figure 4).



Figure 4. Stimuli from Experiment 1 (simultaneous display). Left: a typical Disrupted BSD trial where the BSD is impaired (here, feet-legs were rotated 180°). Objects are identical, since the rolled trousers, the bag and the feather have kept side their in both views. Right: a Disrupted BS trial for the lamp where its body/lamp schema is impaired (180° lampshade rotation). Objects are different, because the orange elements have changed aside.

Three elements were set on each object. In half of the trials, these elements could change aside between stimuli that had to be compared. The body wore an unilaterally rolled up trousers, a bag in one hand and a hat with a feather on one side. Similarly, a button, a screw and a crank handle were added at one side of the lamp's base, V-shaped piece and lampshade, respectively. To make the lamp's elements clearly visible, they were colored orange, whereas the lamp structure was green.

2.1.3. Procedure

ERTS-VIPL (Beringer, 1994) was used to display stimuli on a PC laptop and to record performance (response times – hereafter RTs – and error rates). Participants sat approximately 75 cm from a 15-in monitor.

The experiment comprised two sessions (Body vs. Lamp) with two pauses in each. Session

order was counterbalanced across subjects. Before the Lamp session, a short movie presented the lamp in its familiar configuration, animated with a moving around point of view (see <http://www.youtube.com/watch?v=DDGpdnyk6xk>). Subjects were told to memorize the lamp configuration, in order to be able to recognize an intact from an impossible (Disrupted BSc and/or BSD) configuration. Then, each session began with a familiarization pretest in which subjects had to judge whether displayed stimuli, that were randomly chosen among the reference stimuli, were in a possible (Intact condition) or impossible (Disrupted BSc and/or Disrupted BSD conditions) configuration. Subjects had to answer correctly five times in a row to start a practice session for the shape matching task.

The practice session was designed to familiarize participants with the shape matching task. Subjects were instructed to compare two stimuli, seemingly identical, but likely to differ in terms of position of their elements. The left stimulus was the reference object, and the right comparison stimulus depicted either the same object or its mirror configuration after a given angular difference in depth (see Figure 4). Subjects were instructed to decide, as fast and as accurately as possible, whether objects were identical or different (mirror), by pressing the Return or the Escape key, respectively. If, after ten seconds, they did not give any response, the trial was excluded from analysis. Trials were separated by a 1-s black screen. After ten practice trials, in which subjects received a feedback from the computer, the experimental session without feedback started. Answers as well as RTs to stimuli pairs were recorded.

Trials were randomized within each session and each stimulus pair repeated 4 times. We used an incomplete balanced design (Cochran & Cox, 1957) to combine Intact and Disrupted BSD stimuli pairs with angular disparities (28 pairs). Intact pairs were associated with 2 angular disparities for a given subject (0° and 180° for subject 1, 30° and 210° for subject 2, etc.) and Disrupted BSD pairs associated with 5 angular disparities in each subject. However, both Intact and Disrupted BSD stimuli were associated with each angular disparity level twice across all the subjects. In contrast, Disrupted BSc and Both Disrupted stimuli were associated with each angular disparity level within each subject (4 repetitions of 7 angular disparities). As a result, each session comprised 84 trials. The same design applied from experiment 1 to 4 whereas a complete balanced design was used in experiment 5.

2.2. Results and discussion

Across all experiments, analyses of variance (ANOVAs) were conducted on RTs for correct responses to identical pair trials, according to previous mental rotation studies (e.g. Amorim et al., 2006). ANOVAs, Tukey post-hoc tests and linear trends were computed using the Statistica[®] software package with a significance level set to $p < .05$. Three experimental factors were considered for analysis: 2 *Object type* (Lamp vs. Body), 4 *Stimulus configuration* (Intact; Disrupted BSc; Disrupted BSD; Both disrupted), and 7 *Angular disparity* (0° to 180° in 30° steps, clockwise and counterclockwise orientations being averaged). Due to our incomplete balanced design, we could not run *Object type* x *Stimulus configuration* x *Angular disparity* repeated measures ANOVAs (except in experiment 5). Therefore, two *Object type* x *Stimulus configuration* and *Object type* x *Angular Disparity* repeated measures ANOVAs were conducted separately on both RTs and error rates for Experiment 1 to 4.

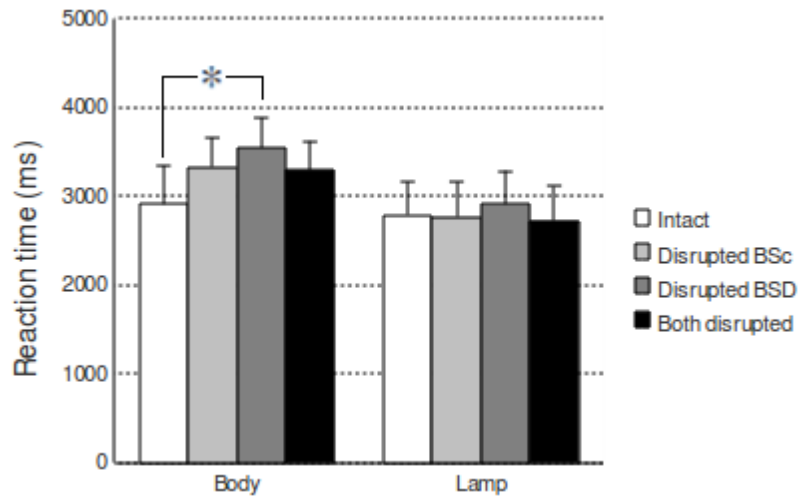


Figure 5. Mean RT Comp to each Stimulus configuration (Intact, Disrupted BSc, Disrupted BSD, Both disrupted) as a function of Object type in Experiment 1 (\pm one error type).

Shape matching was slower for bodies than lamps ($F(1, 13) = 5.91$; $M_{\text{Body}} = 3271$ ms, $M_{\text{Lamp}} = 2800$ ms). This difference probably comes from subjects being more disoriented by twisted bodies than twisted lamps (cf. Figure 5). No difference was observed in error rates ($F(1, 13) = .26$, *ns*), suggesting that the additional process time was helpful to perform shape matching equally, whatever object type. Unexpectedly, the *Object type* \times *Stimulus configuration* interaction failed to reach significance ($F(3, 39) = 2.2$, $p = .10$). However, when decomposing the effect of *Stimulus configuration* ($F(1, 13) = 6.53$), post-hoc tests indicated that RT were smaller for Intact ($M = 2851$ ms) than Disrupted BSD ($M = 3229$ ms) stimulus configurations. Figure 5 suggests that this main effect of *Stimulus configuration* comes essentially from the Body condition. Post-hoc tests confirmed that, RTs were smaller in Intact ($M = 2909$ ms) than in Disrupted BSD ($M = 3332$ ms) configurations in the Body condition only. On the other hand, the absence of any *Stimulus configuration* effect for lamps suggests that no embodiment occurred for these objects.

Object type \times *Angular Disparity* ANOVAs revealed a main effect of *Angular Disparity* ($F(6, 78) = 8.97$) on RTs, with a significant linear component ($F(1, 13) = 24.87$), suggestive of mental rotation for matching shapes. In addition, a marginal effect of *Angular Disparity* was observed on error rates ($F(6, 78) = 2.17$, $p = .055$), with a significant linear component ($F(1, 13) = 5.72$) [see Figure 6], providing some evidence that subjects rotated objects piecemeal (Smith & Dror, 2001), without relying heavily on embodiment.

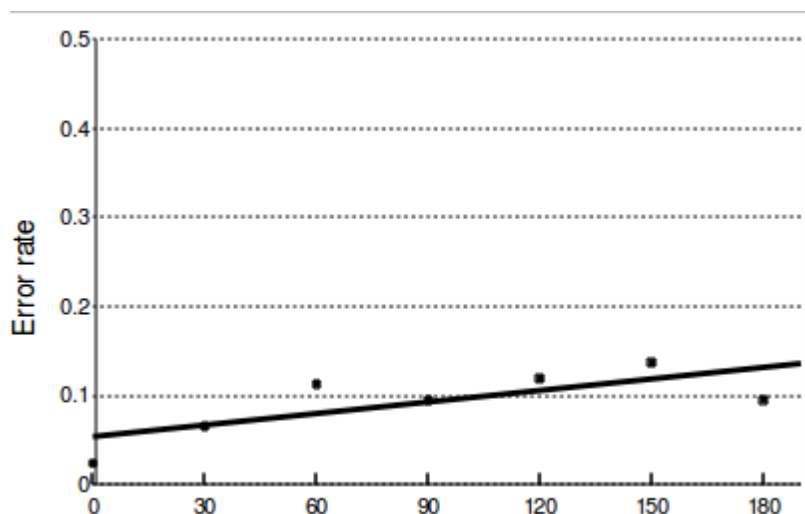


Figure 6. Mean error rate as a function of Angular Disparity in Experiment 1.

3. Experiment 2

In Experiment 1, stimuli were either identical or mirror objects. Hence, in the Body condition, if the rolled up trouser was initially on the right body side and both the handbag and the feather on its left, the mirror object would have depicted the same body with the rolled up trouser on the left body side and both the handbag and the feather on the opposite side. In other words, it was sufficient to concentrate upon one element only (e.g. the handbag), to judge whether objects were identical or mirror, therefore encouraging piecemeal rather than holistic rotation. To test this hypothesis, Experiment 2 was conducted using objects pairs susceptible to differ by the position of one element only. Consequently, subjects had to compare all the three elements to be sure that none has changed its side. We expected that this increased difficulty would force subjects to process body stimuli holistically using embodiment.

3.1. Methods

3.1.1. Participants

Fourteen volunteers, ranging from 20 to 35 years old, participated in this experiment. They had normal or corrected-to-normal vision and were naive with respect to the purpose of the study.

3.1.2. Stimuli and design

“Same” stimuli from Experiment 1 were reused, but new “different” stimuli were generated, in which only one element was randomly chosen to change aside, compared with “same” stimuli.

3.1.3. Procedure

Procedure was identical to Experiment 1.

3.2. Results and discussion

The mean RT difference between Body and Lamp, observed in Experiment 1, vanished ($F(1, 13) = 1.35$, *ns*). Moreover, error rate was marginally greater ($F(1, 13) = 4.23$, $p = .06$) for lamps ($M = 6.3\%$) than bodies ($M = 4.1\%$). An *Object type* \times *Configuration* interaction (see Figure 7) was found in RTs ($F(3, 39) = 3.75$), with post-hoc tests indicating lower RTs for Intact bodies ($M = 3133$ ms) condition as compared to the other conditions taken together ($M = 4013$ ms) including Intact lamps ($M = 3745$ ms). Moreover, no difference occurred between Lamp configurations. These results suggest that both intact BSD and BSc are necessary for embodiment to take place and assist shape matching of bodies, as observed in the Intact Body condition advantage in processing time.

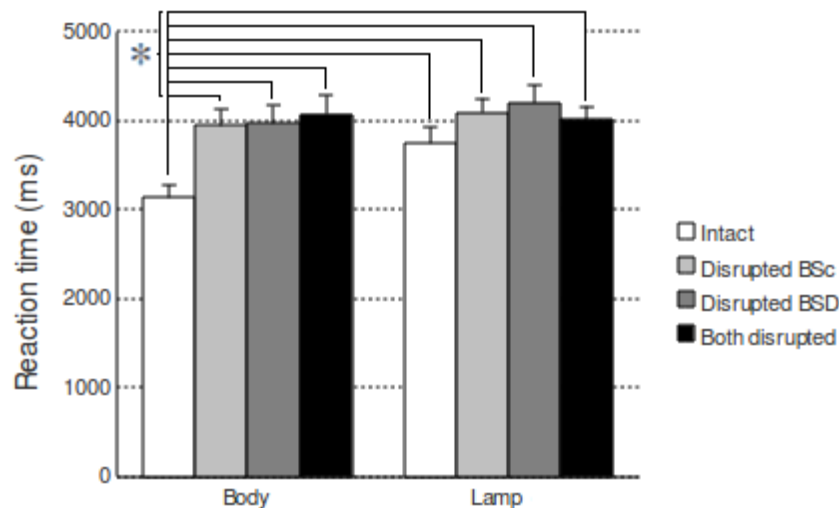


Figure 7. Mean RT_{comp} to each stimulus configuration (Intact, Disrupted BSc, Disrupted BSD, Both disrupted) as a function of Object type in Experiment 2 (\pm one error type).

No *Angular disparity* effect was observed on error rates ($F(6, 78) = .27$, *ns*). However, an *Object type* \times *Angular disparity* interaction on RTs ($F(6, 78) = 2.29$), reflected significantly different linear trends ($F(1, 13) = 6.96$), with steeper slopes for lamps (9.92 ms/deg.) than bodies (6.02 ms/deg.).

Experiment 2 indicates that, in simultaneous displays, a large part of the stimulus has to be considered and both the BSc and BSD must be intact in order to elicit an embodiment process. In addition, elements (parts) can be embodied, as long as both BSc and BSD are preserved. In Experiment 1 disrupting BSc and/or BSD degraded performance for bodies as compared to lamps, suggesting that global embodiment of bodies is a default process although processing the handedness of an object part was sufficient to solve the task (with mirror distractors). In summary, Experiment 2 shows that when processing of all the objects parts is necessary, intact bodies are at advantage with respect to the other body configurations (on RTs), and lamps (on error rates).

4. Experiment 3

The main hypothesis of this study is that body representations can assist handedness recognition and spatial transformation of non-body objects such as lamps, provided that subjects are forced to rotate them holistically. In Experiment 3, we displayed both stimuli sequentially (one after the other), in order to prevent subjects from rotating stimulus parts separately (Just & Carpenter, 1985). Stimuli pairs showed either identical or mirror stimuli.

4.1. Methods

4.1.1. Participants

Fourteen naive volunteers, aged between 17 and 31 years old, participated in this experiment. They had normal or corrected-to-normal vision.

4.1.2. Stimuli and design

Stimuli and design were similar to Experiment 1.

4.1.3. Procedure

Procedure was identical as in Experiment 1, except that stimuli were shown sequentially. When the reference (first) stimulus appeared, subjects were asked to memorize its configuration and to press the space bar when ready. Response latency to the reference stimulus (RT_{Ref}) was measured. Once the space bar was pressed (or if RT_{Ref} exceeded 10 s), a 500 ms black screen preceded the comparison stimulus. Subjects had to indicate as fast and as accurately as possible whether both stimuli were identical or mirror objects, by pressing Return or Escape respectively. Maximum response time allowed was 10 s. RT to the comparison stimulus was recorded (RT_{Comp}).

4.2. Results and discussion

In Experiments 3 and 4, *Object type* x *Stimulus configuration* ANOVAs were conducted on both RT_{Ref} and RT_{Comp} , whereas *Object type* x *Angular disparity* ANOVAs were computed on RT_{Comp} only.

Experimental factors did not affect RT_{Ref} . In contrast, a *Stimulus configuration* effect was observed on RT_{Comp} ($F(3, 39) = 8.62$), with subjects responding faster to Intact ($M = 1827$ ms) rather than other configurations ($M = 2223$ ms). However, post-hoc tests on *Object type* x *Stimulus configuration* interaction for RT_{Comp} ($F(3, 39) = 2.83$, $p = .05$) revealed that RT_{Comp} was significantly lower in the Intact Body condition ($M = 1821$ ms) as compared to any other Body condition whereas the Lamp configurations did not differ between each other (see Figure 8).

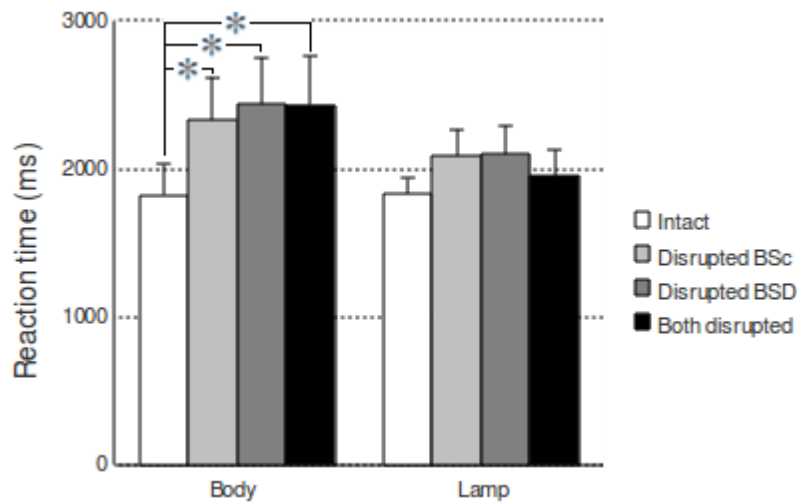


Figure 8. Mean RT Comp to each Stimulus configuration (Intact, Disrupted BSc, Disrupted BSD, Both disrupted) as a function of Object type in Experiment 3 (\pm one error type).

Post-hoc tests on the *Object type* x *Stimulus configuration* interaction for error rates ($F(3, 39) = 5.76$) indicated lower performance in the Intact Body condition ($M = 1.8\%$) than in the Both disrupted Body ($M = 15.8\%$) and the Disrupted BSD Body conditions ($M = 14.3\%$), while no difference was found between Lamp configurations (see Figure 9). This interaction supports the fact that mental transformation of intact bodies was facilitated by the recruitment of body representations, in particular the BSD (error rates increased when BSD was disrupted), whereas it did not help matching intact lamps.

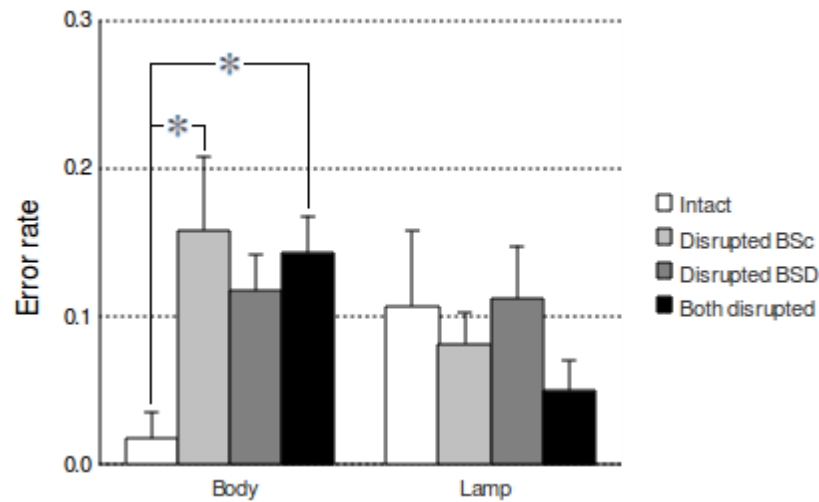


Figure 9. Mean error rate to each Stimulus configuration (Intact, Disrupted BSc, Disrupted BSD, Both disrupted) as a function of Object type in Experiment 3 (\pm one error type).

Object type \times Angular disparity ANOVAs showed that RT_{comp} varied with Angular disparity ($F(6, 78) = 4.06$), linearly ($F(1, 13) = 15.15$). A main effect of Angular disparity was observed on error rates ($F(6, 78) = 2.34$), which were found to increase linearly ($F(1, 13) = 4.85$), suggesting that subjects rotated both objects piecemeal (see Figure 10). However, the Object type \times Angular disparity interaction was marginal ($F(3, 78) = 2.16$, $p = .06$), and the linear trends of both objects did not differ ($F(1, 13) = .38$, ns), indicating that lamps and bodies were rotated at the same rate. Although sequential presentation of stimuli encouraged holistic coding of the objects, the mental representation integrity did not resist spatial transformations.

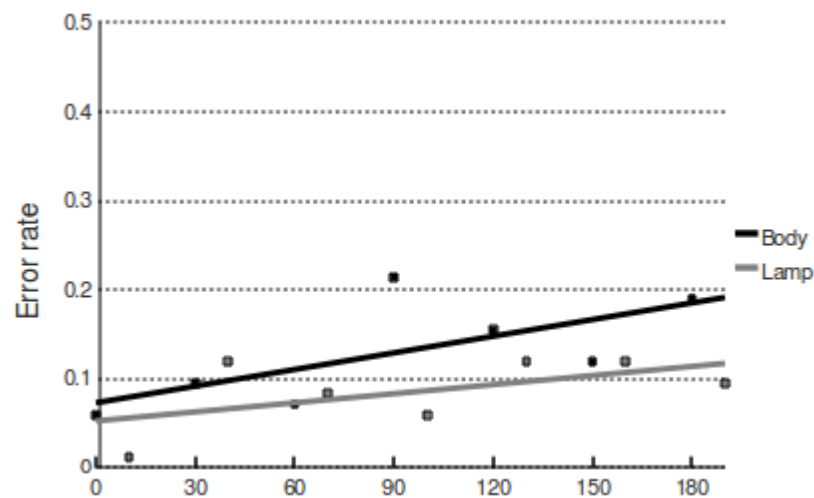


Figure 10. Mean error rates to each Object type as a function of Angular disparity in Experiment 3.

Finally, comparing performance at reference and comparison stimuli showed that RT_{Ref} ($M = 4021$ ms) was significantly greater than RT_{Comp} ($M = 2124$ ms) [$t_{13} = 13.27$], suggestive of a greater processing cost for encoding the reference stimulus handedness than for mental rotation of the comparison stimulus.

Analysis of RT– *Angular disparity* slopes may provide some insight about the nature of object representations. It should be first noticed that RT slopes were much shallower in Experiment 3 ($M = 2.36$ ms/degree) than in Experiment 1 ($M = 5.66$ ms/degree), as revealed by a t test carried on the mean slopes values for the subjects in each experiment ($t_{13} = 2.85$). This could reflect differences in the nature of representations used to perform the task. According to Cohen & Kubovy (1993), steep slopes characterize the mental rotation of orientation bound (viewpoint dependent) representations, while flat slopes reveal the implementation of orientation free (viewpoint independent) representations. Slopes observed in Experiment 3 are shallower than those observed in Experiments 1 and 2, but not flat. Therefore, we suggest that subjects mentally rotated orientation bound representations which nevertheless possessed a certain view tuning range about their preferred view, inducing a greater rotation speed. This hypothesis is supported by Andersen et al. (2009) who evidenced, in a neuroimaging study, the existence of neurons populations firing to objects oriented beyond the preferred orientation of the population (i.e. less than the population's tolerance range, e.g. 30°).

In conclusion, Experiment 3 showed that the sequential display of stimuli we used was not a sufficient condition to force subjects to build a holistic representation of the object. Despite the recruitment of body representations for body pairs, which increased responses accuracy, orientation dependence of error rate reflected piecemeal rotation of the stimuli, suggesting that mental representations were vulnerable to spatial transformations. For both objects, these representations were both orientation dependent and wide view tuned (in terms of angle tuning range about their preferred view).

5. Experiment 4

In order to test whether time pressure would force subjects to embody stimuli, we reduced maximum response time from 10 s to 4 s for both the reference and the comparison stimulus. We expected that time pressure would lead subjects to encode the stimulus configuration handedness more holistically on the basis of their own body representations.

5.1. Methods

5.1.1. Participants

Fourteen naive volunteers, aged between 20 and 33 years old, participated in this experiment. They had normal or corrected-to-normal vision.

5.1.2. Stimuli and design

Stimuli and design were similar to Experiment 1.

5.1.3. Procedure

Procedure was identical as in Experiment 3, except that maximum response time was fixed to 4 s for both the reference and the comparison stimuli.

5.2. Results and discussion

The *Object type* x *Angle disparity* ANOVA showed an effect of *Angular disparity* ($F(6, 78) = 6.59$) on RT_{Comp} , with a linear increase ($F(1, 13) = 22.98$) suggesting that stimuli were rotated mentally. RT_{Ref} ($M = 2329$ ms) was significantly greater ($t_{13} = 4.26$) than to the comparison stimulus ($M = 1730$ ms), confirming the crucial role of initial object handedness encoding.

RT_{Ref} varied with *Stimulus configuration* ($F(3, 39) = 3.12$), but no *Object type* x *Stimulus configuration* interaction was observed ($F(3, 39) = .68, ns$). The post-hoc tests only revealed that Intact condition ($M = 2451$ ms) produced higher RT_{Ref} than the Disrupted BSD configuration ($M = 2177$ ms), whereas the other configurations provided in-between RT_{Ref} . To account for this result, it must be noticed that a main effect of *Stimulus configuration* was also observed in error rates ($F(3, 39) = 6.86$) and post-hoc tests revealed that error rates were lower in the Intact ($M = 7.1\%$) as compared to each other condition, including the Disrupted BSD ($M = 23.9\%$) [cf. Figure 10]. We propose that, because subjects had to cope with a strong time constraint, they chose to take benefit from their BSD to embody bodies and lamps as well. When the configuration of the stimulus violated the properties of the body structure, the stimulus was more poorly and rapidly encoded, therefore inducing higher error rates. An alternative explanation is that subjects embodied intact objects at both a spatial and motoric level. If one assumes that spatial and motoric embodiment occur sequentially, RTs are expected to be greater in this condition. In contrast, when the body schema or the body structural description is disrupted, only one process occurs, reducing response times.

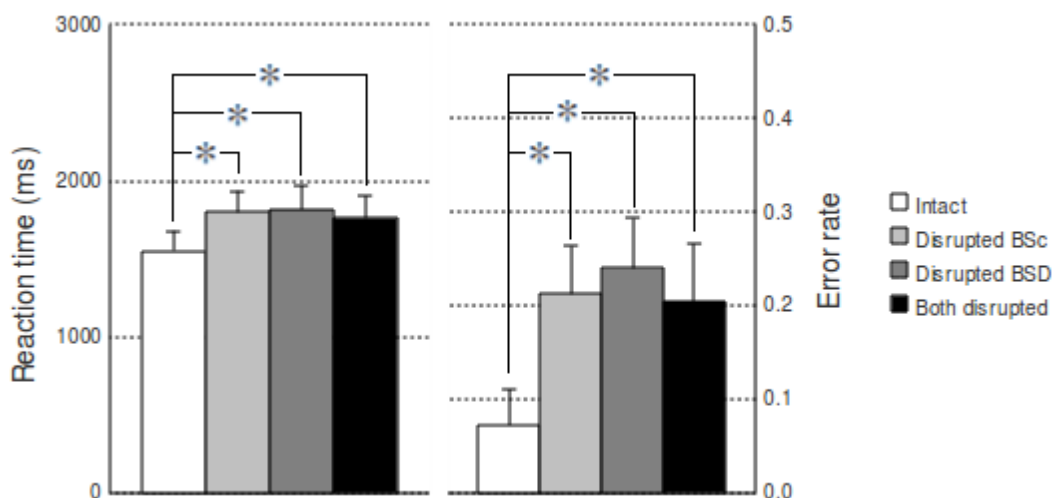


Figure 11. Mean RT_{Comp} and error rate to each Stimulus configuration (Intact, Disrupted BSc, Disrupted BSD, Both disrupted) in Experiment 4 (\pm one error type).

Analysis of RT_{Comp} provided consistent findings showing an effect of *Stimulus configuration* ($F(3, 39) = 6.59$), regardless of *Object type* (no *Object type* x *Stimulus configuration* interaction: $F(1, 13) = .65, ns$). Intact configurations ($M = 1551$ ms) induced lower RTs than any other configuration

($M_{\text{Disrupted BSc}} = 1796$ ms, $M_{\text{Disrupted BSD}} = 1815$ ms, $M_{\text{Both Disrupted}} = 1756$ ms), as indicated by post hoc tests (See Figure 11). Although BSc and BSD helped participants to maintain the cohesiveness of the mental representation during the mental rotation of intact objects, embodiment was detrimental for disrupted configurations. Likewise, the absence of an *Angular disparity* effect on error rates ($F(6, 78) = .56, ns$), suggests that objects were rotated holistically after being embodied.

In Experiment 4, where subjects had limited time to compare sequentially displayed stimuli, encoding of the reference stimulus handedness required the support of body representations, in particular the BSD. In addition, both the BSc and the BSD contributed to the encoding of Intact stimuli, inducing greater encoding times (RT_{Ref}) due to both spatial and motoric embodiment, whereas only one type of embodiment (Disrupted BSD and Disrupted BSc) or none (Both disrupted) was possible for other configurations. These results stand in contrast with those of Experiment 1 and 2, showing that in simultaneous display, embodiment occurred for bodies only, when all the object structure had to be considered to solve the task. In sequential display, both objects were embodied due to time pressure although comparing a single element's position would have been sufficient to perform the task, since objects were either identical or mirror.

6. Experiment 5

As mentioned above, identifying a mirror stimulus can be solved by simply testing if a single element has changed its side when comparing both stimuli. Therefore, it is not necessary to encode the position of all the three elements (that can change handedness) to properly perform the comparison. So far, we do not know whether subjects used such a strategy (paying attention to only one element rather than scanning the entire object structure), or coded the relative positions of all parts. To clarify this point, here we displayed the reference stimulus with one element framed in a red rectangle, and asked subjects to concentrate upon this object part for the comparison. Its position (bottom, middle, top) varied randomly across trials. We theorized that, if RTs still depended on stimulus configuration without noticeable reduction as compared to Experiment 4, then subjects used this (local encoding) strategy in the previous experiment. Alternatively, if stimulus configuration affected RTs while being smaller as compared to Experiment 4, then we might consider that subjects used a deeper scanning of the object in Experiment 4. Finally, if the *Stimulus configuration* effect vanished together with an RT decrease (as compared to previous experiments), it would indicate that (1) subjects used a different strategy in experiment 4 and that (2) encoding the position of a single element does not require the recruitment of body representations.

6.1. Methods

6.1.1. Participants

Twelve volunteers, aged between 24 and 35, participated in this experiment. They had normal or corrected-to-normal vision and were naïve with respect to the purpose of the study.

6.1.2. Stimuli and design

Stimuli from Experiment 1 were reused,

6.1.3. Procedure

Procedure was identical to Experiment 4, except that a red colored rectangle highlighted one element of the object structure (top, middle or bottom) to indicate which element had to be compared. Contrary to the previous experiments, the number of stimuli pairs displayed for each *Stimulus configuration* condition was balanced. In order to maintain a constant number of trials and to repeat three times a particular sub-condition (e.g. Body with Disrupted BSc and 150° *Angular disparity*), we suppressed the Both disrupted condition. This choice was supported by the fact that this condition did not differ from the Disrupted BSD and the Disrupted BSc conditions in previous experiments.

6.2. Results and discussion

We first compared RTs from Experiments 4 and 5, with t-tests for independent groups on mean RT_{Ref} and RT_{Comp} . RT_{Ref} significantly decreased ($t_{13} = 2.67$) from Experiment 4 ($M = 2329$ ms) to Experiment 5 ($M = 1648$ ms). RT_{Comp} followed the same decrease ($t_{13} = 2.75$, $M_{Exp.4} = 1730$ ms, $M_{Exp.5} = 1255$ ms). This result suggests that subjects actually focused on more than one element in Experiment 4, and performed the task more rapidly in Experiment 5.

An *Object type* x *Stimulus configuration* ANOVA was computed for RT_{Ref} , and *Object type* x *Stimulus configuration* x *Angular disparity* ANOVAs were conducted on RT_{Comp} and error rate. RT_{Ref} varied with *Stimulus Configuration* ($F(2, 22) = 13.7$), post-hoc tests revealed that RTs were lower in the Intact ($M = 1517$ ms) than in the Disrupted BSc ($M = 1780$ ms) and the Disrupted BSD ($M = 1650$ ms) configuration (see Figure 12). Additionally, RTs were significantly greater in the Disrupted BSc than in the Disrupted BSD configuration. There was a main effect of the *Stimulus configuration* on RT_{Comp} ($F(2, 22) = 3.9$), as illustrated in Figure 12. Consistent with the hypothesis that left-right encoding is supported by the BSc, post-hoc tests only revealed that RT_{Comp} was significantly lower in the Intact ($M = 1175$ ms) than in the Disrupted BSc ($M = 1319$ ms) configuration. No *Object type* x *Stimulus configuration* interaction was evidenced, neither on RT_{Ref} ($F(2, 22) = 2.55$, *ns*), nor on RT_{Comp} ($F(2, 22) = .34$, *ns*). RT_{Comp} varied with *Angular disparity* ($F(6, 66) = 4.64$), linearly ($F(1, 11) = 12.26$), indicating that subjects performed a mental rotation of the objects. No effect of *Angular disparity* was observed on error rate ($F(6, 66) = 1.85$, *ns*), suggesting that objects were rotated as a whole. These results are consistent with findings from Experiment 4, and confirm that, even when focusing on a single element, body representations are recruited to perform object shape matching.

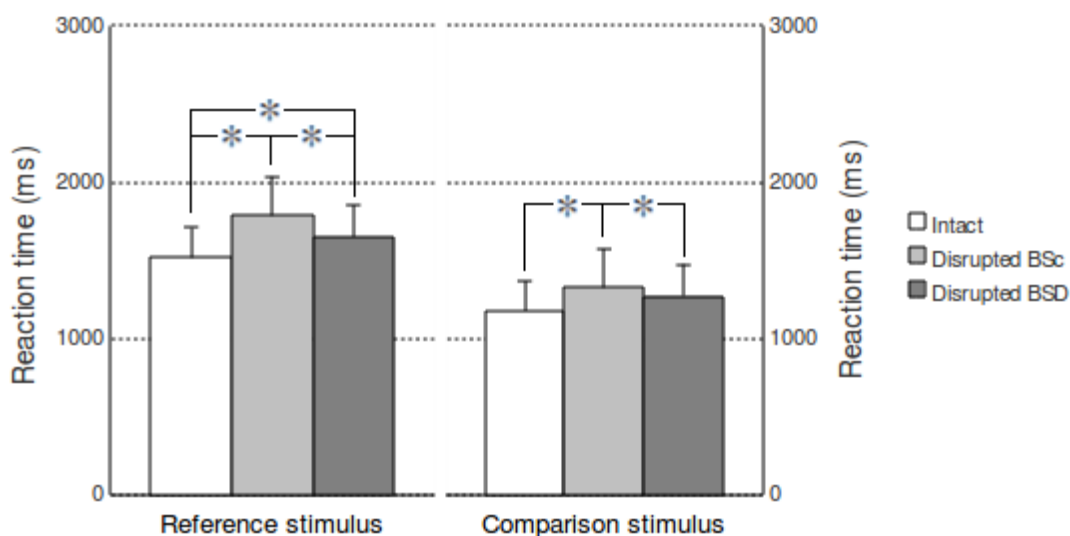


Figure 12. Mean RTs to each Stimulus configuration (Intact, Disrupted BSc, Disrupted BSD, Both disrupted) for the Reference and the Comparison stimulus in Experiment 5 (\pm one error type).

In summary, findings from Experiment 5 validate those of Experiment 4 by showing that, whatever the number of elements subjects focused on (one or more), internal body representations are used to embody the stimuli in order to perform handedness judgments.

7. General discussion

We ran five experiments to understand the relative contribution of BSc and BSD for comparing object shape handedness. We disrupted BSD by attaching each foot to the opposite leg, and/or each arm to the opposite shoulder. BSc was disrupted by a 180° rotation of the head, but since the head is still positioned onto the neck and shoulder, BSD was not affected.

First, we found that mental rotation of objects which remain visually available (simultaneous comparison) is made on a piecemeal fashion for deciding if objects are mirror reversed, although there was no need to consider their whole structure to answer correctly (since if one part is mirror reversed, the rest of the object is too). In contrast, if a larger amount of visuospatial information must be considered because the object is only locally mirror reversed, body stimuli are embodied with the help of BSc and BSD, enabling its holistic rotation, while lamps are still rotated piecemeal. In the case of sequential comparison, both bodies and lamps are embodied when under response time pressure. This is also the case when the task explicitly consists in processing only one part of the object.

In the following section, we will discuss how embodiment facilitates spatial transformation of stimulus, and suggest the relative contribution of BSc and BSD in the encoding and transformation phases, respectively.

7.1. Embodiment as a perspective taking strategy

Embodiment is necessary for judging object handedness. Body analogy can serve to compare

object structure by projecting one's body coordinates system onto the object structure (Amorim et al., 2006). Although spatial embodiment occurs whether stimuli are human postures or similar object configurations, motoric embodiment maintains stimulus cohesiveness across spatial transformation (mental rotation) only for body stimuli (Amorim et al., 2006). Judging an object's location relative to someone else's body also engages observer's BSc (motoric embodiment), as evidenced by Kessler and Thomson (2010) in a perspective taking task, and remains when the avatar was replaced by a chair. In line with Amorim et al. (2006), we found that this judgment requires a prior spatial embodiment relying on BSD. Under time pressure in sequential presentation of stimuli, spatial embodiment is spontaneously engaged to increase object cohesiveness across spatial transformation, as suggested by the absence of angular disparity effect on error rate in Experiments 4 and 5.

Classically, mental spatial transformations fall into two distinct categories (Zacks & Michelon, 2005). In object-based transformations, the object moves relative to viewer's frame of reference. As a consequence, the visual consequences of object transformation are only local (e.g. Kosslyn et al., 1978, Metzler & Shepard 1994, Shepard & Metzler, 1971). In viewer-centered transformations (i.e. perspective taking), the visual consequences of viewer's displacement are global, in terms of imagined optic flow (Rieser, 1995). However, in both cases, the appearance of the object changes similarly from the observer's point of view. According to the multiple systems framework proposed by Zacks and Michelon (2005), each transformation relies on neural networks that are also active during actual spatial transformation, like rotating an object in one's hand or walking to a fountain. Because mental spatial transformations have evolved from the actual alignment of frames of reference (Kessler & Thomson, 2010; Parsons, 1994), better performance is observed in imagined perspective taking in the horizontal plane, rather than oblique planes in which actual displacement is not possible (Carpenter & Proffitt, 2001; Parsons, 1987). All of these findings are consistent with the engagement of emulation processes (Grush, 2004) predicting the sensory consequence of motor commands. Accordingly, engaging into an object or a viewer mental transformation is just a matter of degree in the amount of emulation process: a body part emulation or a whole body displacement, respectively. Spontaneous gesture accompanying mental spatial transformation fit well with this motoric embodiment explanation (Chu & Kita, 2011).

Although pictures of body afford both object-based and perspective transformations (Zack & Tversky, 2005), the increase of RTs with angular disparity in our 5 experiments suggests that object-based transformation was the default processing mode whatever the object. On the other hand, Farrell (1979) showed inferior performance in localizing elements on the left-right axis rather than on the vertical and the front-back axes. The lack of horizontal asymmetry of the body is supposed account for this result. Because left-right discrimination capacity is correlated with the degree of asymmetrical strength (i.e. right arm stronger than the left arm) and sensitivity (i.e. left hand more sensitive than the right hand) [Vingerhoets & Sarrechia, 2009], it pinpoints the role of the BSc and motoric embodiment (emulation) in handedness judgments such as when comparing mirror objects.

7.2. *Body representations and embodiment*

Although we provided evidence for the role of body representations in the spatial encoding and shape matching of object handedness in sequential displays, the relative contribution of BSD and BSc is worth clarifying. Response times measured in Experiment 5 suggest that under time pressure performance was more affected by stimuli disrupting BSc (head rotation) than BSD. Since, in this experiment, participants were explicitly instructed to focus on only one element of the stimulus, maintenance of object's structure cohesiveness was not an issue as indicated by the absence of linear

trend for angular disparity on error rate. This suggests that BSc was used to locally specify the position of an object part (handbag, feather, screw, crankle handle, etc.) relative to the horizontal axis, which is consistent with studies underlining the role of the BSc in left-right judgments (Parsons, 1994, Vingerhoets & Sarrechia, 2009). In addition, response times at the comparison stimulus indicated that mental rotation itself was impaired when access to the BSc was disrupted, but did not vary when properties of the BSD were violated. This suggests that BSc contributed to the left-right encoding of objects elements. This is consistent with Schwoebel and Coslett's (2005) showing damages to BSc impair handedness judgment, as in Parsons' hand rotation task (1994). In Experiments 3 and 4, although focusing on the position of one element of the object structure would have been sufficient to solve the comparison task, subjects embodied the whole structure. Since disruption of the BSD increased reaction times, we suggest that BSD supports this holistic transformation by providing spatial cohesiveness to the stimulus. Consistent with Corradi-Dell'Acqua et al.'s (2009) view that BSD is an allocentric representation of the human body subserving visual imagery of body parts rotation, whereas BSc represents the dynamical states of the human body in an egocentric frame of reference (Corradi-Dell'Acqua et al., 2008, 2009), we suggest that in our tasks, subjects first encoded stimulus handedness in an egocentric frame of reference with their BSc, then switched to an allocentric point of view to rotate the entire stimulus with their BSD. Thus, the BSD did not contribute to the left-right encoding of elements, which is coherent with Ramm et al.'s (2010) view that the BSD mainly specifies the body structure along the vertical axis: the human body has “a head at the apex of a vertically symmetrical body”. As mentioned before, left-right encoding of an object requires to mentally align one's own body axes onto the stimulus. To do so, vertical and front-back axes must be known, and this information essentially comes from the head which provides a quite stable reference, with a front, a back, a top and a bottom. This is supported by the poor performance we observed in the Disrupted BSc condition, where the head was rotated beyond its normal range of motion.

To better understand the role of body representations in shape matching tasks, particular attention must be paid to the processes subserving the comparison of mirror objects. Spatial transformation studies generally consist in comparison of objects that are likely to differ by a symmetry relative to their sagittal plane (mirror objects). A left hand, for instance, is the mirror of a right hand, and vice-versa. However, two mirror objects can not be disentangled *per se*, if their structure is independently encoded within a specific frame of reference. To figure this out, let an object be a set of points, with each of them associated with three spatial coordinates (x, y, z). Any object can be described by a three columns matrix, containing as much lines than the object has points. Before filling the matrix, one needs to define a vertical, an antero-posterior and a left-right axes on the object to establish coordinates of each point. According to Rock (1974), these axes are commonly attributed to objects on the basis of their intrinsic physical characteristics (e.g. a nose, a roof...), defining second-order egocentric representations (Khetrapal, 2010) through spatial embodiment. Now, one has to fill the matrix of the mirror object, without being aware that it is actually mirror. The problem will be somewhat identical when one filled the original object, and, indeed, the left-right axis will be oriented on the same basis than for the first object. The problem is that if the object has been reflected relative to the sagittal plane, the reference features chosen to orientate the left-right axis (e.g. an arm holding a bag, if the stimulus is a human) will also be reversed. Consequently, the left-right axis will be ambiguously oriented, and the object comparison will be senseless. To clarify this point, suppose that the stimulus is a human body with an open hand and a closed hand. If, on the first stimulus, the left-right axis was oriented from the closed hand to the open hand, then the same criterion will be used for

the mirror object. This is the core problem: by defining axes orientations on the basis of object's features, there is no possibility to decide whether two objects are identical or mirror if they are shown sequentially, because features defining the axis orientation are susceptible to be mirrored themselves. To fix this problem, it is necessary to encode the first object and to mentally rotate it in order to align it with the second (then, both objects are in a unique global frame of reference, avoiding the left-right axis orientation ambiguity). Precisely, the asymmetrical frame of reference provided by the BSc can be used to encode the handedness of the first object. Furthermore, we believe that any other asymmetrical mental representation can provide a convenient support for handedness judgment. However, mental rotation is fundamental to align the BSc with the object's axes. This hypothesis agrees with Cheung et al. (2009), who distinguished object recognition (object categorization) from objects' handedness comparison, and showed that handedness judgments require mental rotation. Gauthier et al. (2002) supported this distinction at the anatomical level: they observed an increased brain activity in the fusiform gyrus during object categorization, whereas mental rotation was associated with a greater recruitment of the superior parietal lobe.

7.3. Conclusion

The present experiments used shape matching of simultaneously or sequentially displayed stimuli to test the relative contribution of BSc and BSD for the spatial encoding and transformation of 3D object structures. In simultaneous displays, only bodies were embodied, whereas sequential displays forced subjects to embody both types of stimuli, especially under time pressure. Our findings suggest that BSc contributed to the localization of stimulus parts relative to a left-right axis, whereas BSD maintained the cohesiveness between parts of the embodied stimulus across spatial transformation.

8. References

- Amorim, M.-A., Isableu, B. & Jarraya, M. (2006). Embodied spatial transformations “body analogy” for mental rotation of objects. *Journal of Experimental Psychology : General*, 135, 327-347.
- Andresen, D. R., Vinberg, J. & Grill-Spector, K. (2009). The representation of object viewpoint in human visual cortex. *NeuroImage*, 45, 522-536.
- Beringer, J. (1994). ERTS-IPL: Tachitoscopic color image displays and accurate response registration on IBM PCs. *Psychological Software News*, 5, 37-38.
- Carpenter, M. & Proffitt, D. R. (2001). Comparing viewer and array mental rotations in different planes. *Memory & Cognition*, 29, 441-448.
- Cheung, O. S., Hayward, W. G. & Gauthier, I. (2009). Dissociating the effects of angular disparity and image similarity in mental rotation and object recognition. *Cognition*, 113, 128-133.
- Chu, M. & Kita, S. (2011). The nature of gestures' beneficial role in spatial problem solving. *Journal of Experimental Psychology: General*, 140, 102-116
- Cochran, W.G., & Cox, G. M. (1957). *Experimental designs*. Toronto: Wiley.
- Cohen, D., & Kubovy, D. (1993). Mental rotation, mental representation, and flat slopes. *Cognitive Psychology*, 25, 351-382.
- Corradi-Dell'Acqua, C. & Rumiati, R. I. (2007). What the brain knows about the body : evidence for dissociable representations. In F. Santoianni and C. Sabatano (Eds.). *Brain Development In Learning Environments* (pp. 50-64). Newcastle, UK : Cambridge Scholars Publishing.

- Corradi-Dell'Acqua, C., Hesse, M. D., Rumiati, R. I. & Fink, G. R. (2008). Where is a nose with respect to a foot, the left posterior parietal cortex processes spatial relationships among body parts. *Cerebral Cortex*, *18*, 2879-2890.
- Corradi-Dell'Acqua, C. & Tomasinoi, B., Finki, G. R. (2009). What is the position of an arm relative to the body? Neural correlates of body schema and body structural description. *The Journal of Neuroscience*, *29*, 4162-4171.
- Costantini, M., Galati, G., Ferretti, A., Caulo, M., Tartaro, A., Romani, G. L. & Aglioti, S. M. (2005). Neural systems underlying observation of humanly impossible movements : an fMRI study. *Cerebral Cortex*, *15*, 1761-1767.
- Farrell, W. S. (1979). Coding left and right. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception & Performance*, *5*, 42-51.
- Franklin, N. & Tversky B. (1990). Searching imagined environments. *Journal of Experimental Psychology: General*, *119*, 63-76.
- Gauthier, I., Hayward, W. G., Tarr, M. J., Anderson, A. W., Skudlarski, P. & Gore J. C. (2002). BOLD Activity during mental rotation and viewpoint-dependent object recognition. *Neuron*, *34*, 161-171.
- Grush, R. (2004). The emulation theory of representation: motor control, imagery, and perception. *Behavioral and Brain Sciences*, *27*, 377-442.
- Hall, D. L. & Friedman, A. (1994). Shape discrimination of three-dimensional objects depend on the number and location of bends. *Perception and Psychophysics*, *56*, 288-300.
- Just, M. A., & Carpenter, P. A. (1985). Cognitive coordinate systems: accounts of mental rotation and low spatial individual differences in spatial ability. *Psychological Review*, *92*, 137-172.
- Kessler, K. & Thomson, L. A. (2010). The embodied nature of spatial perspective taking : embodied transformation versus sensorimotor interference. *Cognition*, *114*, 72-88.
- Khetrupal, N. (2010). What is special about body based reference frame? *Human Studies*, *33*, 221-227.
- Kosslyn, S. M., Ball, T. M., & Reiser B. J. (1978). Visual images preserve metric spatial information: Evidence from studies of image scanning. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception & Performance*, *4*, 47-60.
- Metzler, J. & Shepard, R.N. (1974). Transformational studies of the internal representation of three-dimensional objects. In R L. Solso (Ed.), *Theories of cognitive psychology: The Loyola symposium* (pp. 147-202). Potomac, MD: Lawrence Erlbaum.
- Morrison, J. B. & Tversky, B. (1997). Body schemas. In the *Proceedings of the Meetings of the Cognitive Science Society* (pp. 525-529). Mahwah, NJ: Erlbaum.
- Morrison, J., B. & Tversky, B. (2005). Bodies and their parts. *Memory & Cognition*. *33*, 696-709.
- Parsons, L. M. (1987). Imagined spatial transformation of one's body. *Journal of Experimental Psychology: General*, *116*, 172-191.
- Parsons, L. (1994). Temporal and kinematic properties of motor behavior reflected in mentally simulated action. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception & Performance*. *20*, 709-730.
- Ramm, B. J., Cummins, D. R. & Slaughter, V. (2010). Specifying the human body configuration. *Visual Cognition*, *18*, 898-919.
- Reed, C. L., Stone, V. E., Bozova S. & Tanaka, J. (2003). The body inversion effect. *Psychological Sciences*, *14*, 302-308.
- Reed, C. L., Stone, V. E., Grubb, J. D. & McGoldrick, J. E. (2006). Turning configural processing upside down : part and whole body postures. *Journal of Experimental Psychology : Human*

-
- Perception & Performance*. 32, 73-87.
- Rieser, J. J., Pick, H. L., Ashmead D. H., Garing A. E. (1995) calibration of human locomotion and models of perceptual-motor organization. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception & Performance*. 21, 480-497.
- Rock, I. (1974). The perception of disoriented figures. *Scientific American*, 230, 78-85.
- Schwoebel, J. & Coslett, H. B. (2005). Evidence for multiple, distinct representations of the human body. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17, 543-553.
- Shepard, R. N. & Metzler, J. (1971). Mental rotation of three-dimensional objects. *Science*, 171, 701-703.
- Smith, W. & Dror I. E. (2001). The role of meaning and familiarity in mental transformations. *Psychonomic Bulletin & review*, 8, 732-741.
- Tessari, A., Ottoboni, G., Symes, E. & Cubelli, R. (2010). Hand processing depends on the implicit access to a spatially and bio-mechanically organized structural description of the body. *Neuropsychologia*, 48, 681-688.
- Vingerhoets, G. & Sarrechia, I. (2009). Individual differences in degree of handedness and somesthetic asymmetry predict individual differences in left-right confusion. *Behavioural Brain Research*, 204, 212-216.
- Wraga, M., Shepard, J. M., Church, J. A., Inati, S. & Kosslyn, S. M. (2005). Imagined rotation of self versus objects a fMRI study. *Neuropsychology*, 43, 1351-1461.
- Zacks, J. M. & Michelon, P. (2005). Transformations of visuospatial images. *Behavioral and Cognitive Neuroscience Review*, 4, 96-118.
- Zacks, J. M. & Tversky, B. (2005). Multiple systems for spatial imagery: transformations of objects and bodies. *Spatial Cognition & Computation*, 5, 271-306.

II. Première étude

Le changement de point de vue comme processus sensorimoteur et abstrait

1. Introduction

S'il est établi que le changement de point de vue implique les aires motrices primaires (Wraga et al., 2005; 2009; 2010), et que les retours proprioceptifs modifient son traitement (Thomson & Kessler, 2010), il reste désormais à mettre en évidence qu'une interférence cognitive peut également s'observer sur la base d'une posture visuellement perçue. Le caractère visuomoteur du changement de point de vue pour la différenciation de la gauche et de la droite d'autrui serait alors démontré, ainsi que le rôle du BSch.

Par ailleurs, nous souhaitons savoir si l'auto-projection en vue de la différenciation de la gauche et de la droite d'autrui implique le corps de manière globale ou locale. La description structurelle du corps étant une représentation visuospatiale et holistique, sa mobilisation suggérerait une mobilisation mentale du corps dans son entier. Un résultat inverse révélerait en revanche qu'il n'est pas nécessaire de solliciter une représentation globale du corps, suggérant le caractère abstrait du changement de point de vue. Nous éprouverons également le résultat de Kessler & Thomson (2010), déjà suggéré par Amorim et al. (2006), selon lequel une incarnation motrice peut s'opérer sur des objets non humains en proposant une tâche de changement de point de vue impliquant tantôt un être humain, tantôt un objet.

2. Méthode

Afin d'inviter les sujets à changer leur point de vue, nous leur avons présenté des photos représentant un objet (un homme ou une lampe de bureau), selon différentes orientations, d'un côté duquel se trouvait un second objet, plus petit et de couleur rouge. Les participants avaient pour tâche d'indiquer de quel côté du gros objet se trouvait le plus petit (« droite » ou « gauche »). Cette tâche principale était accompagnée d'une tâche concurrente dont la fonction était de recruter spécifiquement le BSch, la BSD, ou une habileté contrôle (capacité à discriminer les couleurs).

Un essai se déroulait de la manière suivante. Une première photo, la première de la tâche

concurrente, était affichée pendant 500ms, les sujets ayant pour consigne de mémoriser une certaine information contenue dans cette photo. La nature de cette information dépendant du type d'interférence recherchée. Lorsqu'une sollicitation du BSch était visée, les sujets devaient retenir la posture d'un individu ayant un bras levé, l'autre baissé. Lorsque nous recherchions un recrutement de la BSD, la consigne était de mémoriser une partie du corps encadrée (genoux ou épaules). Enfin, dans la condition contrôle, ils devaient mémoriser la couleur du T-shirt porté par l'individu (jaune ou noir). La seconde photo, constituant le stimulus de la tâche principale, présentait le gros objet (homme ou lampe) accompagné du petit objet rouge dont les sujets devaient déterminer la localisation (droite ou gauche) par rapport au gros. La dernière photo était la seconde de la tâche d'interférence, et contenait une information que les sujets devaient comparer à celle contenue dans la première image. Dans la tâche concurrente concernant le BSch, ils devaient comparer la posture présentée sur la première photo, sachant que le point de vue était différent de l'une à l'autre. Pour la BSD, une partie du corps était écrite en toute lettres (« épaules » ou « genoux »), et les sujets devaient la comparer à celle précédemment encadrée. Enfin, dans la tâche contrôle, c'est une couleur qui apparaissait en toutes lettres (« jaune » ou « noir ») et qu'il fallait comparer à la couleur du T-shirt de la première photo.

3. Résultats et discussion

Les taux d'erreur se sont avérés plus importants lorsque l'objet était présenté de face plutôt que de dos. Ce premier résultat montre bien qu'il est plus difficile de se représenter la droite et la gauche d'un objet qui n'est pas orienté dans la même orientation que nous car ce processus nécessite une rotation mentale du soi projeté sur l'individu.

Les temps de réponse étaient plus élevés lorsque la tâche concurrente concernait le BSch par rapport à la condition contrôle, traduisant une mise en jeu du BSch dans le changement de point de vue. Ajouté au résultat de Kessler et Thomson (2010), cette information suggère qu'un changement de point de vue sollicite les représentations dynamiques du corps à un niveau amodal, car interférant aussi bien avec des informations kinesthésiques (proprioceptives) que visuelles (perception de la structure d'autrui).

La sollicitation de la BSD du corps lors de la tâche d'interférence n'a pas eu d'effet sur les temps de réponse, ni sur les taux d'erreur, par rapport à la situation contrôle. Ainsi, le corps ne semble pas être recruté dans sa globalité lors d'une prise de perspective. L'adoption du point de vue d'autrui apparaît

plutôt comme un processus recrutant le BSch de manière locale, sans souci de cohérence générale entre les différentes parties du corps.

Ce caractère abstrait de l'incarnation motrice est confirmé par le fait que la nature de l'objet (homme ou lampe) n'a pas eu d'effet sur les performances des sujets (temps de réponse et taux d'erreur). Ce résultat indique que la contribution du BSch, donc le caractère sensorimoteur de la transformation spatiale, s'applique aussi bien à des objets humains que non humains. Il confirme le caractère à la fois sensorimoteur et abstrait des transformations spatiales mentales.

The embodied and abstract nature of spatial perspective taking

François Tariel¹ and Michel-Ange Amorim^{1,2}

¹ CIAMS EA 4532, Univ Paris-Sud, Orsay

² Institut Universitaire de France, Paris

Abstract

Previous studies have evidenced the embodied nature of visuospatial perspective taking, by the interference between incongruent afferent kinesthetic and visuospatial inputs. To demonstrate the contribution of the body schema (dynamical visuomotor representation of the self and others – hereafter BSch), we tested whether a visually perceived posture could impair spatial judgements. Besides, we examined whether spatial embodiment involves the whole body structure (contained in the body structural description, hereafter BSD), or a local body reference frame. Twenty four subjects were asked to judge whether a small object was located on the left or on the right of a target object (man or lamp). Simultaneously, a concurrent task recruited body representations (BSch: posture memorization; BSD: body part memorization), or a non-body representation (color memorization). Compared to the latter control condition, localization time increased only when the concurrent task involved the body schema underlining its role in spatial perspective taking. The absence of BSD recruitment indicates that embodiment does not mobilize the whole body. In addition, man and lamp conditions provided similar results, revealing that matching egocentric with allocentric reference frames occurs regardless the nature of the object, as long as the object possesses intrinsic and orientated axes.

1. Introduction

Social interactions require individuals to adopt the spatial perspective of their peers. This ability is a bedrock of empathy (Lamm et al., 2007), and is sometimes necessary to make oneself understood by an interlocutor. A spatial transformation is often required to shift from one's viewpoint to another, on the basis of neurocognitive mechanisms involving premotor areas (Wraga et al., 2005; 2009; 2010). Therefore, spatial perspective taking can be viewed as an embodiment process (Kessler & Thomson, 2010).

The aim of the present study is to unravel the nature of body representations subserving the embodiment process for a perspective taking. Two body representations are embedded in the human brain: the body schema (BSch) and the body structural description (BSD) [Corradi-Dell'Acqua et al., 2009]. BSch is a dynamical multisensory representation of the body coding for spatial orientations of one's body parts, associated with activity in the brain dorsolateral frontal lobe and posterior parietal lobe (Schwoebel & Coslett, 2005). It is used for motor control and pantomimic, by coding the intrinsic positions of body parts of the self and others as well (Corradi-Dell'Acqua & Riumati, 2007) and subserves both real and imagined actions (Parsons, 1994). Kessler and Thomson (2010) showed that spatial perspective taking interferes with kinesthetic feedbacks, suggesting a contribution of BSch. However, BSch being a multisensory representation, we hypothesized that performance would decrease when a visually presented posture has to be memorized during the the spatial judgement.

Contrary to BSch, BSD is a static representation of the interrelations between body components relative to a standard body, considered as a visuospatial map (Corradi-Dell'Acqua & Riumati, 2007). Reed et al. (2003, 2006) found that visually displayed bodies are perceived as configural assemblies of components (limbs, torso, face), whose spatial relationships are mentally defined. BSD is likely to contain such a configural knowledge of the body. Ramm et al. (2010) found that BSD contains a raw representation of the human body, which consists in “a head at the apex of a vertically symmetrical body”. Besides, Tessari et al. (2010) proposed that BSD accounts for the handedness congruence of connected limbs. Brain studies suggest that the BSD is implemented in brain structures subserving high-level spatial processing such as the left superior parietal cortex and intra parietal sulcus, gathering information from more low-level visual processing structures such as the extrastriate body area (Corradi-Dell'Acqua et al., 2008; Orlov et al., 2010). We propose that investigating BSD can help to better understand the nature of embodied spatial transformations. Indeed, the involvement of BSD for perspective taking would indicate that the spatial relations between body parts at a global level are more relevant than local body coordinate systems.

We tested the relative contributions of BSch and BSD in a left-right judgement task by selectively disrupting BSch and BSD using a concurrent task tapping similar body representations. Access to BSch was impaired by having subjects memorize an asymmetrical posture, whereas subjects were asked to memorize a body part to disrupt access to BSD. Finally, in a third control condition, subjects memorized color information in the concurrent task.

In addition, we wanted to confirm Kessler and Thomson's finding (2010) that embodiment can occur for stimuli depicting non human objects also. Amorim and colleagues (2006) evidenced that unfamiliar objects such as cube assemblies are embodied when a head is tied to their apex, because it explicitly endows the object with a front and a rear. It has been shown that, when the object possesses a symmetrical horizontal axis, distinction between its left and right is hard (Franklin et Tversky, 1990),

and requires the projection of BSch onto the visually perceived object. Therefore, the observer must align his/her anteroposterior and vertical axes with those of the object prior to the handedness judgement. Along those lines, we hypothesized that stimulus embodiment merely requires the presence of physical cues (e.g. a lampshade for a lamp), that specifies the anteroposterior orientation of the object (Rock, 1975). Accordingly, to test this hypothesis, the target object consisted either into a man or a lamp.

2. Method

2.1. Participants

Twenty four volunteers (aged between 23 and 34, $M = 27.25 \pm 2.57$) participated in this experiment. They had normal or corrected-to-normal vision and were naive with respect to the purpose of the study.

2.2. Stimuli

Visual stimuli depicted either a man or a desktop lamp displayed on a 800x600 pixels screen with 256 colors. Each stimulus subtended a visual angle of 7 degrees. Objects were photographed using a *Panasonic® Lumix DMC-G2*. The camera was oriented horizontally and fixed on a stand, adjusted to set the lens at half the object's height (i.e. man: 90 cm, lamp: 20 cm). It was moved back from the object till it covered approximately two-thirds of the viewfinder in height. The man was symmetrically dressed so that its left could not be distinguished from its right *per se* (e.g. neither bracelet, nor hair part...). Like the man, the lamp possessed intrinsic front, rear, top and bottom, and was symmetrical along its horizontal axis. Its was composed of a base, a flexible arm and a lampshade.

2.3. Left-right task

In the left-right task (see Figure 13, Image 2), subjects were asked to estimate whether a small red object was on the intrinsic left or right of a big object (man or lamp). Therefore, they were implicitly asked to mentally project themselves onto the object, in order to adopt its perspective. Both objects were photographed after 45° and 135° rotation (both clockwise and counterclockwise) around the vertical axis (assuming that a 0° orientation corresponds to a front view). On each scene, a small red object was set against the left or the right side, then on the right side, of the big object. It was a red stool placed next to the man, whereas a Tintin rocket accompanied the lamp. The height ratio between the big (man, lamp) and the small (stool, Tintin rocket) object was equal in both conditions, the big object being four times higher than the small one.

2.4. Concurrent task

During the left-right task, a concurrent task (see Figure 13, Images 1 & 3) was designed to selectively impair the recruitment of BSch, BSD, whereas a color recognition task served as a control. The concurrent task consisted into two pictures: one before (Image 1) and the other (Image 3) subsequent to the left-right task stimulus (Image 2). In the BSch condition, subjects first saw a front

view of a man with an arm risen (Image 1), then another view of the same character, after a 60° or 120° rotation (clockwise or counterclockwise), rising either the same or the opposite arm (Image 3). Subjects were instructed to memorize the first posture to indicate whether both postures were identical or different. In the BSD condition, subjects had to memorize the man's body part (knees or shoulders) framed in a red rectangle at Image 1, before comparing it with Image 3 that depicted, in full letters, either the same or the other body part. In the Color (control) condition, subjects memorized the man's shirt color (black or yellow) displayed at Image 1, before comparing with a written word (Image 3). In both the BSD and Color task, the man had a 60° or 120° orientation (clockwise or counterclockwise).

2.5. Procedure

ERTS-VIPL (Beringer, 1994) was used to display stimuli on a PC laptop and to record performance (response times – hereafter RTs – and error rates). Participants sat approximately 75 cm from a 15-in monitor.

The experiment comprised three sessions, one per concurrent condition (*Concurrent task* factor: BSch, BSD and Color), separated by pauses. Session order was counterbalanced across subjects. Each session began with five practice trials.

A trial began with a 2-s black screen preceding the first image that was presented for 500ms. Subjects only had to memorize the relevant information comprised in Image 1 (posture, body part or color). Then, a 500-s black screen was followed by Image 2 for which subjects made the left-right judgment. Subjects 1 to 12 pressed the upward or downward arrow keys to indicate “left” or “right”, respectively, whereas keys were inverted for subjects 13 to 24. Once a response was given, a 500-s black screen preceded Image 3. Subjects had to decide if Image 3 matched Image 1 or not. Subjects 1 to 12 pressed leftward or rightward arrow keys to indicate “same” or “different”, respectively, and keys were inverted for subjects 13 to 24. RTs were limited to 5s in the practice session vs. 3s in the recorded session. If subjects did not give any response before this limit, a “too late!” message was prompted and the trial was excluded from analysis.

Each session (BSch, BSD and Color) comprised 16 trial pairs, each comprising a left-right trial and matched with a concurrent trial. Therefore, a session comprised 16 left-trials and 16 concurrent trials, randomly matched to provide 16 trial pairs.

A left-right trial depicted either the man or the lamp (*Object type* factor) with the small red object placed either on its left or its right (*Side* factor), after a 60° or 120° rotation around the vertical axis (*Orientation* factor), whether clockwise or counterclockwise. Therefore, 16 left-right trials were generated. In each session, concurrent trials were organized as follows. Image 1 could contain two different information (in the BSch session, the upward arm was either the left or the right one; in the BSD session the rectangle framed either the knees or the shoulder; and in the Color session the shirt was either yellow or black). Moreover, information contained in Image 3 was either identical or different from information contained in Image 1. Finally, the man was rotated 60° or 120°, either clockwise or counterclockwise, in Image 3 (BSch) or 1 (BSD, Color). Again, 16 concurrent trials were generated so that each left-right trial could be matched with a new concurrence trial.

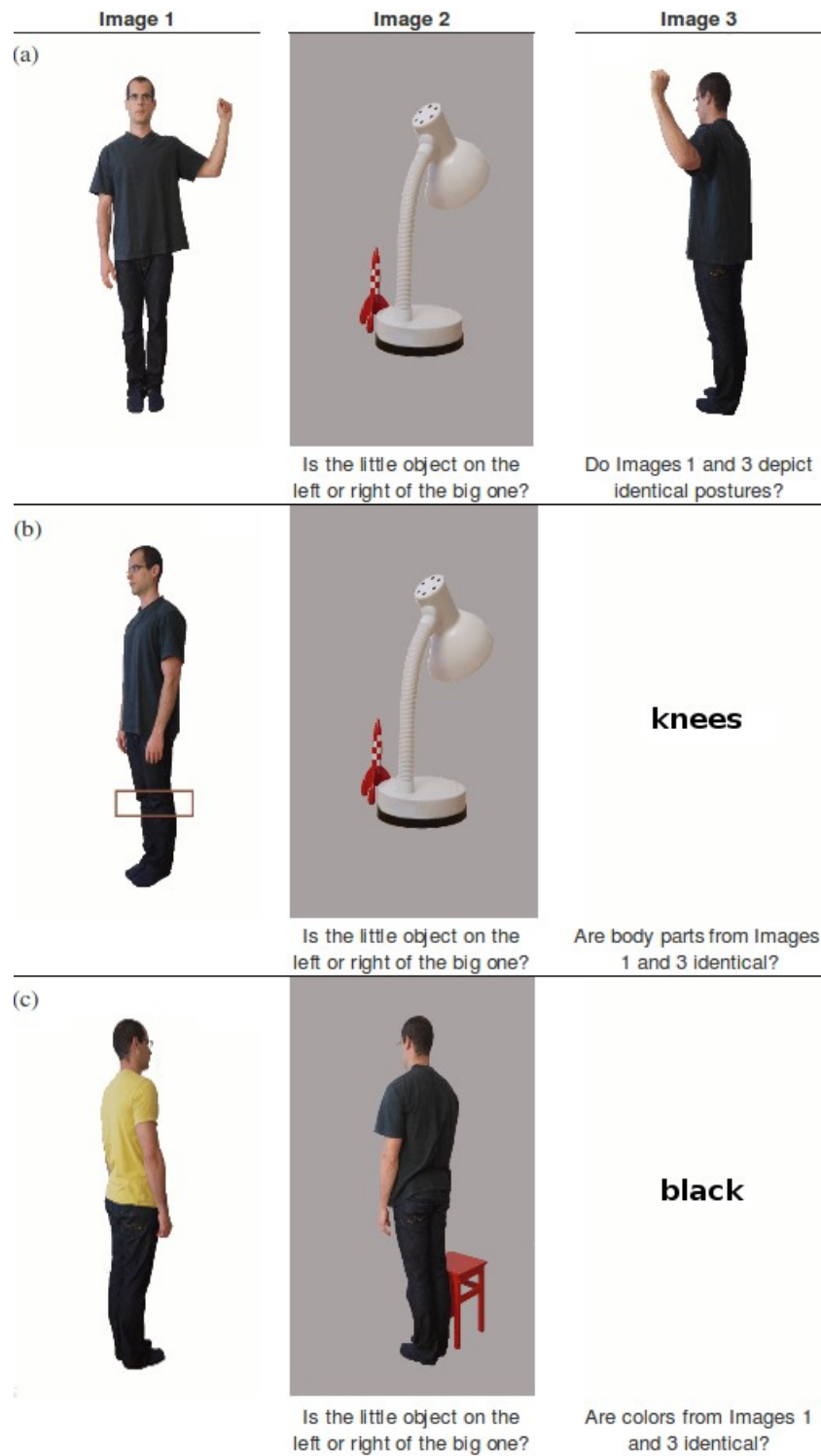


Figure 13. Sample trials from (a) the BSch session (answers are “left” and “yes”), (b) the BSD session (“left”, “yes”) and (c) the Color session (“right”, “no”).

3. Results and discussion

Two separated analyses of variance (ANOVAs) were conducted, on error rates and RTs at Image 2 only (left-right task). Trials were rejected when subjects committed an error at the concurrent task (error rates) or both tasks (RTs). ANOVAs and Tukey post-hoc tests were computed using the Statistica® software package with a significance level set to $p < .05$. Three experimental factors were considered for analysis: 3 *Concurrent task* (BSch, BSD, Color), 2 *Object type* (Man, Lamp), and 2 *Orientation* (45°, 135°).

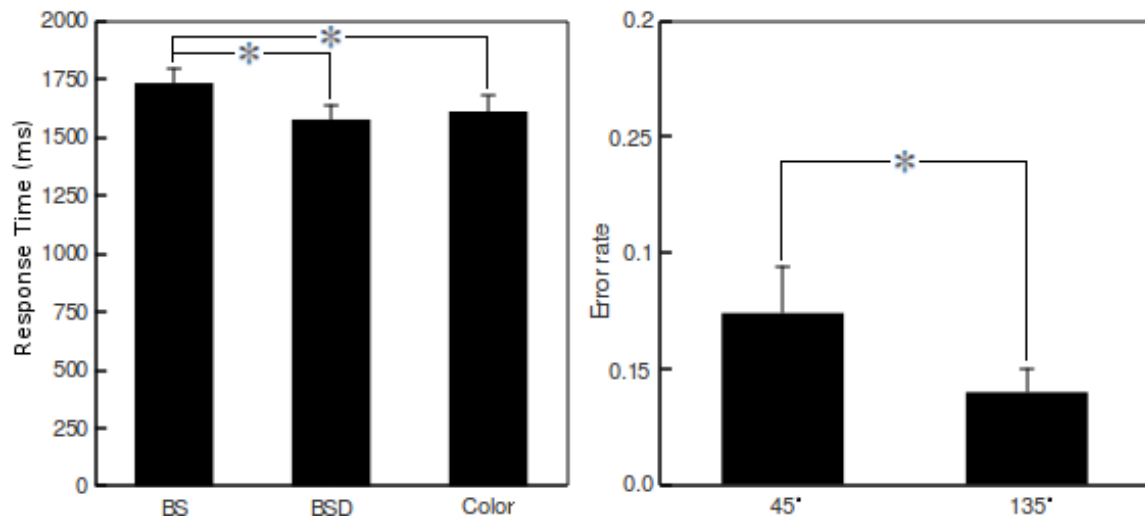


Figure 14. Left: Mean RTs to each Concurrent task (BSch, BSD, Color) (\pm one error type) in the left-right task. Right: Error rate as a function of *Orientation* in the left-right task (\pm one error type).

First of all, we found a main effect of *Orientation* on error rates ($F(1, 23) = 5.44$) whereby subjects committed more errors when the stimulus was rotated 45° ($M = 7.6\%$) rather than 135° ($M = 4.0\%$). This is consistent with the fact when the object was rotated 45°, it was roughly facing the subject (object's left was subject's right and *vice versa*), whereas both faced approximately the same direction in the 135° condition.

A main effect of *Concurrent task* was observed on RTs ($F(2, 46) = 6.93$), not error rates ($F(2, 46) = .39, ns$). Post-hoc tests indicated that RTs were higher in BSch ($M = 1733$ ms) than in BSD ($M = 1576$ ms) and Color ($M = 1611$ ms) conditions. In other words, time required to make a left-right judgement increased when BSch was momentarily recruited for another task, compared to the control condition where subjects had to memorize a color. It is already established that incongruent kinaesthetic feedbacks interfere with visuospatial perspective taking (Kessler & Thomson, 2010), but our data reveals that spatial perspective taking is also impaired when body knowledge is instantiated visually (rather than *via* kinaesthetic interferences). Together, these results indicate that spatial perspective rely on both kinaesthetic and visuospatial representations, strongly suggesting the role of BSch in adopting somebody else's viewpoint.

The contribution of BSch for the localization of an object relative to the self is supported by the

brain grounding of BSch (Corradi-Dell'Acqua et al., 2009) and especially the bimodal neurons of the superior parietal lobe in the perception of objects and their spatial relationship with the body (Cavina-Pratesi et al., 2010, Graziano et Gross, 1994). Moreover, Maravita et Iriki (2006) have shown that bimodal neurons respond to the visual presence of objects reachable not only with the hand, but also with a rake. Similarly, target detection is facilitated when it is reachable by the hand, evidencing an attention prioritization of space near the hand relying on a bimodal integration (Reed et al., 2006). Thus, although it was well-established that BSch is involved in the spatial perception of the peripersonal space, the present study brings evidence that BSch also encodes objects position relative to an external reference frame. Finally, the unfolding of BSch confirms the cognitive advantage of viewer-centered transformations over the mental rotation of the object reference frame (Wraga et al., 1999).

In contrast, BSD disruption had no effect on RTs compared with the control condition, suggesting that embodiment does not trigger a structural and holistic representation of the body. In contrast, it seems that spatial perspective taking relies on local body parts only. Besides, *Object type* had an effect of neither error rates ($F(1, 23) = .51, ns$), nor RTs ($F(1, 23) = .53, ns$), revealing that even non-human objects can be embodied. This confirms the hypothesis that the mere presence of orientation cues (e.g. a lampshade indicating the front vs. rear axis) is necessary for the implementation of a bodily projection onto the stimulus. Therefore, embodiment can be implemented even if the stimulus is not endowed with human characteristics (e.g. a head), confirming that spatial perspective taking is not an automatic “mirroring” of someone else's body posture, but rather a self-initiated process (Kessler & Thomson, 2010). This last finding supports the idea that the mere presence of implicitly evoked intrinsic axes, that gives the object an explicit orientation, is sufficient to enable bodily projection. To conclude, we consider spatial perspective taking as an abstract process for two reasons: it does not mobilize the whole body (no BSD recruitment) and requires matching (egocentric with allocentric) reference frames regardless the nature of the object (human or lamp). However, BSch recruitment reveals its embodied nature.

4. References

- Amorim, M.-A., Isableu, B., & Jarraya, M. (2006). Embodied spatial transformations: “body analogy” for the mental rotation of objects. *Journal of Experimental Psychology : General*, *135*, 327-347.
- Beringer, J. (1994). ERTS-IPL: Tachitoscopic color image displays and accurate response registration on IBM PCs. *Psychological Software News*, *5*, 37-38.
- Cavina-Pratesi, C., Monaco, S., Fattori, P., Galletti, C., McAdam, T. D., Quinlan, D. J., Goodale, M. A., & Culham, J. C. (2010). Functional magnetic resonance imaging reveals the neural substrates of arm transport and grip formation in reach-to-grasp actions in humans. *The Journal of Neuroscience*, *30*, 10306-10323.
- Corradi-Dell'Acqua, C., Hesse, M. D., Rumiati, R. I., & Fink, G. R. (2008). Where is a nose with respect to a foot? the left posterior parietal cortex processes spatial relationships among body parts. *Cerebral Cortex*, *18*, 2879-2890.
- Corradi-Dell'Acqua, C., & Rumiati, R. I. (2007). What the brain knows about the body : evidence for dissociable representations. In F. Santoianni and C. Sabatano (Eds.). *Brain Development In Learning Environments* (pp. 50-64). Newcastle, UK : Cambridge Scholars Publishing.
- Corradi-Dell'Acqua, C., Tomasino, B., & Fink, G. R. (2009). What is the position of an arm relative to

- the body? Neural correlates of body schema and body structural description. *The Journal of Neuroscience*, 29, 4162-4171.
- Franklin, N., & Tversky, B. (1990). Searching imagined environments. *Journal of Experimental Psychology: General*, 119, 63-76.
- Graziano, M. S. A., & Gross, C. G. (1994). The representation of extrapersonal space: a possible role for bimodal, visual-tactile neurons. In Graziano, M. S. A., & Gross, C. G. (Ed.). *The Cognitive Neurosciences*. (pp. 1021-1034). MIT Press.
- Kessler, K., & Thomson, L. A. (2010). The embodied nature of spatial perspective taking : embodied transformation versus sensorimotor interference. *Cognition*, 114, 72-88.
- Lamm, C., Batson, D. C., & Decety, J. (2007). The neural substrate of human empathy: effects of perspective-taking and cognitive appraisal. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19, 42-58.
- Maravita, A., & Iriki, A. (2004). Tools for the body (schema) *Trends in Cognitive Sciences*, 8, 79-86.
- Orlov, T., Tamar, R. M., & Zohary, E. (2010). Topographic representation of the human body in the occipitotemporal cortex. *Neuron*, 68, 586-600.
- Parsons, L. (1994). Temporal and kinematic properties of motor behavior reflected in mentally simulated action. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception & Performance*, 20, 709-730.
- Ramm, B. J., Cummins, T. D. R. & Slaughter, V. (2010). Specifying the human body configuration. *Visual Cognition*, 18, 898-919.
- Reed, C. L., Grubb, J. D., & Steele, C. (2006). Hands up: attentional prioritization of space near the hand. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception & Performance*, 32, 166-177.
- Reed, C. L., Stone, V. E., Bozova S. & Tanaka, J. (2003). The body inversion effect. *Psychological Sciences*, 14, 302-308.
- Reed, C. L., Stone, V. E., Grubb, J. D., & McGoldrick, J. E. (2006). Turning configural processing upside down : part and whole body postures. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception & Performance*, 32, 73-87.
- Rock, I. (1974). The perception of disoriented figures. *Scientific American*, 230, 78-85.
- Schwoebel, J. & Coslett, H. B. (2005). Evidence for multiple, distinct representations of the human body. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17, 543-553.
- Tessari, A., Ottoboni, G., Symes, E., & Cubelli, R. (2010). Hand processing depends on the implicit access to a spatially and bio-mechanically organized structural description of the body. *Neuropsychologia*, 48, 681-688.
- Wraga, M., Creem, S. H., & Proffitt, D. R. (1999). The influence of spatial reference frames on imagined object- and viewer rotation. *Acta Psychologica (Amsterdam)*, 102, 247-264.
- Wraga, M., Boyle, H. K., & Flynn, C. M. (2010). Role of motor processes in extrinsically encoding mental transformations. *Brain and Cognition*, 74, 193-202.
- Wraga, M., Flynn, C. M., Boyle, H. K., & Evans, G. C. (2009). Effects of a body-oriented response measure on the neural substrate of imagined perspective rotations. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 22, 1782-1793.
- Wraga, M., Shepard, J. M., Church, J. A., Inati, S., & Kosslyn, S. M. (2005). Imagined rotation of self versus objects: a fMRI study. *Neuropsychologia*, 43, 1351-1361.

III. Deuxième étude

Bases neurophysiologiques de l'auto-projection pour la comparaison d'objets tridimensionnels

1. Introduction

Notre première étude nous a permis de mettre en évidence le rôle du BSch dans la distinction entre la gauche et la droite de l'objet. Nous souhaitons, à travers cette deuxième étude, déterminer les structures neurophysiologiques à l'origine de ce mécanisme cognitif de distinction entre la gauche et la droite d'autrui, dans une tâche différente, principalement sur trois points. Premièrement, il n'est plus question d'encoder explicitement la gauche et la droite de l'objet, mais plutôt de comparer deux objets pouvant être les miroirs l'un de l'autre. Deuxièmement, il ne s'agit plus pour les sujets d'encoder l'espace extérieur à l'objet, mais sa propre structure.

Par ailleurs, nous souhaitons identifier les processus précoces à l'origine de l'identification et de l'assemblage des constituants élémentaires du percept visuel, les géons (Biederman, 1987). Un premier traitement analytique, responsable d'une catégorisation grossière de l'objet, intervient aux alentours de 100ms après l'apparition du stimulus (Meeren et al., 2008). Il précède la M170, caractéristique de la perception de la structure spatiale du stimulus (de Gelder et al., 2008). Cette seconde composante débouche éventuellement sur une catégorisation de plus haut niveau que la précédente, où l'accès à la structure du stimulus permet une association avec une représentation mentale plus précise, comme il est classiquement observé pour les visages (e.g. Deffke et al., 2007). Nous espérons que l'étude de ces deux composantes nous révélera l'organisation spatio-temporelle des aires cérébrales où se tient cette reconnaissance précoce de l'objet et de sa structure.

2. Méthode

Procédure

La tâche proposée consiste en une comparaison de paires de stimuli familiers (corps humains) ou nouveaux (assemblages de cubes), différemment orientés, présentés successivement et susceptibles d'être les miroirs l'un de l'autre. Les sujets avaient pour consigne de distinguer les paires identiques des

paires différentes. Afin de mettre en évidence les aires impliquées dans la perception visuelle de la configuration spatiale du corps, des postures humaines « impossibles » furent introduites, le bas du corps ayant subi une rotation de 180 degrés par rapport au haut. Les assemblages de cubes subirent un traitement équivalent, les assemblages « impossibles » ayant au final une structure plus symétrique que leurs homologues possibles, rendant l'encodage de leur latéralité plus difficile.

La magnétoencéphalographie

Nous avons utilisé la magnétoencéphalographie (MEG) afin de disposer de la résolution spatio-temporelle nécessaire à l'étude des processus précoces de la perception visuelle. À l'instar de l'électroencéphalographie (EEG) et au contraire de l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) et la tomographie par émission de positrons (TEP), la MEG est une technique d'imagerie cérébrale totalement non invasive. Elle détecte les champs magnétiques résultants de courants électriques véhiculés le long des axones neuronaux, lesquels se matérialisent par des lignes de champs à la fois concentriques et perpendiculaires au sens du courant (Einstein & Infeld, 1989), donc à l'axone. La synchronisation parfaite entre l'activité électrique et le champ magnétique résultant fournit à la MEG une résolution temporelle incomparable, qui n'est contrainte que par la fréquence

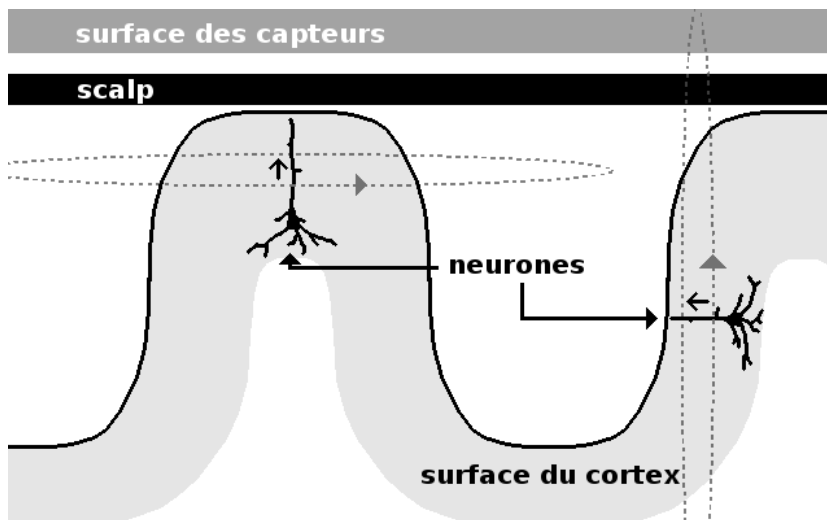


Figure 15. Cercles matérialisant le champ magnétique, pour des neurones orientés verticalement (gyrus) ou horizontalement (sillon). La surface des capteurs ne peut détecter le champ que dans ce dernier cas. Les flèches noires le long des axones indiquent le sens du courant, les flèches grises spécifiant le sens du champ magnétique.

d'échantillonnage de l'enregistrement. Celle-ci avoisine les 1000 Hz, soit une résolution de l'ordre de la milliseconde, ce qui s'avère largement suffisant quelque soit le type d'étude menée. Cependant, la MEG ne mesurant pas l'activité des neurones mais sa résultante magnétique, l'utilisation d'algorithmes de reconstruction de source est nécessaire pour obtenir une résolution spatiale satisfaisante.

Les neurones, le long desquels monte le courant, sont

assimilables à des dipôles électriques possédant un pôle positif (source) et négatif (puits). Leur orientation étant perpendiculaire au cortex, les lignes de champ évoluent dans son plan. Cependant, les plissements du cortex humain forment des gyri (creux) et des sillons (bosses), générant en conséquence des lignes de champ tantôt perpendiculaires, tantôt parallèles au scalp. Dans ce dernier cas, elles ne peuvent sortir du crâne et ne sont donc pas mesurables par les capteurs MEG. Ainsi, seule la configuration des sillons est propice à la production de champs magnétiques détectables (voir Figure 15). L'association de deux champs, l'un sortant (positif) l'autre entrant (négatif) dans le scalp permet de reconstituer le dipôle qui les a générés. La technique consiste à placer ce dipôle à la moitié du segment formé par les deux points d'intersection du champ avec le scalp et perpendiculairement à celui-ci, et de telle sorte à ce que le champ entrant soit à sa droite (l'avant du dipôle étant le puits).

Validation du modèle de reconstruction de sources

Afin de déterminer la validité de nos reconstructions de sources, nous avons soumis nos données à un test simple. Celui-ci consistait en une reconstitution des sources électriques autour de l'instant où les sujets fournissaient leur réponse (paire identique ou différente) en pressant un bouton réponse avec l'index ou le majeur, lesquelles étaient sensées révéler une activation de l'aire motrice primaire près d'une région impliquée dans le contrôle de la motricité des doigts. Les résultats, illustrés en *Annexes* (Figure 24), montrent que l'activité observée se situe dans une zone précise et cohérente vis-à-vis de la littérature (Beisteiner et al., 2004).

3. Résultats et discussion

Traitements visuels précoces

L'étude des 200 premières millisecondes suivant le début de l'affichage du stimulus a révélé des patterns conformes à la littérature (composants M100 et M170) [cf. *Annexes*, Figure 25]. Le LOC s'est révélé particulièrement sensible à la présentation d'assemblages de cubes, suggérant que cette région est impliquée dans la perception de la structure d'objet non familiers. Une activité additionnelle fut observée dans le lobe temporal antérieur (LTA) qui semble jouer un rôle dans l'encodage minutieux de la structure d'objets (Bright et al., 2005). L'activité du sillon pariéto-occipital (POS) fut supérieure pour des corps humains correctement configurés comparativement aux postures impossibles, suggérant que cette région abrite une carte mentale du corps humain. Cependant, et contrairement à ce que nous

attendions d'un traitement configural, cette sensibilité fut appréciable dès les 100 ms suivant le début de l'affichage du stimulus.

Auto-projection et transformation spatiale

La transformation spatiale des corps a sollicité le lobe pariétal supérieur (LPS) gauche, suggérant que le processus d'*embodiment* repose sur les mécanismes neurophysiologiques logés dans cette région, communs aux corps et aux objets nouveaux. Ce résultat est conforme avec l'idée selon laquelle le lobe pariétal gauche contient le substrat biologique du BSch (Corradi-Dell'Acqua et al., 2008, 2009) dont nous avons démontré l'utilité dans le processus d'auto-projection (voir Étude 1) en ce qui concerne l'encodage de la latéralité des composants du stimulus. D'autre part, la transformation des cubes a engagé une contribution spécifique de l'aire motrice supplémentaire (AMS). Ce dernier résultat suggère que le maintien en mémoire de la complexité du stimulus nécessite une contribution davantage « ancrée dans le corps ». Cependant, une étude approfondie de la littérature est maintenant nécessaire pour une explication plus précise du phénomène. Enfin, signalons que le LTA gauche a présenté un niveau d'activité dans la condition « cube impossible » supérieur à la condition « cube impossible », ce qui suggère une implication de LTA dans perception fine de la structure d'objets.

A neuromagnetic study of embodied spatial transformations for three-dimensional shape matching

François Tariel¹ Hela Chouk¹ and Michel-Ange Amorim^{1,2}

¹ CIAMS EA 4532, Univ Paris-Sud, Orsay

² Institut Universitaire de France, Paris

Abstract

Taking someone else's point of view is crucial to determine his personal action space over objects relative to him. The body schema provides a convenient frame of reference to embody someone else's perspective and also to determine objects handedness. However, the temporal unfolding of the neural mechanisms underlying bodily projection of reference frames onto objects in order to internalize their structure are unknown. We studied neuromagnetic brain activity during shape matching of either Shepard-Metzler cubes (S-M cubes) or human bodies pairs of similar spatial configurations. Results suggest that cohesiveness of visual object structures processed by lateral occipital and parieto occipital cortices did not resist mental rotation. When a spatial transformation was required, the left superior parietal lobe was activated, suggesting that this area is crucial to determine the intrinsic handedness of an object (intrinsic handedness encoding) before rotating it. Embodiment of S-M cubes recruited additional activity of the supplementary motor area bilaterally, probably reflecting a backpropagated command to the left parietal cortex to strengthen the spatial configuration of the stimulus during mental rotation.

1. Introduction

Several objects like hands, scissors or enantiomorphic molecules possess mirror (symmetrical) counterparts. To distinguish between an object and its mirror, one can either determine the handedness of each object, or perform a mental rotation to test whether both can be aligned or not. Angular disparity in orientation separating objects necessitate spatial transformation of an internal analog of object's physical characteristics that induce sustained brain activity and RT increase (Zacks & Michelon, 2005; Zacks, 2008). Simultaneous presentation of stimuli, however, induces piecemeal comparisons (Just & Carpenter, 1985). To favor holistic comparison instead, sequential displays are used to force observers to memorize the first stimulus as a whole before comparing it with the second (Cohen & Kubovy, 1993; Metzler & Shepard, 1974). Therefore, we theorized that whereas in simultaneous display one object can be embedded within the reference frame provided by the other (mental rotation), in sequential display subjects must rely on a third frame of reference to determine the object's handedness. Thanks to its left-right asymmetry accounting for variations in stimulus handedness, the body schema can successfully ensure this function (Vingerhoets et al., 2009).

It is well-established that body schema can participate to shape matching tasks involving bodies, body parts, and abstract shapes endowed with a head (Amorim et al., 2006; Parsons, 1987, 1994). Our aim was additionally to evidence its contribution to the comparison of abstract shapes as well, in sequential display paradigms. The supplementary motor area (SMA), located in the postero-superior premotor cortex (Brodmann area 6), contains a high level somatotopic map of the body coding for polyarticular movements (Rizzolatti et al., 1998). SMA is also active during imagined mental rotation of the hand (Gerardin et al., 2000) and even the self (Wraga et al., 2009). Therefore, we assumed that this region is susceptible to subserve the embodiment process required to encode the stimulus handedness.

In summary, we used a handedness shape comparison task with familiar (bodies) and abstract (Shepard and Metzler cube assemblies, hereafter S-M cubes) stimuli pairs. We expected that body schema would contribute to handedness encoding of the stimulus, as revealed by greater activity in SMA when mental rotation is required. Moreover, the contribution of SMA would build on initial brain activity for object recognition in the lateral occipital complex (e.g. Chouinard et al., 2008), and mental rotation in the superior parietal lobe (Bonda et al., 1995; Urgesi et al., 2007). To investigate the neurocognitive mechanisms of embodiment of stimulus structure, we created “impossible” spatial configurations in which the lower object part was rotated 180° around the vertical axis. Resulting bodies hampered biomechanical constraints of the body, while counterpart “impossible” cubes were still possible in nature but had a more symmetrical structure that turned them difficult to represent in terms of handedness organization.

2. Materials and Methods

2.1. Participants

Twelve volunteers (26 years old, ± 3.4), including six females, gave informed written consent to participate in the study. All participants were right-handed, had normal or corrected-to-normal vision,

and did not report any history of neurological or psychiatric conditions. They were naïve with respect to the purpose of the study. All these subjects succeeded in a selection test conducted a few days before the MEG experiment (selection criteria were as follows: error rate lower than 10%, blinks allowed on specific moments, cf. *Procedure*). All procedures were approved by the national ethics committee (Comité Consultatif de Protection des Personnes dans la Recherche Biomédicale, Hôpital de la Pitié-Salpêtrière, Paris, France, reference: DGS 2004/0399).

2.2. Stimuli

We presented S-M cubes and body stimuli in possible or impossible configurations, similar to those used in experiment 6 of Amorim et al. (2006). Impossible body postures and their S-M cubes counterparts were obtained by rotating the lower parts 180° around the vertical axis [cf. Figure 16]. Although S-M cubes remain “possible” after this transformation, the word “impossible” specifies that their configurations are the geometrical counterparts of impossible bodies. Resulting impossible S-M cubes are more symmetrical than possible S-M cubes, increasing their similarity with their mirror (enantiomorph) shapes. Stimuli were generated for five orientations in depth (after a 0° , 60° and 120° clockwise and counterclockwise rotation) and, for each orientation, mirror objects were obtained by a horizontal symmetry of the object about its sagittal plane.

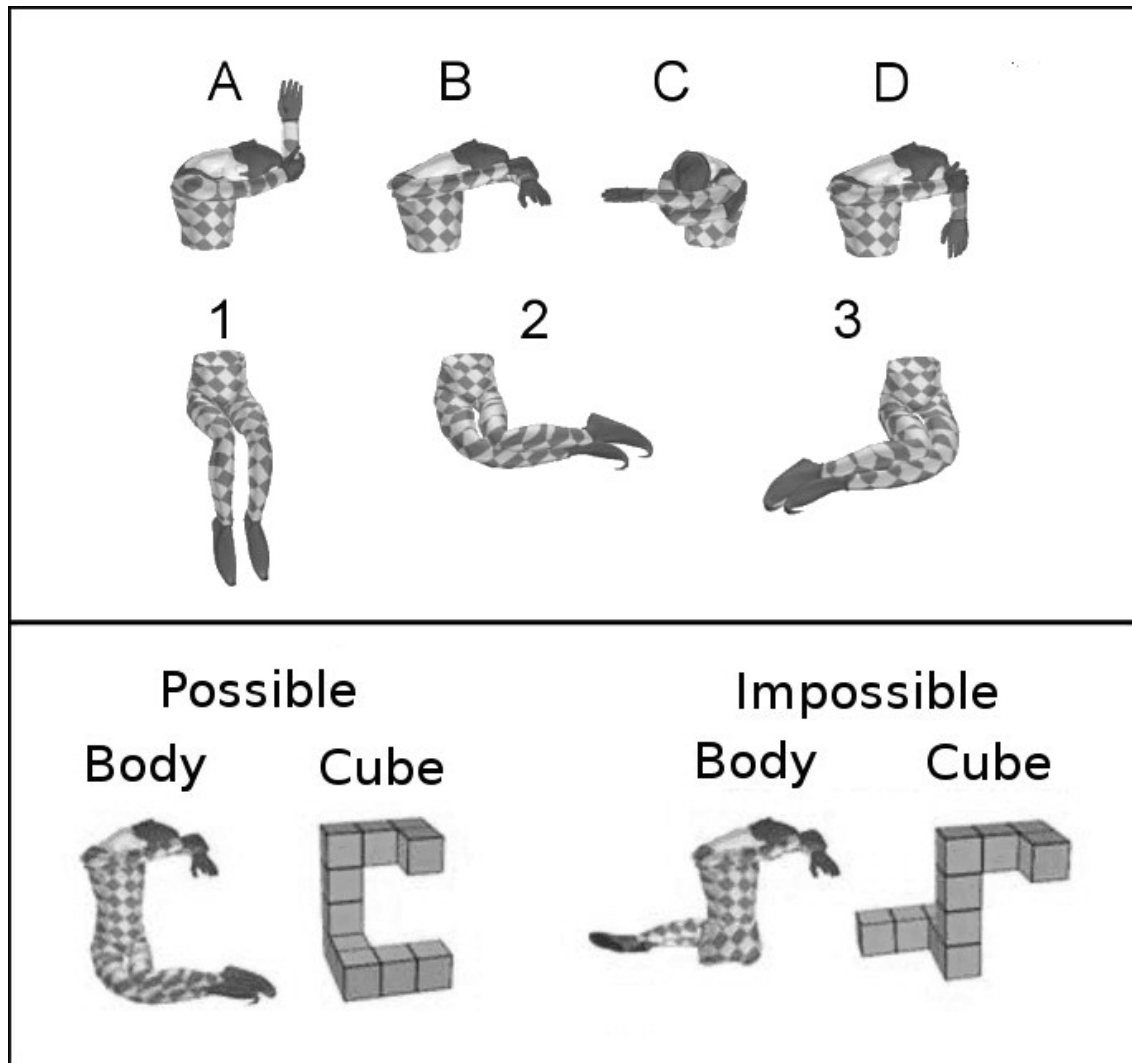


Figure 16. Top panel: Body postures were obtained by crossing four upper with three lower body configurations. Each resulting body posture was associated with an equivalent S-M cubes structure. Bottom panel: for both bodies and S-M cubes, impossible structures resulted from a 180° rotation around the vertical axis. Configurations with upper part D were only used for practice.

2.3. Procedure

The experiment comprised one session per *Object type* (Body, Cube) and *Stimulus configuration* (Possible, Impossible), resulting in four sessions (Possible Body, Impossible Body, Possible Cube, Impossible Cube), with order counterbalanced across participants. Participants had a 15 minutes break after their second session. A session comprised four blocks (separated by short pauses) of 18 trials each, where subjects had to compare two successive object views: a reference view (View 1) followed by a test view (View 2) that represented either the Same or a Different (mirror) object (*Handedness* factor) under three *Angular disparities* compared with the reference stimulus (0° , 60° ,

120°, clockwise and counterclockwise rotation being averaged). All levels were balanced across factors. Each of the nine objects resulting from the A, B, C upper part x 1, 2, 3 lower part combination was associated with an *Angular disparity* level (0°, 60°, 120°), these combinations were constant for four sessions of each object. However, the association between structures and *Angular disparity* was counterbalanced across subjects. In summary, a session comprised 72 randomized trials resulting from the nine object structures (each of which associated with a specific *Angular disparity*, see above) x 2 *Handedness* (same, different) x 2 *Rotation* (clockwise, counterclockwise) x 2 *Repetitions*. Each session was separated by a short pause in four blocks comprising 18 trials each. Before each session, subjects underwent 12 trials, with configuration D1, D2 and D3 only used for practice (see Figure 16).

Trials were sequenced as follows (see Figure 17): a blank screen was displayed for 1s, preceding an avatar that indicated, for 2s, the viewpoint that would be adopted at View 2. The avatar looked at a sphere that materialized the future object position, and faced either in the same direction as participants (0° condition), or was positioned either clockwise or counterclockwise around the sphere (60° and 120° condition). Another blank screen followed for a random duration comprised between 1 and 1.6s in 100ms steps (time-jitter), to ensure that participants could not anticipate the onset of View 1, which immediately followed. View 1 showed the reference stimulus under its initial orientation for 4s, and participants were instructed to imagine themselves adopting the avatar's position previously indicated, while updating the visual appearance of the object. A third blank screen followed for 1s. Finally, View 2 displayed the test stimulus (as seen from the avatar's viewpoint) for 3s. Participants had to indicate as fast and as accurately as possible if the Reference and Test stimuli were identical or different (by pressing a button with their index or their middle finger, respectively), by comparing their predicted object's appearance with the actual stimulus. A fixation point was set at the center of the screen during the whole trial, except when the avatar was shown, and participants were asked to focus on it and to avoid blinks as long as it was displayed. However, they were instructed to blink eyes once they gave their response at View 2, and before next trial started.

All stimuli were presented via a mirror system on a gray background (luminance, 26.9 cd/m²) on which stimuli were back projected (projector resolution: 1024 x 768 pixels; refresh rate: 60Hz), located outside the shielded MEG room and connected to a personal computer. ERTS-VIPL (Beringer, 1994) was used to monitor stimuli and record performance (response times – hereafter RTs and error rate) from a PC laptop, and connected to the projector of a MEG system. Participants sat approximately 90 cm from the center of the screen so that each object subtended a 5° visual angle.

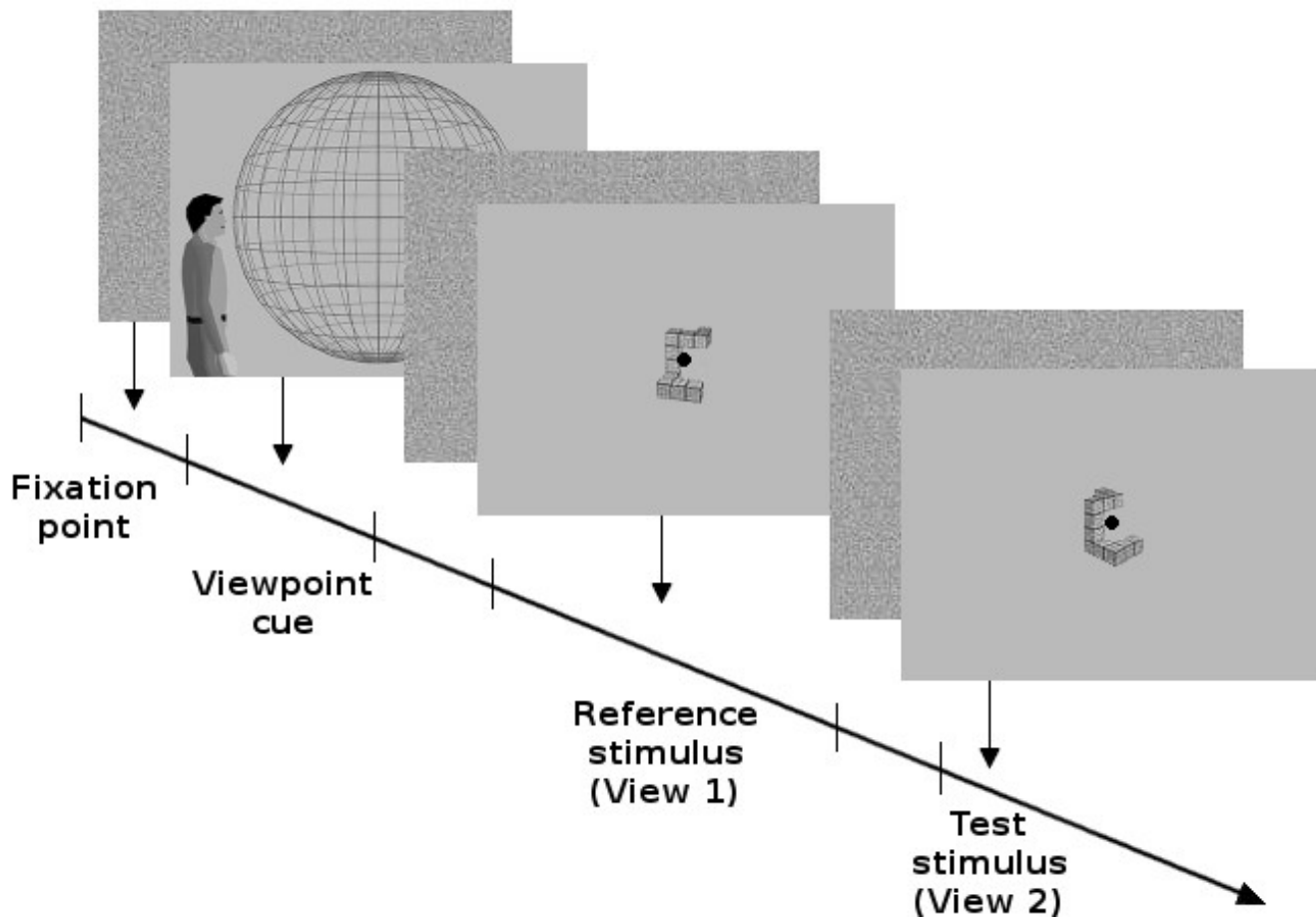


Figure 17. An example of stimuli sequence, here a “Same” trial from the “Possible Cube” session, with a 60° Angular disparity between stimuli.

2.4. Data acquisition and pre-processing

MEG signal was recorded continuously, and digitized at a 1250 Hz frequency, using a whole-head MEG system with 151 axial gradiometers (CTF Systems, Port Coquitlam, British Columbia, Canada). The spatial distribution of the CTF sensors all over the scalp is illustrated in Figure 20. The MEG system (synthetic 3rd order gradiometers, 2 cm coil diameter, 5 cm baseline) was located in a shielded room at the MEG-EEG platform of the CENIR, Pitié-Salpêtrière hospital in Paris. MEG and electro-oculographic data were recorded over the entire course of stimulus presentation and low-pass filtered on-line with a [0.3; 600] Hz band pass filter. The 700 ms preceding the viewpoint cue (avatar) were used as a baseline for the subsequent MEG data, without compensation for sensor DC offset. Head localization was tracked before each run of each session with respect to the MEG sensors using marker coils that were placed on three anatomical landmarks (nasion, left and right ear).

Trials contaminated with eye blinks or movements were rejected from analysis and, in some participants, a few defective channels had to be replaced by the averaged values of their neighbors. A 20 Hz low-pass filter was applied to each subject grand averaged per condition of interest. Time windows for further data analysis ranged from -0.5 to 4s post stimulus onset for View 1, and were

restricted to -0.5s to 0.5s post stimulus onset for View 2, because fastest answers occurred just after 0.5s.

2.5. Data Analysis

RMS. Root Mean Squared (RMS) field strength was computed from Event-Related Magnetic Fields (ERMF) and averaged for each subject, lobe sensors and experimental condition to identify object recognition M100 and M170 components, and to disentangle the effect of *Angular disparity* between lobes at a global level (MEG lobe channels clustered between 10 and 21 sensors). To evidence sensors responsive to *Object type* for different *Stimulus configuration* and *Angular disparities* more locally, we computed, for each sensor, average RMS for consecutive 500ms long time windows for View 1 only (from 0 to 4s post stimulus onset). We repeated this process for the single [50; 200ms] time interval to focus on the early recognition stages.

Source estimation. Because we did not conduct individual anatomic MRIs, electric brain sources were computed over the grand average neuromagnetic activity of all twelve subjects. Source estimation and Regions of Interest (ROIs) time series were performed with Brainstorm (Tadel et al. 2011), a documented software and freely available for download online under the GNU general public license (<http://neuroimage.usc.edu/brainstorm>). Elementary current dipoles were placed normally on each node of a 15000-vertices cortex. Neural electrical activity was deduced from MEG signal using the linear minimum-norm estimator (MNE), that supposes that the magnetic field originates from a minimum of non-zero dipoles (Fujimaki et al., 2009), with subject-specific spherical head model (cf. Senot et al., 2008). Dipoles were projected on a MNI Colin27 brain template (Holmes et al., 1998). ROIs time series were obtained by computing the mean norm of elementary dipoles i at for each t time:

$$MN(t) = \frac{\sqrt{\sum_{i=1}^{n_i} i^2}}{n_i}$$

3. Results

Analyses of variance (ANOVAs) were conducted for correct responses, according to previous mental rotation studies (e.g. Amorim et al., 2006). ANOVAs and Tukey post-hoc tests were computed using the SPSS® and the Statistica® software packages, respectively. F and p values were systematically corrected for sphericity using Greenhouse-Geisser epsilon (ϵ), and significance level was set to $p < .05$.

3.1. Behavioral performance

We conducted repeated measures ANOVAs on reaction times (RTs) and error rate, for identical stimuli pairs only (cf. Amorim et al., 2006). Four factors were considered for analysis: 2 *Object type* (Body, Cube), 2 *Stimulus configuration* (Possible, Impossible), 3 *Angular disparity* (0°, 60°, 120°), 2 *Handedness* (Same, Different). There was an effect of *Angular disparity* on RTs ($F(2, 22) = 83.78$; $M_{0^\circ} = 779 \pm 113\text{ms}$; $M_{60^\circ} = 1152 \pm 163\text{ms}$; $M_{120^\circ} = 1318 \pm 113\text{ms}$) and error rate ($F(2, 22) = 7.79$; $M_{0^\circ} = .01 \pm .01$; $M_{60^\circ} = .04 \pm .03$; $M_{120^\circ} = .06 \pm .03$). Both RTs and error rate increased linearly with

angular disparity ($F(1, 11) = 181.79$ and $F(1, 11) = 55.28$, respectively). A main effect of *Handedness* was observed on error rate, subjects performing poorer in the Different condition ($F(1, 11) = 18.31$; $M_{\text{Same}} = .03 \pm .03$; $M_{\text{Different}} = .10 \pm .05$), however RTs were not affected by *Handedness* ($F(1, 11) = 2.57$, *ns*). RTs were very short (less than 1.4s) compared with Amorim et al. (2006) simultaneous display of stimuli, indicating that the spatial transformation actually occurred before the Test view.

Angular disparity x Trial ($F(2, 22) = 9.90$) and *Stimulus configuration x Angular disparity* ($F(2, 22) = 6.02$) interactions were observed on error rate. Post-hoc tests revealed a *Handedness* effect for non-zero angular disparities, and a *Stimulus configuration* effect for 120° only (see Figure 18).

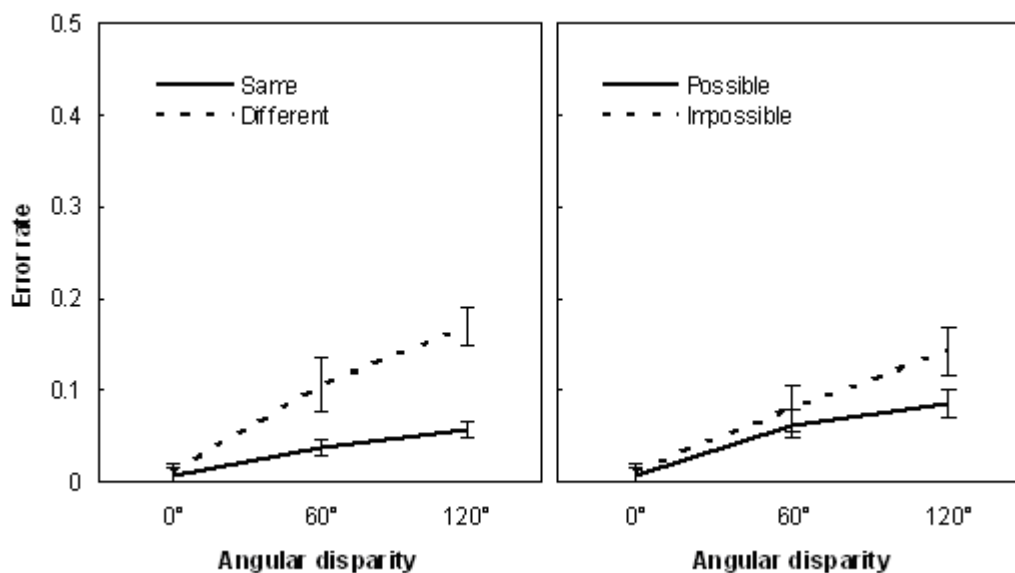


Figure 18. Left: mean error rate to each *Handedness* condition (*Same*, *Different*) as a function of *Angular disparity* (\pm one error type). Right: mean error rate to each *Stimulus configuration* (*Possible*, *Impossible*) as a function of *Angular disparity* (\pm one error type).

3.2. RMS neuromagnetic activity

A first ANOVA on brain field strength (RMS fT) was run on the first 500ms post View 1 onset. Three experimental factors were considered for analysis: 5 *Lobe* (Central, Frontal, Occipital, Parietal, Temporal), 2 *Spatial transformation* (0° = No spatial transformation vs. $60\text{-}120^\circ$ = Spatial transformation), 20 *Time* (time windows centered on 0ms to 475ms, in 25ms steps, and 25ms width). RMS varied with *Lobe* ($F(4, 44) = 5.47$, $\epsilon = .473$), *Spatial transformation* ($F(1, 11) = 5.73$) and *Time* ($F(19, 201) = 13.62$, $\epsilon = .225$). Post-hoc tests on the *Lobe x Time* interaction ($F(76, 836) = 2.91$, $\epsilon = .069$) illustrated in Figure 19, indicated that RMS varied significantly relative to the first interval (reference interval $[-12.5 ; +12.5\text{ms}]$ centered on zero) from 87.5ms post stimulus in the occipital and

parietal lobes, and from 137.5ms in the temporal lobe.

A second ANOVA was conducted on the 4s post View 1 onset. The same three factors were considered for analysis; however, *Time* comprised 21 windows (centered on 100ms to 3900s, in 200ms steps, 200ms long, plus a reference [-12.5; 12.5ms] interval). Main effects of *Lobe* ($F(4, 44) = 6.55$, $\epsilon = .392$), *Spatial transformation* ($F(1, 11) = 12.91$) and *Time* ($F(20, 220) = 17.60$, $\epsilon = .168$) were observed. A marginal *Lobe* x *Time* interaction ($F(80, 880) = 2.79$, $p < .07$) was revealed, as well as a *Spatial transformation* x *Time* ($F(20, 220) = 10.68$, $\epsilon = .139$) interaction. Finally, post-hoc on the *Lobe* x *Spatial transformation* x *Time* ($F(80, 880) = 2.86$, $p < .06$, $\epsilon = .037$) interaction illustrated in Figure 19 indicated that for the No spatial transformation condition, RMS signal increased significantly as compared to the reference interval in the occipital, parietal and temporal lobe from 300ms to the end of View 1 presentation, and returned to the reference level in the central and frontal lobe from 1.9 and 0.7s post onset View 1, respectively. In contrast, in the Spatial transformation condition, all regions maintained an activity significantly greater than the reference level, from 300ms till the end of View 1.

A last ANOVA was conducted on RMS on the first 500ms post View 2 onset, that is before subjects were susceptible to answer. A 2 *Handedness* (Same, Different) factor was used in addition to the same three factors as for the analysis of the 500ms post View 1 onset. Main effects of *Spatial transformation* ($F(1, 11) = 11.51$) and *Time* ($F(19, 201) = 18.31$, $\epsilon = .189$) were observed, but not *Handedness* ($F(1, 11) = 0.16$, *ns*). There were a *Lobe* x *Time* ($F(76, 836) = 3.53$, $\epsilon = .080$) and a marginal *Lobe* x *Spatial transformation* x *Time* ($F(76, 836) = 2.10$, $\epsilon = .075$) interactions (see Figure 19). Post-hoc tests indicated greater neuromagnetic activity in the Spatial transformation condition in the temporal lobe from 0 to 500ms, whereas this difference was delayed in the occipital and in the parietal lobe, to 267.5 and 167.5 ms, respectively. Significant variation of central and frontal lobes field strength with *Spatial transformation* across *Time* were seldom.

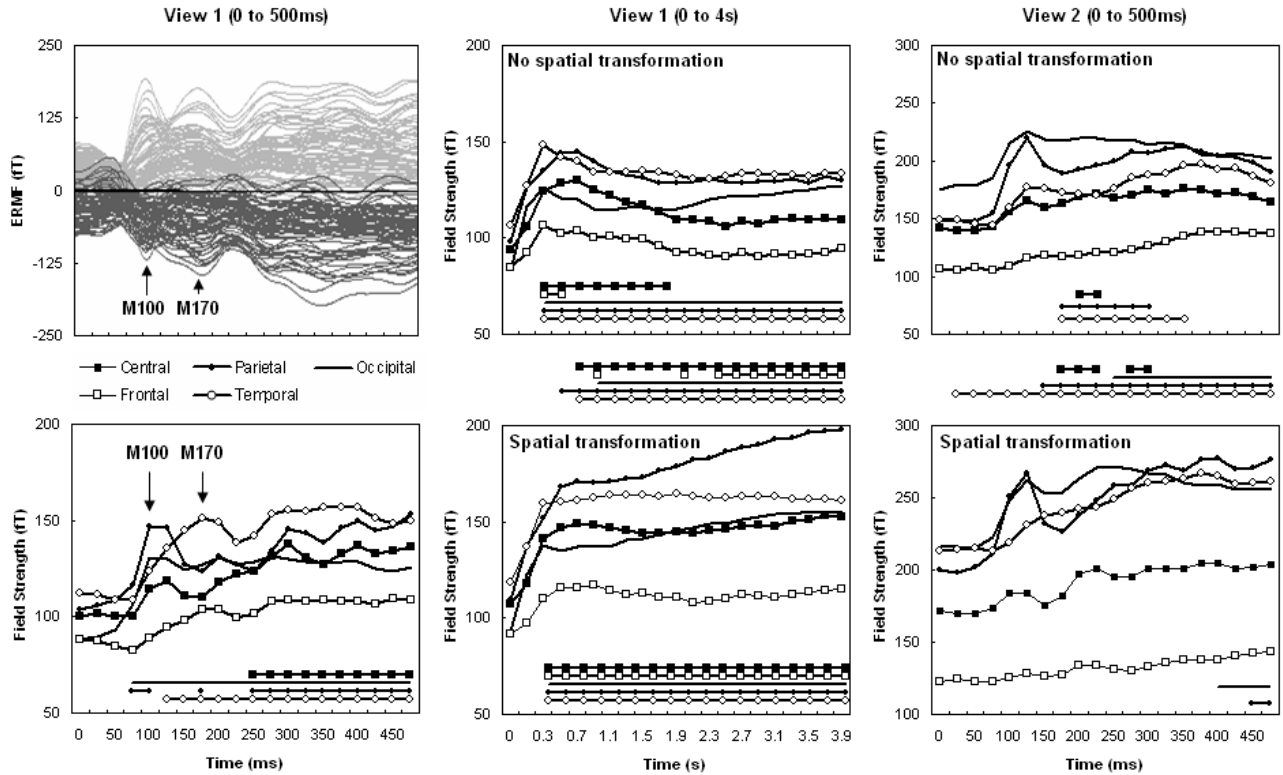


Figure 19. Mean field strength (RMS) at View 1 (left and middle) and View 2 (right). The top and bottom left charts depict the M100 and M170 as revealed by ERMF to each sensor (light gray: left hemisphere; dark gray: right hemisphere) and each lobe RMS signal, respectively. Horizontal lines in the RMS charts highlight, for each lobe, time intervals that varied significantly from the first reference interval $[-12.5 ; +12.5\text{ms}]$. Horizontal lines between “No spatial transformation” and “Spatial transformation” charts indicate, for each lobe, time intervals that varied significantly between both conditions. ERMF are in femtoTesla (fT).

3.3. T-tests on sensors and source reconstruction

We computed multiple paired t-tests on RMS signal at each MEG sensor for individual sensors for 20 consecutive time windows (from 0 to 4s in 200ms steps) and 6 mean comparisons (for each *Spatial transformation* condition: Body vs. Cube; Possible vs. Impossible Body ; and Possible vs. Impossible Cube). To account for the high number of t-tests (151 sensors per time window), significant threshold was set to $p = .01$. Main results are reported in Figure 20 and will be described below. Because sensors provide poor spatial information on source activities, ROI time series on source estimations were computed using an average brain (see Figure 21). ROIs were defined *a posteriori* so that (1) they were close to sensors found to be sensitive to a specific condition difference, and (2) the literature supported this specificity. Hence, six areas were tagged as ROIs. Talairach coordinates (Talairach & Tournoux, 1988) are reported in Table 1. Source reconstructions around the M100 and M170 components, and during [1s; 4s] time window are displayed on Figure 21.

Brain region	Brodmann area	Mean Talairach coordinates in mm		
		x	y	z
<i>Left</i>				
Anterior temporal lobe (L ATL)	38	-26	17	-31
Superior central sulcus (L SCS)	6	-7	-22	61
Supplementary Motor Area (L SMA)	7	-27	-64	61
<i>Right</i>				
Lateral occipital complex (R LOC)	18	39	-84	1
Parietal occipital sulcus (R POS)	3	14	-66	24
Supplementary Motor Area (R SMA)	6	5	-25	62

Table 1. Brodmann areas were identified using Talairach Client (<http://www.talairach.org>) with a cube range of ± 5 mm.

To control for the accuracy of our source estimations, we computed for all subjects and conditions, electrical activation on a 1-s long time window centered on the motor response (button press). Source reconstruction showed a specific activation in a small lateralized area of the left superior central sulcus (Brodmann area 4), involved in the muscular contraction of the contralateral hand (Beisteiner et al., 2004), thereby giving credit to the next MNE reconstructions in our study. In addition, ERMF time series from the central, frontal and parietal sensors revealed a first peak of activation 150ms before finger contraction (motor field), followed by a second peak 50ms after contraction (motor evoked field), in agreement with literature.

Spatial transformation. Six sensors showed activity varying with *Spatial transformation* during the whole [1s; 4s] interval post View 1 onset: MLP22, MLP31, MLP32 and MLO12 (parieto-occipital regions); MLC11 and MLF51 (fronto-central areas). Corresponding ROIs for source reconstruction were located in the left superior parietal lobe (L SPL) [see Table 1 and Figure 22]; and the bilateral supplementary motor area, bilaterally (L SMA and R SMA) [see Figure 22]. Time series indicated that in these three ROIs, activity was clearly stronger in the Spatial transformation condition and sustained during the whole duration of View 1, whereas the No spatial transformation condition was characterized by a decreasing slope in activity from 0.5 to 4s, after an initial increase.

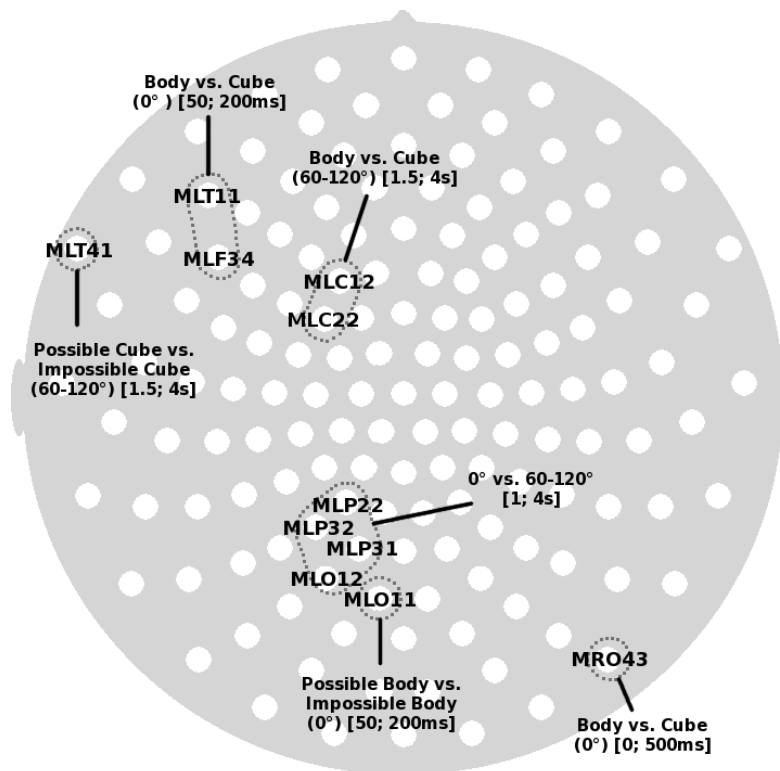


Figure 20. 2-D projection of the approximate relative locations of the 151 MEG sensors. Sensors of interest are highlighted (i.e., where brain activity varied between conditions and time windows, $p < .01$).

Object type. From 0 to 1s post View 1 onset, MRO43 sensor responded differently with *Object type* between the Reference and Test stimuli in the No spatial transformation condition. The corresponding ROI was defined in the right lateral occipital complex (R LOC), and time series indicated that activity was greater in the Cube than in the Body condition for this time period, especially around a 150-160ms peak post View 1 onset. After 1.5s, no sensor showed sensitivity to *Object type* in the No spatial transformation condition. In the Spatial transformation condition, t-tests indicated a sustained selectivity to *Object type* in the central sensors around the head midline from 1.5 to 4s, with MLC12 responding differently to both objects from 1.5 to 3.5s, as well as MLC22 (1.5 to 3s and 3.5 to 4s). Since these activations were located near the inter-hemisphere gap, we defined a new ROI embracing the whole supplementary motor area (SMA), bilaterally. ROIs time series indicated that this central activity was associated with an *Object type* sensitivity in the SMA bilaterally, with a slight predominance in the right hemisphere (Figure 22). We ran a t-test on the single [50; 200ms] time window that includes both the M100 and M170 ERMF (see Figure 20) and evidenced that MLF34 and MLT11 responded stronger to Cubes than Bodies in the No spatial transformation condition. A third ROI was defined in the left anterior temporal lobe (L ATL) close to the MLT11 sensor, and ROI time series revealed that activity was greater for cubes than bodies, especially near 150ms post View 1 onset (see Figure 23).

Body configuration. MLO11 responded differently to Possible and Impossible Body conditions from 0 to 2s, as corroborated by greater source activity for Possible Body as compared to Impossible

Body in the right parieto-occipital sulcus (R POS) [see Figure 23]. However, no sensor was sensitive to Body configuration after 2s in the No spatial transformation condition, as well as in the Spatial transformation condition for every time window. A t-test analysis on the [50; 200ms] window (M100 and M170) indicated that MLO11 was sensitive to Body configuration in the No spatial transformation condition (see Figure 20).

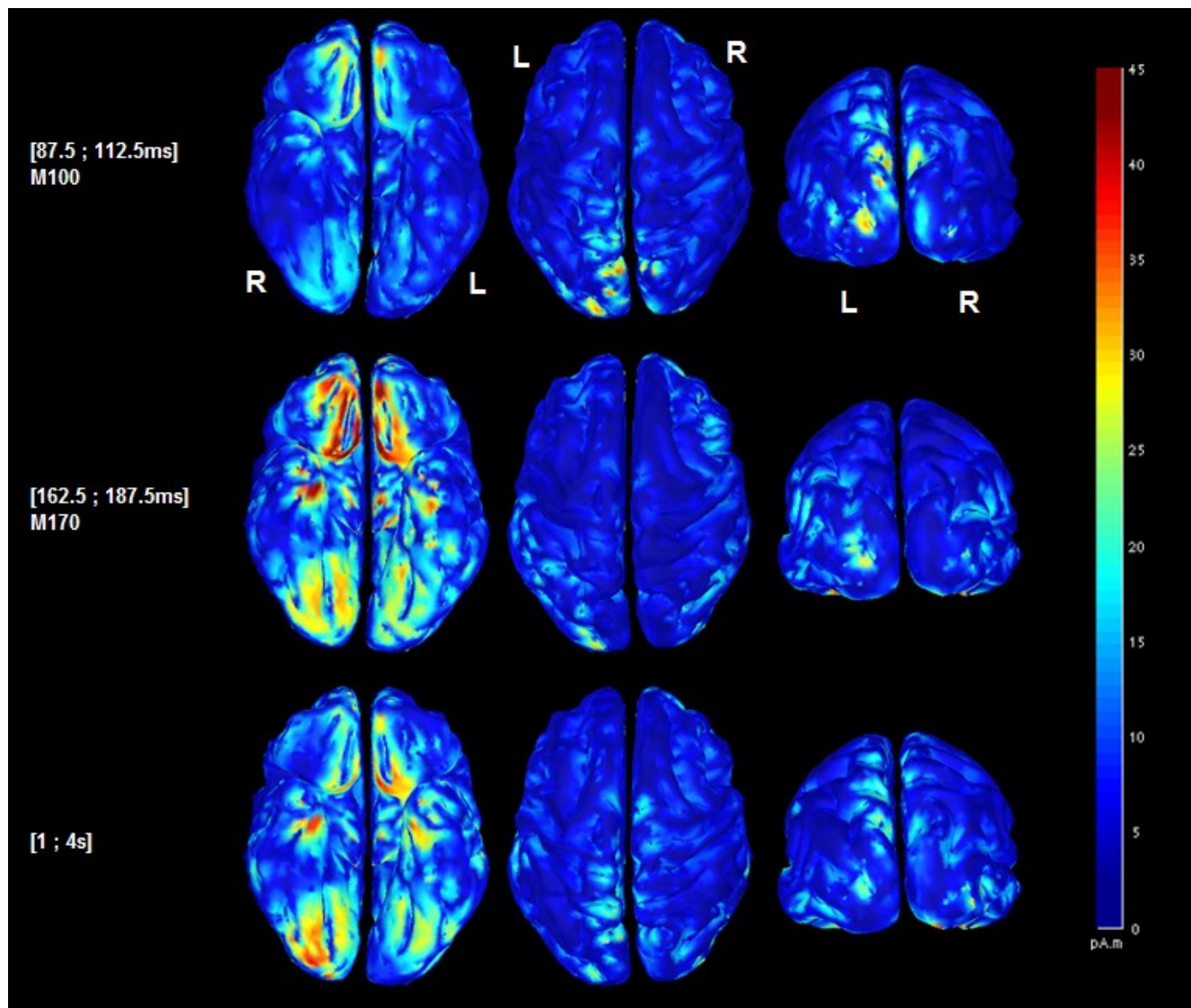


Figure 21. Bottom (left), top (middle) and back (right) views of electric sources reconstruction (View 1) for time intervals centred on the M100 (top) and M170 (middle) peaks. The bottom cartographies encompass later stages of spatial transformation. Strong activations in the orbito frontal cortex (Brodmann area 11 and 12) revealed in the [162.5; 187.5ms] interval did not induce statistical differences between conditions, and probably reflects the unfolding of working memory and decision making processes (Bechara et al., 2000). Scale unit is pico ampere meters (pA.m).

Cube configuration. No variation in field strength was observed in the No spatial transformation condition, for all sensors. In contrast, activity varied with Cube configuration for MLT41, from 1.5 to

2.5s, and from 3 to 4s. This result is consistent with a greater response to Impossible Cube over Possible Cube evidenced by electrical activity in the above-mentioned L ATL (see Figure 23).

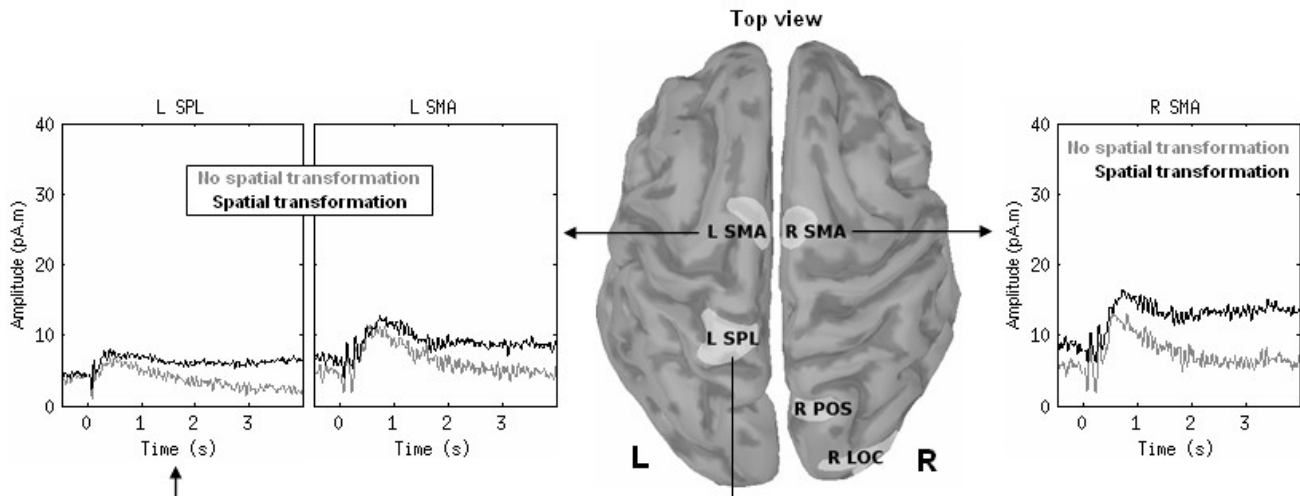


Figure 22. Effect of Spatial transformation on L SPL and bilateral SMA.

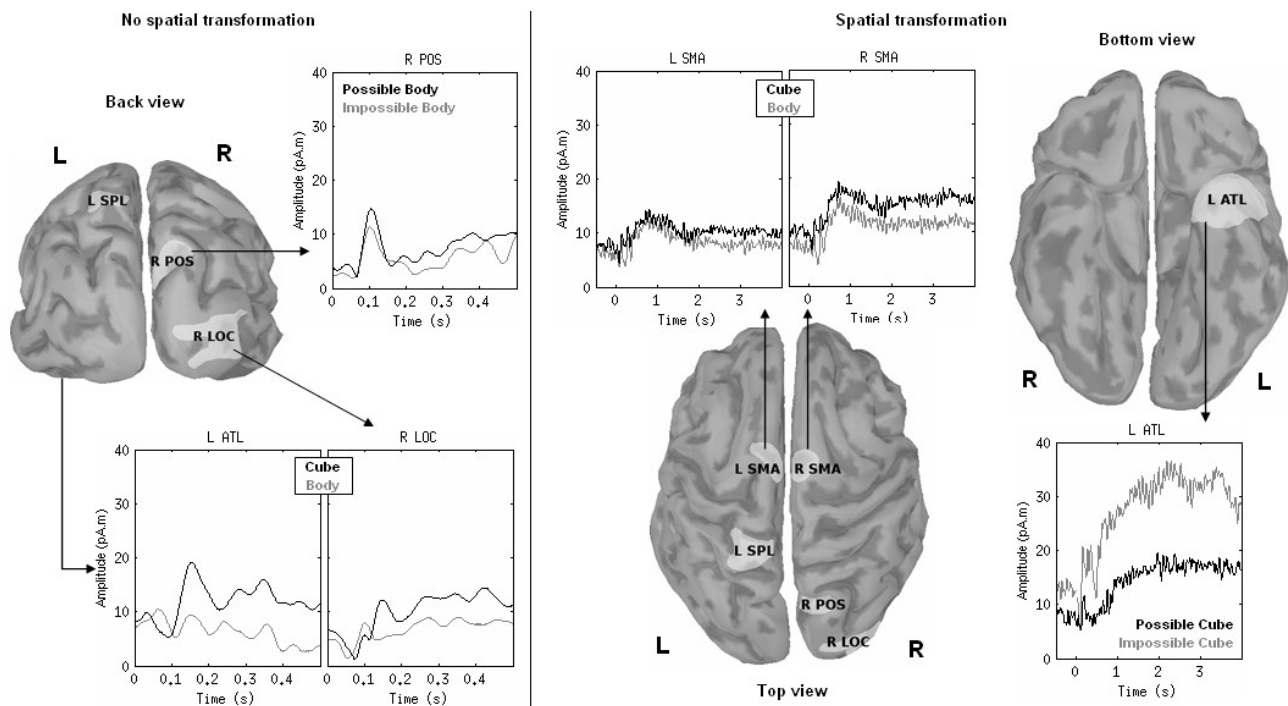


Figure 23. ROIs time series for both the No transformation (left panel) and the Spatial transformation conditions (right panel).

4. Discussion

The present study investigated the spatio-temporal organization of the neurocognitive processes involved in structure encoding and transformation of familiar vs. non familiar objects for 3-D shape matching. Subjects were asked to imagine a reference object under a specified viewpoint in order to decide whether a comparison object, presented under this novel viewpoint, was the same as the reference object, or its mirror counterpart. Analysis of RMS field strength and ERMF together with electric source reconstructions indicated that neural mechanisms underlying this task are organized in two successive stages: an early phase of object's structure identification taking place from 50 to 200ms post stimulus onset, followed by a sustained activity involving the embodiment of its 3-D structure to facilitate mental spatial transformation, extending up to 4s.

4.1. Early identification of the 3-D structure

The M100 component of rapid object categorization (Meeren et al., 2008), and the M170 concomitant to stimulus structure encoding (de Gelder et al., 2010) were identified in the parietal and occipital lobes, respectively. The M100 was stronger for possible than impossible bodies in R POS, when no spatial transformation was required, indicating that the posture feasibility is encoded at an early stage of the visual stimulus processing. POS is specialized for visually guided actions (Cavina-Pratesi et al., 2010; Culham et al., 2008), and may thus be part of the body schema neural network (Schwoebel and Coslett, 2005). However, when a spatial transformation was necessary, POS was not sensitive to the posture feasibility any more. Instead, we suggest that subjects focused upon object's handedness (relevant for the comparison), rather than the posture itself (irrelevant).

M170 is associated with the structural encoding of visual object stimuli (de Gelder et al., 2010), and its neural generator is classically located in the fusiform gyrus for faces (Deffke et al., 2007, Xu et al., 2007). To a lesser extent, it also responds to the visual presentation of shoes, cars (Xu et al., 2007, Schweinberger et al., 2007), bodies and scenes (Thierry et al., 2006). We observed that, when no transformation was required, activity was greater for S-M cubes than bodies in R LOC and L ATL, especially at 150ms post stimulus onset. LOC is implicated in the coarse spatial coding of shape features (Chouinard et al., 2008; Drucker & Aguirre, 2009; Grill-Spector et al., 2001; Kim et al., 2009) and is not sensitive to variations in size and position. Op de Beck et al. (2008) revealed a shape-based organization in LOC suggestive that LOC gathers basic information on object structure to construct a raw 3-D representation. Therefore, within Biederman's structural model (1987), we may hypothesize that LOC spatially assembles primitive 3-D components – as cubes – identified in the inferotemporal lobe (Booth et Rolls, 1998).

Similarly, when no spatial transformation was required, activity elicited by S-M cubes was greater than bodies in L ATL in the [50; 200ms] interval including the M170 component. The anterior temporal lobe is involved in processing the stimulus 3-D properties in depth, by making fine-grained discriminations among objects of a same category (Bright et al., 2005). Given the role of the medial and the ventral temporal lobe in accessing long-term memory representations (Martin et al., 1996; Squire et al. 2004), we suggest that in our task, L ATL supported structure identification of the object by mapping long-term memory mental representations onto the stimulus. In addition, L ATL was more active during the spatial transformation of impossible cubes as compared to possible cubes, probably due to the spatial structure of the latter being more symmetric relative to their intrinsic left-right axis.

4.2. *Deeper processing of object structure via embodiment*

Linear increase of RTs with angular disparity between objects in our behavioural data suggests that mental rotation was required to compare the expected view to the Test view. However, because RTs were lower than 1400ms i.e., in the range of the smaller RTs for simultaneous comparison of similar objects (Amorim et al., 2006), it is likely that subjects complied with instructions while performing the spatial transformation during View 1. The small viewpoint dependence in RTs at View 2 probably reflects slight adjustments remaining in the spatial transformation process to perfectly align the roughly mentally rotated object with the test object. The increase of error rate with angular disparity in viewpoint suggests that subjects relied on mental representations that did not fully resist spatial transformation (Smith & Dror, 2001).

Neuroelectric sources reconstruction revealed that spatial transformation of both objects mainly involved the dorsal stream regions, in particular the L SPL, along the lines of previous neuroimaging studies on mental rotation (Bonda et al., 1995; Bright et al., 2005; Gauthier et al., 2002). Meta-analysis by Zacks (2008) showed that the parietal cortex is consistently implicated in mental rotation of analogue object representations. Existence of body maps embedded in L SPL (Wolpert et al., 1998) is suggestive that L SPL houses, at least in part, the body schema, a dynamical representation of the body that codes intrinsic positions of body parts of the self and others (Corradi-Dell'Acqua et al., 2009; Corradi-Dell'Acqua & Rumiat, 2007). Given the role of L SPL in encoding objects positions relative to the body (Caminiti et al., 1996), notably along the horizontal axis (Vallar et al., 1999), we suppose that L SPL encoded handedness of object's features relative to its intrinsic frame of reference. Indeed, in a mental rotation task involving mirror objects, it is crucial to tell the left from the right of an object, otherwise an object cannot be distinguished from its mirror counterpart. Therefore, within an embodiment perspective, we hypothesize that a handedness decision requires the alignment of the body schema with the visually perceived object, prior to its mental rotation, both processes being implemented in L SPL. However, the role of the body schema in estimating the intrinsic left and right of an object must be confirmed.

Interestingly, spatial transformations yielded an increase in SMA activity bilaterally, for S-M cubes only. We propose that SMA provided a motoric contribution to maintain S-M cubes structure during spatial transformation, “freezing” the object structure in order to resist transformation. Within the emulation theoretical framework (Grush, 2004), we suggest that SMA might have sent motor commands to L SPL which, in turn, strengthened the stimulus spatial configuration. Indeed, whereas the spatial embodiment of bodies was quite easy since the body schema and the body stimuli were isomorphic, maintaining S-M cubes structure was harder and required motoric rehearsal. SMA's functions described by Rizzolatti et al. (1998) support this hypothesis. First, SMA somatotopic organization plays an important role in the control of human posture, in particular postural adjustments that precede voluntary movements (Massion, 1992). Second, it connects to the parietal cortex (Wise et al., 1997). Premotor areas play a role in many cognitive tasks involving space perception (Rizzolatti, 2002), and SMA contribution to mental rotation is usually noticed when the task affords it, for either body parts (Gerardin et al. 2000) and S-M cubes (Wraga et al., 2005, 2009).

To conclude, the present study had two major contributions. First, we revealed that the body schema, in particular L SPL, is crucial for telling the intrinsic left from right of an object. Second, we found that SMA can help maintaining an object cohesiveness during a mental transformation. These data are in line with an embodied cognition perspective according which cognition is grounded in the

body.

5. References

- Amorim M-A, Isableu B, Jarraya M (2006) Embodied spatial transformations: “body analogy” for the mental rotation of objects. *J Exp Psychol Gen*, 135:327-347.
- Bechara A, Damasio H, Damasio A R (2000) Emotion, decision making and the orbitofrontal cortex. *Cereb Cortex*, 10:295-307.
- Beisteiner R, Gartus A, Erdler M, Mayer D, Lanzenberger R, Deecke L (2004) Magnetoencephalography indicates finger motor somatotopy. *Eur J Neurosci*, 19:465-472.
- Beringer J (1994) ERTS-IPL: Tachistosopic color image displays and accurate response registration on IBM PCs. *Psychological Software News*, 5:37-38.
- Biederman I (1987) Recognition-by-components: a theory of human image understanding. *Psychol Rev*, 94:115-147.
- Bonda E, Petrides M, Frey S, Evans A (1995) Neural correlates of mental transformations of the body-in-space. *Proc Natl Acad Sci USA*, 92:11180-11184.
- Booth, M. C. A., & Rolls, E. T. (1998). View-invariant representations of familiar objects by neurons in the inferior temporal visual cortex. *Cerebral Cortex*, 8, 510-523.
- Bright P, Moss HE, Stamatakis EA, Tyler LK (2005) The anatomy of object processing: the role of anteromedial temporal cortex. *Q J Exp Psychol B*, 58:361-377.
- Caminiti, R., Ferraina, S., & Johnson, P. B. (1996). The sources of visual information to the primate frontal lobe: a novel role for the superior parietal lobule. *Cerebral Cortex*, 6, 319-328.
- Cavina-Pratesi C, Monaco S, Fattori P, Galletti C, McAdam TD, Quinlan DJ, Goodale MA, Culham JC (2010) Functional magnetic resonance imaging reveals the neural substrates of arm transport and grip formation in reach-to-grasp actions in humans. *J Neurosci*, 30:10306-10323.
- Chouinard PA, Brendan FM, Köhler S, Goodale MA (2008) Repetition suppression in occipito-temporal visual areas is modulated by physical rather than semantic features of objects. *NeuroImage*, 41:130-144.
- Cohen D, Kubovy D (1993) Mental rotation, mental representations and flat slopes. *Cognitive Psychology*, 25:351-382.
- Corradi-Dell'Acqua C, Rumiati RI (2007) What the brain knows about the body: evidence for dissociable representations. In: *Brain Development In Learning Environments* (Santojanni F, Sabatano C, ed), pp50-64. Newcastle, UK : Cambridge Scholars Publishing.
- Culham JC, Gallivan J, Cavina-Pratesi C, Quinlan DJ. (2008) fMRI investigations of reaching and ego space in human superior parieto-occipital cortex. In: *34th Carnegie Symposium on Cognition: Embodiment, Ego-space and Action* (Klatzky R, McWhinney B, Behrmann M, ed), pp247-274. New York: Psychology Press.
- Deffke I, Sander T, Heidenreich J, Sommer W, Curio G, Trahms L, Lueschow A (2007) MEG/EEG sources of the 170-ms response to faces are co-localized in the fusiform gyrus. *NeuroImage*, 35:1495-1501.
- de Gelder B, VandenStock J, Meeren HKM, Sinke CBA, Kret ME, Tamietto M (2010) Standing up for the body. Recent progress in uncovering the networks involved in the perception of bodies and bodily expressions. *Neurosci Biobehav Rev*, 34:513-527.
- Drucker DM, Aguirre GK (2009) Different spatial scales of shape similarity representation in lateral

- and ventral LOC. *Cereb Cortex*, 19:2269-2280.
- Fujimaki N, Hayakawa T, Ihara A, Wei Q, Shinji M, Terazono Y, Matani A, Tsutomu M (2009) Early neural activation for lexico-semantic access in the left anterior temporal area analyzed by an fMRI-assisted MEG multidipole method. *NeuroImage*, 44:1093-1102.
- Gauthier I, Hayward WG, Tarr MJ, Anderson AW, Skudlarski P, Gore JC (2002) BOLD Activity during mental rotation and viewpoint-dependent object recognition. *Neuron*, 34:161-171.
- Gerardin E, Sirigu A, Lehericy S, Poline J-B, Gaymard B, Marsault C, Agid Y, LeBihan D (2000) Partially overlapping neural networks for real and imagined hand movements. *Cereb Cortex*, 10:1093-1104.
- Grill-Spector K, Malach R (2001) fMRI-adaptation: a tool for studying the functional properties of human cortical neurons. *Acta Psychologica*, 107:293-321.
- Grush, R. (2004). The emulation theory of representation: motor control, imagery and perception. *Behavioral and Brain Sciences*, 27, 377-442.
- Holmes CJ, Hoge R, Collins L, Woods R, Toga AW, Evans AC (1998) Enhancement of MR images using registration for signal averaging. *J Comput Assist Tomogr*, 22:324-333.
- Just MA, Carpenter PA (1985) Cognitive coordinate systems: accounts of mental rotation and low spatial individual differences in spatial ability. *Psychol Rev*, 92:137-172.
- Kim JG, Biederman I, Lescroart MD, Hayworth KJ (2009) Adaptation to objects in the lateral occipital complex (LOC): Shape or semantics? *Vision Res*, 49:2297-2305.
- Martin A, Wiggs CL, Ungerleider LG, Haxby JV (1996) Neural correlates of category-specific knowledge. *Nature*, 379:649-652.
- Massion J (1992) Movement, posture and equilibrium: interaction and coordination. *Prog Neurobiol*, 38:35-56.
- Meeren HKH, Hadjikhani N, Ahlfors SP, Hämäläinen MS, de Gelder B (2008) Early Category-Specific Cortical Activation Revealed by Visual Stimulus Inversion. *PLoS ONE*, 3:e3503.
- Metzler J, Shepard RN. (1974) Transformational studies of the internal representation of three-dimensional objects. In: *Theories of cognitive psychology: The Loyola symposium* (Solso RL, ed), pp147-202. Potomac, MD: Lawrence Erlbaum.
- Op de Beeck HP, Torfs K, Wagemans J (2008) Perceived shape similarity among unfamiliar objects and the organization of the human object vision pathway. *J Neurosci*, 28:10111-10123.
- Parsons LM (1987) Imagined spatial transformation of one's body. *J Exp Psychol Gen*, 116:172-191.
- Parsons LM (1994) Temporal and kinematic properties of motor behavior reflected in mentally simulated action. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 20:709-730.
- Rizzolatti G, Fogassi L, Gallese V (2002) Motor and cognitive functions of the ventral premotor cortex. *Curr Opin Neurobiol*, 12:149-154.
- Rizzolatti G, Luppino G, Matelli M (1998) The organization of the cortical motor system: new concepts. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol Suppl*, 106:283-296.
- Schweinberger SR, Kaufman JM, Moratti S, Keil A, Burton AM (2007) Brain responses to repetitions of human and animal faces, inverted faces, and objects – A MEG study. *Brain Res*, 1184:226-233.
- Senot P, Baillet S, Renault B, Berthoz A (2008) Cortical dynamics of anticipatory mechanisms in interception: a neuromagnetic study. *J Cogn Neurosci*, 20:1827-1838.
- Schwoebel J, Coslett HB (2005) Evidence for multiple, distinct representations of the human body. *J Cogn Neurosci*, 17:543-553.
- Shepard RN, Metzler J (1971) Mental rotation of three-dimensional objects. *Science*, 171:701-703.

- Smith W, Dror IE (2001) The role of meaning and familiarity in mental transformations. *Psychon Bull Rev*, 8:732-741.
- Squire LR, Stark CEL, Clark RE (2004) The medial temporal lobe. *Annu Rev Neurosci*, 27:279-306
- Tadel F, Baillet S, Mosher JC, Pantazis D, Leahy RM (2011) Brainstorm: a user-friendly application for MEG/EEG analysis. *Computational Intelligence and Neuroscience*, Doi:10.1155/2011/879716
- Talairach J, Tournoux P (1988) Co-planar stereotaxic Atlas of the human brain. Thieme Medical Publishers Inc., New York.
- Thierry G, Pegna AJ, Dodds C, Roberts M, Basan B, Downing P (2006) An event-related potential component sensitive to images of the human body. *NeuroImage*, 32:871-879.
- Urgesi C, Calvo-Merino B, Haggard P, Aglioti S (2007) Transcranial magnetic stimulation reveals two cortical pathways for visual body processing. *J of Neurosci*, 27:8023-8030.
- Vallar, G., Lobel, E., Galati, G., Berthoz, A., Pizzamiglio, L., & Le Bihan, D. (2000). A fronto-parietal system for computing the egocentric spatial frame of reference in humans. *Experimental Brain Research*, 124, 281-286.
- Vingerhoets G, Sarrechia I (2009) Individual differences in degree of handedness and somesthetic asymmetry predict individual differences in left- right confusion. *Behav Brain Res*, 204:212-216.
- Wise SP, Boussaoud D, Johnson PB, Caminiti R (1997) Premotor and parietal cortex: corticocortical connectivity and combinatorial computations. *Annu Rev Neurosci*, 20:25-42.
- Wolpert, D. M., Goodbody, S. J., & Husain, M. (1998). Maintaining internal representations: the role of the human superior parietal lobe. *Nature Neuroscience*, 1, 529-533.
- Wraga M, Flynn CM, Boyle HK, Evans GC (2009) Effects of a body-oriented response measure on the neural substrate of imagined perspective rotations. *J Cogn Neurosci*, 22:1782-1793.
- Wraga M, Shepard JM, Church JA, Inati S, Kosslyn SM (2005) Imagined rotation of self versus objects: a fMRI study. *Neuropsychology*, 43:1351-1361.
- Xu Y, Liu J, Kanwisher N (2005) The M170 is selective for faces, not for expertise. *Neuropsychologia*, 43:588-597.
- Zacks JM (2008) Neuroimaging studies of mental rotation: a meta-analysis and review. *J Cogn Neurosci*, 20:1-19.
- Zacks JM, Michelon P (2005) Transformations of visuospatial images. *Behavioral and Cognitive Neuroscience Review*, 4:96-118.

DISCUSSION GÉNÉRALE

I. Rappel des conclusions principales

Avant d'entreprendre une réflexion théorique sur les apports respectifs de nos deux études, nous proposons un bref rappel des résultats majeurs.

1. Première étude

Par l'analyse de données comportementales, cette première étude a mis en évidence la contribution du BSch dans la distinction entre la gauche et la droite d'autrui. Aucune contribution de la BSD, en revanche, n'est apparue, indiquant que le phénomène d'auto-projection peut se produire sans solliciter toutes les représentations mentales du corps. Enfin, nous avons confirmé que l'incarnation motrice est possible pour des objets visuels aussi bien humains qu'inanimés dont la structure permet d'identifier les trois plans de l'espace.

2. Deuxième étude

Perception des constituants de l'objet et identification de sa structure spatiale

L'analyse neuromagnétique des composantes M100 et M170 nous ont procuré quelques informations sur le traitement perceptif précoce de stimuli visuels 3-D. Premièrement, le sillon POS s'est révélé sensible à la présentation de corps correctement configurés, son activité diminuant lorsque la partie inférieure (les jambes) subit une rotation de 180° par rapport à la partie supérieure (le tronc). Deuxièmement, l'activité du LOC s'est révélée supérieure lors de la présentation de cubes, par rapport à celle de corps, indiquant une dissociation entre les aires impliquées dans la perception de la structure de chacun de ces stimuli. Enfin, le LTA s'est révélé plus actif lors de la présentation d'assemblages de cubes que celle de corps humains.

Structures cérébrales de l'auto-projection

La MEG nous a permis de déterminer les substrats neuroanatomiques du processus d'*embodiment*. Les résultats suggèrent l'existence d'un mécanisme commun aux corps et aux objets nouveaux, implanté dans le SPL gauche à l'origine de la transformation spatiale de l'objet 3-D. Cette région étant associée au BSch, il est vraisemblable que cette activation traduise le recrutement du BSch dans l'encodage de la latéralité des constituants du stimulus. En outre, l'encodage de la structure spatiale

de stimuli non humains a entraîné une activation de l'AMS s'ajoutant à la sollicitation pariétale gauche. Ce dernier résultat suggère un *embodiment* plus profond (i.e., moteur en plus de spatial) lorsqu'il faut transformer spatialement des objets moins familiers. Cependant, l'AMS étant une région motrice et non visuo-spatiale, la détermination de son rôle exacte mérite une analyse minutieusement de la littérature qui, en particulier, lui attribue un rôle dans le contrôle de la posture.

Ces résultats ont des conséquences théoriques devant être envisagées à différents niveaux. Le premier concerne le traitement précoce de la structure de l'objet opérant en particulier dans le POS, le LTA et le LOC. Le second décrit les processus d'auto-projection sollicités pour mémoriser cette structure afin d'en permettre la transformation spatiale. Le troisième, enfin, concerne plus particulièrement les objets non familiers et la sollicitation des aires motrices qui semblent apporter à la tâche un support appréciable. Nous articulerons notre réflexion autour de ces trois principaux points, après quoi nous proposerons un modèle neurocognitif de l'inscription corporelle dans les jugements de latéralité. En dernier lieu, nous discuterons du rôle plus général des représentations mentales du corps humain dans les formes les plus abstraites de la cognition, tels que la perception de l'espace, du temps et l'élaboration de la pensée mathématique.

II. Perception précoce de la géométrie de l'objet

1. Le LOC, le LTA et la perception de la structure 3-D de l'objet

Dans une revue de la littérature, Grill-Spector et al. (2001) soutiennent que le LOC joue un rôle fondamental dans la reconnaissance d'objets. Ils soulignent notamment la sensibilité de sa partie dorso-caudale à la présentation de stimuli 2-D dont certains indices de profondeur évoquent une structure 3-D. Kourtzi et Kanwisher (2001) ont confirmé que le LOC est sensible à la présentation d'objets identiques présentés sous des points de vue différents, indiquant que cette région procède à un traitement abstrait de l'objet. Ces données sont conformes à la localisation de l'activité évoquée par les assemblages de cubes, observée au cours de notre deuxième étude. Par ailleurs, Grill-Spector et al. (2001) propose que le LOC dorso-latéral s'intègre dans un plus large réseau associé à la voie dorsale, comprenant des régions impliquées aussi bien dans le traitement de la profondeur que du mouvement. La partie la plus ventrale du LOC serait plutôt insensible à la taille de l'objet ainsi qu'à sa position dans le champ visuel, mais produit des patterns d'activité dépendants du point de vue (Grill-Spector et al.,

1999).

Dans notre étude l'activité évoquée par les assemblages de cubes dans le LOC s'est avérée supérieure à celle produite par les corps, uniquement lorsque la tâche ne nécessitait pas de transformation spatiale. Pour expliquer ce résultat, nous suggérons que le LOC construit des représentations mentales à partir des objets aussi bien familiers que nouveaux (Grill-Spector et Malach, 2004), mais que dans ce dernier cas, aucune association avec une représentation mentale pré-existante ne peut se faire. En conséquence, la configuration spatiale ainsi élaborée est précaire et un travail cérébral supplémentaire est nécessaire pour maintenir cet objet en mémoire. Si cette fragilité n'est pas un obstacle à sa mémorisation lorsqu'il s'agit de retenir l'objet sous le même point de vue que celui indiqué par l'image (comme une photographie), elle en compromet cependant fortement la transformation spatiale. Dans ce dernier cas, nous suggérons que l'intervention du SPL gauche permet, comme nous le développerons bientôt, un encodage de la structure du stimulus dans le référentiel du corps, afin de retenir les informations de latéralité qui doivent nécessairement être prises en compte pour répondre à la tâche (différenciation de formes en miroir). En effet, la structure 3-D élaborée dans le LOC à partir d'un stimulus qui n'est pas familier est éphémère et doit être relayée à d'autres structures pour être transformée spatialement.

Une activité spécifique aux assemblages de cubes a également été observée dans le LTA. L'activité de cette région resta supérieure pour ces assemblages de cubes par rapport aux corps entre 50 et 200ms après l'apparition du stimulus, pour des paires d'orientations similaires uniquement. Selon Bright et al. (2005), le LTA comprend des zones de convergences où s'opère une association des différentes caractéristiques extraites du stimulus, comme la couleur, la forme, etc. Cette jonction, située au point terminal d'un réseau ventral impliqué dans le traitement des caractéristiques visuelles de l'objet, permet une unification des informations relatives à l'objet entraînant sa catégorisation. Cette dernière se fait, comme nous l'expliquent les auteurs, par la récupération de représentations holistiques stockées en mémoire à long terme et leur comparaison avec le percept. La catégorisation offerte par le LTA permet de distinguer de fines différences parmi les objets d'une même catégorie, comme le prouve une étude menée sur des patients présentant une lésion du cortex temporal antéromédial (Moss et al., 2005). En effet, ces individus présentaient une incapacité à établir des distinctions entre espèces animales et être vivants en général. LTA sert donc à catégoriser des objets appartenant à une même famille, ce qui permet de dépasser les catégorisations de plus bas niveau assurées par le LOC (Grill-

Spector et al., 2001). Dans notre tâche, la contribution du LTA à la comparaison d'assemblages de cubes permettrait donc un accès plus précis aux propriétés de l'objet en vue d'une comparaison, tandis que dans le cas des corps, la fonction semble assurée, comme nous allons le voir dans quelques lignes, par les aires pariétales. Il est toutefois notable que le LTA a principalement été sollicité en l'absence de transformation. Nous proposons de formuler une hypothèse de la même forme que celle énoncée plus haut pour le LOC: la structure du stimulus élaborée au sein du LTA, bien que précise, ne s'avérerait pas assez robuste pour résister à la transformation spatiale. Une nouvelle fois, et comme nous le verrons par la suite, une sollicitation des représentations du corps est alors nécessaire. En condition de transformation mentale, le LTA fut mis à contribution pour les assemblages de cube à la configuration impossible, c'est-à-dire nécessitant un travail de discrimination plus important entre la gauche et la droite, car plus symétriques que les assemblages possibles. Nous suggérons ainsi que le LTA a pu, dans cette condition, associer le stimulus à une représentation mentale familière, telle qu'un outil, afin d'en faciliter la mémorisation de la structure. Cette association entre le percept et une représentation mentale, bien que très spéculative, rappelle le processus d'auto-projection que nous détaillerons plus longuement dans la prochaine section. Dans le cas du LTA, cependant, cette projection – ou appariement spatial – se serait produite avec une représentation d'objet, et non de corps.

2. Le POS et la perception de la structure du corps

La perception de corps humains repose quant à elle sur une région cérébrale distincte: le POS. L'introduction de postures humaines impossibles (bas du corps tourné de 180° par rapport au haut) a entraîné une diminution de l'activité du POS, principalement dans l'hémisphère droit, suggérant que cette région est sensible à la configuration de corps humains présentés visuellement. Il est vraisemblable que cette aire renferme une carte visuomotrice du corps, étant donné son rôle dans les mouvements d'atteinte d'objet et de fermeture de la pince digitale (e.g. Cavina-Pratesi et al, 2010; Fattori et al., 2010). Alors que ces actions nécessitent une perception du corps à la première personne, notre étude révèle que le POS est également sensible à la présentation du corps d'autrui. Cette région pourrait bien abriter une carte spatiale du corps humain servant à la préparation d'une action (attraper un objet) où à la compréhension d'un geste effectué par autrui. Dans ce dernier cas, nous pouvons imaginer que les traitements issus de POS soient transférés aux neurones miroirs du cortex préfrontal. Cette hypothétique contribution de POS à la compréhension de l'action générée par autrui s'accorde

avec le rôle du réseau pariéto-frontal dans la transformation des informations visuelles en données motrices (Rizzolatti et al., 1998). Dans notre tâche, les corps normaux différaient des corps mal configurés par le fait que la partie inférieure de ces derniers avait subi une rotation de 180 degrés autour de l'axe vertical par rapport au tronc. Cette déformation du corps consiste en quelques sortes en un étirement de l'articulation iliaque au-delà des contraintes biomécaniques imposées par le corps humain. En ce sens, et conformément à ce que nous avons suggéré dans notre première étude, les stimuli ainsi générés empêchent de faire explicitement entrer le BSch en « résonance » avec le stimulus (Costantini et al., 2005). Nous suggérons donc que le POS renferme des informations corporelles relatives aux contraintes biomécaniques du corps humain, et par conséquent au BSch. Comme nous le développerons plus bas, l'accès à cette représentation du corps nécessite dans un premier temps une projection spatiale de son propre corps sur le stimulus, permise par la BSD.

Le POS s'est avéré sensible aux corps correctement configurés lorsqu'aucune transformation spatiale n'était nécessaire. En effet, celle-ci respectait la nature des connexions entre les membres du corps (e.g. un bras droit doit être connecté à une épaule droite, cf Tessari et al., 2010) bien que la rotation excessive du bas du corps par rapport au tronc est susceptible d'avoir compliqué l'accès au BSch. Ainsi, il est vraisemblable que lorsqu'une transformation spatiale avait lieu, les sujets choisissaient de se concentrer sur ce qui est utile à la résolution de la tâche, en particulier les axes intrinsèques de l'objet évoqués par la tête du stimulus. En contrepartie, ils se détournaient de son impossibilité biomécanique, expliquant l'absence d'effet de la possibilité du stimulus en situation de changement de point de vue. À l'inverse, en l'absence de transformation, les sujets avaient tout le loisir d'examiner le stimulus plus en profondeur, ce qui expliquerait que les corps correctement configurés aient, pendant deux secondes en moyenne, activé le POS davantage que les corps empêchant l'accès au BSch. Ainsi, l'attention semble pouvoir inhiber ou autoriser l'activation de son propre BSch à partir d'un stimulus visuel.

3. Effet précoce de l'angle

Perrett et al. (1998) soutiennent que l'effet de l'angle observé dans la reconnaissance d'objet traduit un phénomène indépendant d'une quelconque rotation mentale. Ils s'intéressèrent aux mécanismes neuronaux impliqués dans la reconnaissance de visages présentés sous différents angles. Dans leur modèle, ils supposèrent l'existence de populations neuronales sensibles à la présentation d'un

visage pour un point de vue bien défini, répondant systématiquement à une présentation du stimulus sous leur orientation favorite, et plus rarement à un point de vue légèrement décalé. La mesure de l'activité de populations neuronales indiqua que les sujets (primates) parvenaient à une reconnaissance du visage dès lors que le cumul des décharges électriques des neurones parvenaient à un certain seuil critique. Du fait de la dépendance au point de vue des neurones du cortex temporal impliquée dans ce processus, le « nombre de votes » atteignait le seuil de reconnaissance plus rapidement lorsque l'objet était présenté sous un point de vue familier grâce à la contribution massive des votants, et plus lentement dans le cas inverse, à cause de la réduction des neurones déchargeant. Leurs résultats montrèrent, conformément au modèle, que les temps de réaction augmentèrent progressivement avec la rotation du stimulus par rapport l'orientation préférée des neurones. Ce système ne doit cependant pas servir à expliquer les effets d'angle observés dans notre étude. Premièrement, ceux-ci s'avèrent systématiquement supérieurs à la seconde, alors qu'ils étaient inférieurs à 500 ms dans l'étude de Perrett et al. (1998). Par ailleurs, la relation linéaire que nous avons observée résulte de la différence d'orientation entre les deux objets comparés (rotation mentale de l'objet comme suggéré par Shepard et Metler [1971]), et non la différence entre l'orientation d'un objet et une orientation prototypique.

Ce modèle suggère donc que l'orientation du stimulus peut exercer un effet sur deux processus différents. Le premier concerne la reconnaissance visuelle de bas niveau, celle étudiée par Perrett et al. (1998): les temps de reconnaissance augmentent lorsque le stimulus est vu sous un angle qui n'est pas familier. Il opère dans le lobe temporal et se manifeste par des temps de réponse assez faibles. Le second est le processus de rotation mentale nécessaire à la comparaison de deux stimuli, et son augmentation va de paire avec la disparité angulaire entre les deux stimuli. Le modèle de l'accumulation permet donc, comme le soutiennent ses auteurs, la reconnaissance de stimuli sans rotation mentale. Mais en présence de stimuli à structure variable, inconnue à l'avance du cerveau, tels que ceux que nous avons proposés, ce mécanisme n'est plus suffisant car il supposerait la présence de neurones spécialisés pour chacune des configurations. Nous suggérons donc que la contribution de ce processus se limite à une catégorisation grossière du stimulus, l'intervention de structures permettant le codage de ses particularités spatiales s'avérant une hypothèse plus judicieuse, comme nous allons le voir à présent.

III. Auto-projection et transformation spatiale dans le SPL

Si le CLO, le LTA et le POS ont joué un rôle important dans la comparaison d'assemblages de cubes perçus sous des points de vue identiques, leur contribution a presque totalement disparu en condition de transformation spatiale mentale. Par ailleurs, alors que notre première étude nous a éclairé sur les mécanismes cognitifs engagés lors de la projection du corps propre pour la détermination de la gauche et de la droite d'un individu, la seconde étude a révélé certaines aires corticales susceptibles d'avoir permis ce processus d'*embodiment*. Comme nous l'avons déjà suggéré, les processus neurophysiologiques engagés lorsque le stimulus était un assemblage de cubes présentaient, en plus de l'activation du SPL, une contribution de l'AMS absente pour les corps humains. Intéressons-nous donc au SPL qui constitua le noyau dur de l'encodage spatial ainsi que la transformation de corps et d'assemblages de cubes. Nous nous centrerons dans un premier temps sur les représentations mentales et les processus impliqués dans la projection du corps propre sur le stimulus afin d'en mémoriser la structure, après quoi nous étudierons le mécanisme impliqué dans la transformation de ce référentiel égocentré.

1. Codage d'informations spatiales égocentrées

Nos résultats révélèrent une forte activation du SPL gauche lors de la transformation spatiale de corps humains. Or, cette région cérébrale est connue pour abriter une carte spatiale du corps, la BSD, ainsi que le BSch (Corradi-Dell'Acqua, 2008). En utilisant la TEP, Bonda et al. (1995), reprenant la tâche de Parsons (1995), demandèrent à des sujets de juger la latéralité de mains présentées visuellement (s'agit-il d'une main droite ou d'une main gauche?). Ils notèrent une activité particulière du sillon intrapariétal, impliqué dans la transformation mentale continue du référentiel centré sur le corps par rapport au référentiel allocentré. Comme le suggèrent les auteurs, cette région se trouve à proximité du SPL qui assure la localisation d'éléments par rapport au référentiel du corps (Corbetta et al., 1993). Dans notre seconde étude, c'est précisément dans le SPL que la transformation spatiale s'est avérée avoir le plus d'effet. Cette région encode l'information visuelle dans un référentiel lié au corps, et s'avère utile, en particulier pour la préparation d'une action. Caminiti et al. (1996) soutiennent d'ailleurs que le SPL constitue l'intermédiaire neurofonctionnel convertissant des entrées visuelles rétino-centrées, portant par exemple sur la position d'un objet à atteindre, en informations spatiales centrées sur le

corps, ensuite transmises au lobe frontal dans le but de produire une action telle que l'atteinte d'un objet. Stephan et al. (1995) montrèrent que cette conversion s'effectue aussi bien pour des mouvements réels qu'imaginés. Ces études suggèrent que le SPL joue un rôle important dans la localisation d'objets par rapport à l'espace du corps qui, comme nous le proposons, fait appel au BSch. L'étude de Vallar et al. (1999) fournit des éléments en ce sens. En effet, les auteurs demandèrent à des participants de déterminer le moment où une barre verticale, se déplaçant horizontalement, venait à franchir le plan sagittal du référentiel de l'observateur. Cette tâche fut associée à une augmentation du signal IRMf dans le lobe pariétal postérieur, essentiellement à droite, ainsi que dans les régions prémotrices. Dans leur ensemble, ces expériences démontrent que le SPL permet des jugements de latéralité dans un espace centré sur l'individu, ce qui semble indiquer qu'il possède au moins une partie du substrat neuronal du BSch.

Une autre preuve de l'implantation pariétale du BSch nous vient de Wolpert et al. (1998), qui étudièrent le cas d'une patiente, PJ, présentant une lésion du SPL. PJ se révélait incapable de maintenir une représentation de l'état de son corps à partir d'informations sensorimotrices, suggérant que le SPL est nécessaire à l'intégration des informations nécessaires au maintien d'une représentation interne de l'état du corps. Cette représentation interne serait, comme le propose Grush (2004) dans sa théorie de l'émulation, utilisée pour la prédiction des conséquences sensorielles de l'action, en particulier lorsque les retours sensoriels réels sont momentanément indisponibles. Dans le cas de PJ, les mouvements étaient correctement réalisés lorsqu'elle disposait d'un retour visuel mais si, à l'inverse, les expérimentateurs la privaient de cette information, son geste ne disposait ni de feedbacks réels l'informant sur la position de l'objet, ni des prédictions sensorielles fournies par son SPL lésé. En conséquence, ses performances dans une tâche de pointage effectuée à une vitesse très lente, nécessitant un feedback (réel ou émulé), chutèrent considérablement.

Les tâches proposées par Bonda et al. (1995) et Corradi-Dell'Acqua (2009) mirent le BSch à contribution afin d'émuler une rotation de la main (ou du bras) respectant les contraintes kinesthésiques intériorisées par le cerveau (Parsons, 1995). Ces études révélèrent d'une part une activation du cortex somatosensoriel gauche, en particulier l'aire associative SII située dans la partie inféro antérieure du lobe pariétal. L'intégration des retours somatosensoriels réels en réponse à un mouvement en font effectivement la région la plus disposée à contenir une représentation des propriétés kinesthésiques (paramètres spatiaux), à l'inverse des représentations dynamiques (forces requises pour la production du

mouvement) des différents membres, associées aux aires motrices (Bonda et al., 1995). En outre, l'aire SII possède une cartographie propre à chaque hémicorps permettant la distinction entre une main gauche et une main droite (l'hémisphère droit reçoit effectivement les informations sensorimotrices de l'hémicorps gauche, et inversement). Vingerhoets et al. (2009) suggèrent d'ailleurs qu'une sensibilité somatique asymétrique (par exemple, la main droite plus sensible que la main gauche) est corrélée à de meilleures performances dans des jugements de latéralité. Fort de ces observations, et aucune raison n'étant avancée pour expliquer la latéralisation de l'activité SII à gauche observée chez Bonda et al. (1995) et Corradi-Dell'Acqua (2009), nous suggérons que les sujets procédaient à une rotation mentale de leur main dominante qui, dans ces deux études, était systématiquement la droite. L'aire SII étant connectée à l'aire SI ipsilatérale, laquelle reçoit des informations somatosensorielles de l'hémicorps contralatéral, nous en déduisons que l'aire SII gauche a dû être sollicitée pour effectuer une rotation mentale de la main dominante. Inversement, nous prédisons qu'une population de gauchers aurait utilisé leur hémisphère droit.

Nos différents résultats, confrontés avec les données de la littérature, nous invitent à dissocier deux étapes successives dans la mémorisation de la latéralité d'un objet. Dans un premier temps, le BSch est aligné avec la représentation de l'objet perçue (*spatial embodiment*); et dans un second temps, la latéralité du stimulus est encodée dans le référentiel asymétrique fourni par le BSch (*motoric embodiment*). Cependant, les mécanismes à l'origine de la première phase, c'est-à-dire l'alignement du BSch avec le stimulus, méritent d'être examinés. Géométriquement, l'alignement de deux objets nécessite, en premier lieu, la détermination des trois axes définissant le référentiel de chaque objet (vertical, antéro-postérieur et latéral). Comme le soutient Rock (1975), ces axes sont dépendants de la structure de l'objet. Un crayon ou une baguette possèdent un axe bien identifiable qui est unique, tandis qu'une feuille de papier évoquera en plus un axe horizontal. Un corps humain, quant à lui possède trois axes intrinsèques, que l'on retrouve également sur une tête isolée. Une fois ces axes déterminés, une estimation de l'amplitude de la rotation permettant l'alignement des deux objets est nécessaire. Là encore, la rareté des données ne nous autorise qu'à suggérer une contribution du lobe pariétal droit, impliqué dans la perception de l'espace lié à un référentiel centré sur l'individu ou sur l'objet (Galati et al., 2000). Une fois la différence d'orientation estimée, le BSch peut s'aligner avec le référentiel de l'objet, ouvrant la voie à l'encodage de la structure spatiale de l'objet (référentiel allocentré) par rapport au sujet (référentiel égocentré), assuré par le BSch. Cette dernière phase suggère, comme nous l'avons

vu, une implantation pariétale du BSch. C'est donc par cette série de processus que s'opère la projection du corps sur le stimulus, ou *embodiment*, qui offre au stimulus un référentiel stable prêt à résister à la transformation spatiale.

2. Transformation spatiale du référentiel égocentré

Il est nécessaire, pour estimer la validité d'une prévision (résultat de la rotation mentale) en prenant pour base un retour sensoriel réel (l'image test fournie affichée sur l'écran) que les deux soient exprimés selon un langage commun, pour qu'une comparaison soit possible. Comme le suggère Grush (2004), cet échange peut se faire à deux niveaux. Il peut s'agir de données liées à un sens en particulier, comme par exemple une image à deux dimensions, ou bien d'informations abstraites de toute modalité sensorielle, dites amodales. Ces dernières sont généralement de nature spatiale. Ainsi l'information que le sujet compare dans une tâche de rotation mentale peut très bien être du type « L'élément se trouve à droite de la lampe. » (donnée amodale, spatiale), mais également « L'élément devra se trouver à ma droite suite à la transformation » (donnée modale, visuelle). Nos données comportementales nous offrent la possibilité de déterminer à quel niveau les sujets ont procédé à la comparaison. En effet, la relation linéaire mesurée entre l'angle séparant les deux stimuli et les temps de réponse, classiquement observée dans les tâches de rotation mentale (Shepard et Metzler, 1971) indique que les sujets tournaient mentalement le référentiel égocentré afin d'actualiser l'apparence de l'objet depuis le point de vue de l'observateur (référentiel égocentré), c'est à dire qu'ils émulaient visuellement l'apparence de l'objet. Ainsi, la connaissance de la position des éléments par rapport au stimulus (information amodale) était nécessaire à l'anticipation du retour visuel fournit par l'ordinateur. Les sujets procédaient ensuite à la comparaison de cette image avec le retour sensoriel réel fourni par l'écran dans le cadre d'une comparaison modale (visuelle).

Nos résultats soutiennent que la contribution du SPL opère à trois stades successifs, séquencés comme suit: 1) auto-projection du corps propre, c'est à dire du BSch, sur la représentation mentale d'objet construite par les aires visuelles, 2) encodage des informations structurelles fournies par les aires visuelles dans ce nouveau référentiel égocentré (contribution du BSch), et 3) transformation spatiale de ce référentiel et actualisation du retour visuel attendu par l'observateur. Comme nous l'avons vu, ce processus implique que le SPL contienne, au moins en partie, les substrats neuronaux du BSch. Cependant, afin d'expliquer le recrutement de l'AMS lors de la transformation spatiale d'objets non

familiers, nous proposons désormais d'envisager le SPL comme un émulateur alimenté par une commande motrice virtuelle.

IV. La contribution de l'AMS au processus d'émulation

L'auto-projection et la rotation mentale de corps humains et d'objets non familiers sollicite donc le BSch localisé dans le SPL gauche. Dans un premier temps, cette structure alignerait le référentiel spatial corporel sur le stimulus pour ensuite encoder les caractéristiques spatiales du stimulus dans le référentiel égocentré qui, ce qui est fondamental, est asymétrique selon son axe horizontal. Cet encodage égocentré laisserait place, dans un second temps, à l'actualisation du référentiel égocentré dans un référentiel allocentré (estimation du point de vue de l'observateur). Comme nous allons le voir, la littérature offre de sérieux arguments invitant à considérer le LPC comme un émulateur utilisant le BSch. Considérer la fonction du LPC comme celle d'un émulateur nous permettra d'expliquer la contribution de l'AMS à la transformation spatiale mentale d'objets non familiers.

1. Lobe pariétal et BSch

En invoquant le terme abstrait de BSch, la littérature fait référence à de multiples fonctions sensorielles (Holmes & Spence, 2004) différemment sollicitées selon les expériences corporelles. Pour Chaminade et al. (2005), le BSch servirait à l'imitation en activant la région pariétale inférieure gauche et l'insula. Ces auteurs suggèrent ainsi que l'apraxie, qui empêche l'imitation, viendrait d'une défaillance du lobe pariétal inférieur gauche affectant le BSch. Cette première hypothèse s'accorde avec la conception de Parsons (1994), qui envisage le BSch comme une représentation interne des propriétés kinesthésiques du corps. Cette interprétation trouve également un soutien dans les études d'imagerie visuomotrices de la main conduites par Bonda et al. (1995) qui mirent en évidence une activation du SPL et de l'aire SII, cette dernière étant répliquée chez Corradi-Dell'Acqua et al. (2009). Globalement, ces études décrivent le BSch comme une représentation spatiale dynamique du corps propre, intégrant des informations kinesthésiques et visuelles. La conversion d'informations visuelles en données traitables par le BSch nécessite, comme nous l'avons déjà suggéré, un processus d'auto-projection, permettant la conversion des informations visuelles en données spatiales exprimées selon un référentiel égocentré.

Certains auteurs proposent une conception du BSch qui s'étend à l'espace péripersonnel, c'est à

dire à ce qui est atteignable par l'individu (Maravita & Iriki, 2004; Maravita & Spence, 2003). Ainsi, un objet situé à quelques décimètres de soi est partie intégrante du BSch, lequel s'étend encore davantage si l'individu dispose d'outils tels qu'un râteau élargissant leur espace d'action. Comme l'expliquent Maravita & Spence (2003), le BSch nous informe sur nos possibilités d'actions en intégrant à la fois des retours proprioceptifs sur l'état des membres véhiculés par les aires somatosensorielles, et des informations visuo-spatiales traitées par le lobe pariétal. Cette intégration de données proprioceptives et visuo-spatiales conduit à une représentation bimodale de la situation du corps dans son environnement, pour finalement offrir une perception de l'objet en terme de possibilité d'action, ou *affordance* (Trierweiler & Donovan, 1994). L'*affordance* répond à des questions du type: « Puis-je attraper cet objet? » ou « Puis-je passer sous la porte avec mon chapeau à plumes sur la tête? » (Maravita et al., 2003). Certains neurones, dit bimodaux, répondent aussi bien à des stimulations tactiles que visuelles pour peu que ces dernières proviennent d'un objet atteignable par l'individu (Graziano & Gross, 1994). Ils ont été identifiés dans l'aire 7b du lobe pariétal, (répondant aussi bien à des stimulations tactiles et visuelles, et dont la localisation semble coïncider avec celle SPL), ainsi que dans la partie inférieure de l'aire 6 de Brodman (cortex prémoteur). La présence de neurones prémoteurs sensibles à la fois à des informations proprioceptives et visuelles suggère une relation fonctionnelle entre le cortex préfrontal, spécialisé dans l'émission de commandes motrices, et le lobe pariétal traitant des informations visuo-spatiales. Voyons quelle peut être la nature de ce réseau pariéto-frontal et sa contribution dans le processus de transformation spatial d'objets peu familiers tels que des assemblages de cubes.

2. Le BSch comme émulateur

Holmes et Spence (2004) proposent une définition du BSch englobant simultanément ses propriétés somatosensorielles et visuelles. Posant que la fonction première du BSch est le contrôle de l'action dans la poursuite d'un but comportemental, ils lui attribuent la capacité d'intégrer simultanément des informations provenant du corps (proprioception) et de l'espace péripersonnel (vision). Cette intégration permet de construire une représentation « en ligne » de l'état du corps par rapport à l'objet, et indique donc, en temps réel, la correction motrice à apporter pour accomplir la tâche telle qu'elle a été fixée. Cette conception rappelle étroitement le modèle de l'émulation (Grush, 2004) qui comprend une partie motrice (le contrôleur), émettant une commande motrice dupliquée en copie efférente, ainsi qu'une partie sensorielle recevant à la fois les retours sensoriels réels et prédits par

un émulateur sur la base de la copie efférente de la commande motrice. À ce titre, notons au passage que l'émulation se distingue de la simulation par le fait que la simulation se limite à un recrutement des aires motrices, tandis que l'émulation suppose en outre l'implication d'aires sensorielles dont la fonction est de prédire les conséquences sensorielles à partir de la commande véhiculée depuis les aires motrices. C'est précisément ce système sensoriel qui constitue le substrat de l'émulateur. Comme nous l'avons déjà évoqué, l'émulation sert, entre autres, au contrôle de la motricité: les retours sensoriels réels indiquant l'état en ligne du système, et ceux prédits par l'émulateur les sensations attendues; leur comparaison renseigne sur la correction à effectuer pour atteindre le but qui a été fixé. Par ailleurs, si la liaison entre le contrôleur et les effecteurs est momentanément interrompue (inhibition motrice), alors seules les prédictions sensorielles seront produites grâce à l'émulateur.

Le phénomène de membre fantôme est selon Grush une preuve de l'existence d'un émulateur. En effet, lorsqu'une personne amputée ordonne à son membre absent de bouger, l'émulateur reçoit l'information, véhiculée par la copie de la commande motrice, que le membre est sur le point de bouger. Sur la base d'informations collectées sur des années d'expérience sensorielle, l'émulateur en a enregistré que cette commande motrice s'accompagne systématiquement d'une sensation proprioceptive: « je sens que mon bras se meut ». Le sujet amputé aura donc le sentiment de bouger son bras réellement. Seulement, les retours proprioceptifs réels viendront ensuite contredire cette prédiction et le contrôleur mesurera une forte différence entre la sensation prévue et les retours réels, qui se traduira par la perception d'une douleur. Or, comme le commente Slaughter (2004), l'émulateur tel que décrit par Grush peut être assimilé au BSch. Historiquement, en effet, le phénomène du membre fantôme est associé à l'existence du BSch. Ainsi, selon Slaughter, le modèle de l'émulation apporte une définition plus précise du concept de BSch, lequel est donc de nature purement sensorielle, bien qu'il base ses prédictions sur des informations motrices. Nous retiendrons de la littérature que le BSch joue le rôle d'émulateur dans le contrôle de l'action et l'imagerie motrice. Dans notre tâche, il s'agit exclusivement d'imagerie mentale.

3. Le rôle de la copie efférente

Les études menées par Wraga et collaborateurs révèlent une contribution motrice récurrente dans certaines tâches de transformation spatiale. Plus particulièrement, Wraga et al. (2005) mirent en évidence que les aires prémotrices sollicitées lorsque le sujet s'imagine tourner un objet (rotation

mentale) comprennent l'AMS et le SPL, tandis qu'elles s'étendent du cortex prémoteur gauche à l'aire motrice primaire lorsque le sujet s'imagine lui-même tournant autour de l'objet. Des études plus récentes (Wraga et al., 2009; 2010) montrèrent que cette activation prémotrice s'accompagne de celle de l'aire motrice primaire (M1) lors de changement de perspective, suggérant que la production d'une commande motrice au sein de ces régions favorise la prédiction des conséquences sensorielles de la transformation spatiale.

Dans une tâche de rotation de la main, Gerardin et al. (2000) ont observé, en plus d'une contribution pariétale classique, la sollicitation d'un réseau frontal postérieur incluant notamment les aires prémotrices. Cette activation persista lorsque les sujets imaginaient l'action au lieu de la réaliser. À ces activations communes aux deux conditions (réalisation et imagerie) s'est ajoutée une contribution spécifique de l'AMS spécifique à la condition d'imagerie. Ces résultats expriment bien le parallèle établi entre action réelle et imagée, aussi bien à un niveau comportemental (Parsons, 1995) que neurophysiologique (Stephan et al., 1995). Parkinson et al. (2010) ont observé que l'exécution de mouvements d'atteinte sont guidés par le SPL, lequel contiendrait une représentation de la posture du corps, faisant suite à une activation des aires prémotrice et motrice supplémentaire. Ces deux études, comme celles de Wraga et al. (2005, 2009, 2010) soutiennent fortement l'intervention d'un phénomène d'émulation. En effet, l'activation des aires prémotrices exprimerait l'émission de la copie efférente de la commande motrice, qui serait ensuite envoyée à l'émulateur pour estimer les retours sensoriels associés à cette commande. C'est le lobe pariétal, et en particulier le SPL qui, grâce à sa représentation dynamique du corps, assurerait cette dernière fonction.

La théorie de l'émulation implique donc la production d'une commande motrice qui servira de base à la prédiction de la commande motrice par l'émulateur. Cette commande motrice doit être, par définition, de nature musculaire. Dans notre seconde étude, l'AMS a donc servi à la production d'une commande motrice dont il reste à déterminer la nature et la fonction exactes. La prolongation de cette activité dans le cas des assemblages de cubes suggère que les neurones de l'AMS déchargeaient, de façon coordonnée avec les neurones de SPL, pendant toute la durée de la rotation. Cependant, ce travail prolongé peut s'expliquer de deux façons. Premièrement, il pourrait s'agir de la commande motrice à l'origine de la rotation elle-même, *comme si* les sujets faisaient tourner le référentiel spatial avec une main virtuelle. Cependant, une sollicitation des aires responsables des mouvements de la main aurait été plus logique, or l'AMS contient une représentation somatotopique du corps présentant une faible

résolution spatiale, plutôt impliquée dans le contrôle de la posture (Massion, 1992). L'hypothèse que nous retiendrons est que l'AMS a contribué au maintien de la structure de l'objet, en particulier la différence entre sa moitié gauche et droite (rappelons que cette information joue un rôle décisif pour la détection d'objets miroirs) tout au long de la rotation. Plus précisément, nous suggérons que la commande motrice générée par l'AMS a codé les forces nécessaires au maintien de la différenciation gauche/droite au cours de la rotation mentale, laquelle était transmise au SPL pour estimer les conséquences sensorielles de l'application de ces forces. Cette contribution motrice supplémentaire permet une meilleure représentation de la structure de l'objet tout au long de la rotation, donc une actualisation optimisée du référentiel égocentré portant l'information sur la structure du stimulus. En revanche, elle ne fut pas nécessaire pour les corps, dont l'encodage par le BSch ne nécessitait pas de « renforcement » supplémentaire par les aires motrices primaires associatives. Rappelons que Vingerhoets et al. (2009) avaient mis en évidence que les sujets différencient d'autant mieux leur gauche et leur droite que leurs deux hémicorps possèdent une force (ainsi qu'une sensibilité) asymétrique. De là à conclure que cette asymétrie est intégrée par l'AMS, et que cette aire permet de mieux différencier la gauche et la droite d'un objet, il n'y a qu'un pas que nous semblons avoir franchi.

Nos résultats rappellent de près ceux observés par Wraga et al. (2009) dans une tâche assez similaire à la nôtre. Ces auteurs proposèrent deux conditions impliquant un investissement corporel à des niveaux d'intensité différents. Dans la première, où la contribution du corps était minimisée, les participants s'imaginaient tourner autour d'un objet pour juger si un de ses éléments serait visible depuis leur nouveau point de vue. Dans la seconde, dite maximisée, ils devaient en plus estimer la position de cet élément par rapport à leur corps. Si les deux conditions recrutèrent les aires pariétales impliquées dans la transformation du référentiel égocentrique, une activation propre à la tâche maximisée fut observée dans les cortex prémoteur et moteur primaire, ainsi que dans l'AMS.

Bien que l'activation de l'AMS lors de la présentation d'objets non familiers suggère qu'il y a bien eu émulation dans cette condition, il faut reconnaître qu'aucune contribution motrice n'a été observée pour la transformation spatiale de corps dans notre étude. Or la théorie de l'émulation impose que les prédictions soient produites à partir d'une copie efférente d'une commande, ce qui n'est manifestement pas le cas dans cette dernière condition. D'ailleurs, plusieurs études sur les transformations spatiales mettent en évidence une activité des aires somatosensorielles et visuelles indépendamment d'une quelconque activité motrice ou prémotrice (e.g. Bonda et al., 1995; Corradi-

Dell'Acqua, 2009). Cependant, la théorie de l'émulation explique tous ces résultats. Grush (2004) indique en effet que la copie efférente approvisionnant l'émulateur n'est pas forcément liée aux aires motrices primaires. La notion de copie efférente revêt effectivement un sens assez large, car bien qu'elle garde toujours une teneur motrice, celle-ci peut avoir différents niveaux d'intensité. Nous pouvons ainsi établir un continuum entre, d'un côté, une émulation produite à partir d'une copie efférente représentant précisément la force de contraction envoyée à chaque muscle, voir à chaque fibre musculaire, générée par les aires motrices primaires ou prémotrices; et de l'autre côté une émulation recevant des informations sur un geste global à effectuer, abstraite d'informations locales sur les unités motrices recrutées (faible résolution dynamique). Si le recrutement de l'AMS observé dans notre étude indique que la transformation spatiale d'assemblages de cubes a nécessité une copie efférente de bas niveau, donc assez concrète et impliquant des groupes musculaires de manière assez nette (Rizzolatti et al., 1998), l'absence de contribution prémotrice observée dans le cas des corps suggère que leur transformation a engagé des processus moteurs plus abstraits. Pourtant, une émulation a bien eu lieu dans les deux cas.

V. Un modèle de l'inscription corporelle dans les jugements de latéralité

Les différents mécanismes neurocognitifs que nous avons pu identifier en confrontant nos résultats à la littérature constituent un tout fonctionnel qu'il est maintenant temps de présenter de manière synthétique. Trois étapes principales jalonnent ce processus d'inscription corporelle de la latéralité d'objets: la perception précoce de la structure de l'objet; l'encodage de cette structure dans un référentiel égocentré; et la transformation spatiale de ce référentiel.

Perception précoce de la structure de l'objet

Conformément aux modèles structuraux de la reconnaissance visuelle (Biederman, 1987, Marr & Nishihara, 1978), la perception de la structure d'un objet nécessite en premier lieu l'identification de ses composants individuels (géons). Cette phase initiale permet une première catégorisation grossière de l'objet, intervenant 100ms après le début de la présentation du stimulus (Meeren et al., 2008), et permettant d'en connaître la nature (un corps, un visage, un assemblage de cubes...). Cette phase initiale est suivie, à 170ms, par un accès à la structure de l'objet (de Gelder et al., 2010). Ces informations plus complexes sur la configuration de l'objet sont fournies par le LOC (Op de Beeck et al., 2008). Ces

traitements sont dans leur ensemble automatiques et stéréotypés.

Encodage de la structure dans un référentiel égocentré

Les informations élaborées par le LOC sur des objets complexes sont fragiles et ne résistent pas à une transformation spatiale. La contribution d'autres structures corticales est donc nécessaire à l'encodage de leur latéralité en vue, par exemple, d'une rotation mentale. Le BSch offre un référentiel égocentré codant la configuration de l'objet, mais doit au préalable être aligné mentalement avec le stimulus. Cet alignement peut se produire à condition d'identifier les axes vertical, antéro-postérieur et latéral de l'objet sur la base de ses caractéristiques visuelles (Rock, 1975), permettant une estimation de la quantité de rotation nécessaire à la conjonction des axes de l'objet et de ceux du BSch. Une fois ce paramètre connu, la projection spatiale du corps sur l'objet, ou *spatial embodiment* (Amorim et al., 2006), peut se produire. Le BSch peut alors procéder à l'encodage de la latéralité de chaque constituant du stimulus devant être mémorisé: la configuration passe ici d'une représentation évanescence codée par les aires visuelles et ne correspondant à aucune représentation mentale, à un encodage de la latéralité solidement lié au corps, codée par le BSch du SPL et permettant la transformation spatiale de l'objet. On parle alors de *motoric embodiment* (Amorim et al., 2006).

Transformation spatiale du référentiel égocentré

Durant toute la durée de la rotation, le BSch sera mis à contribution afin de maintenir le codage de la latéralité. Cette phase ultime doit être envisagée comme une émulation (Grush, 2004), nécessitant d'une part une copie efférente (ordre moteur) et de l'autre un émulateur (prédisant les conséquences sensorielles de la copie efférente). Dans notre modèle, le rôle de l'émulateur est systématiquement joué par le SPL. Concernant la copie efférente, deux cas de figure peuvent cependant se présenter. Si l'objet qui a été encodé dans le référentiel égocentré est un corps humain, le maintien en mémoire de sa structure ne pose pas de problème car il peut être étroitement assimilé au BSch. La copie efférente a une faible teneur motrice et ne sert qu'à engager un mouvement rotatoire général du référentiel, comme si celui-ci était parfaitement rigide. Si, en revanche, l'objet codé est un assemblage de cubes, le BSch épouse sa configuration spatiale assez approximativement. Pour assurer l'intégrité de la structure spatiale et maintenir l'encodage de la latéralité tout au long de la transformation, l'émulation d'une activité posturale est nécessaire (Amorim et al., 2006). Celle-ci est assumée par l'AMS du cortex prémoteur, impliquée en particulier dans le maintien de la posture, et qui envoie une copie efférente au

SPL. Ce signal moteur est converti par l'émulateur en information sensorielle: la structure associée au référentiel égo-centré devient plus rigide et résiste à la transformation.

Tout au long de la transformation, l'émulation produite par le SPL est de nature spatiale, donc amodale. Pour pouvoir être comparée à un retour sensoriel visuel réel, l'estimation de l'émulateur doit également être exprimée visuellement (Grush, 2004). Ainsi, la rotation du référentiel égo-centré se produisant dans un espace mental à 3-D doit être actualisée selon le point de vue de l'individu, qui se matérialise en projection rétinienne 2-D. À l'issue de la rotation, l'image 2-D résultante pourra alors être comparée au retour visuel réel provenant de la rétine. Si l'individu est confiant de son émulation, il pourra juger si les deux objets sont identiques ou différents.

Une dernière remarque toutefois est nécessaire. Alors que dans notre Étude 1, les sujets avaient pour tâche de différencier explicitement la gauche de la droite de l'individu, cette distinction se faisait implicitement dans la seconde étude. Pourtant, dans un cas comme dans l'autre, le BSch fut mis à contribution.

VI. Penser le monde avec son corps

Nous avons montré dans quelle mesure les représentations du corps sont utilisées dans la résolution d'une tâche géométrique nécessitant une transformation spatiale, en l'occurrence la comparaison d'objets pouvant être les miroirs l'un de l'autre. S'il était attendu que le BSch soit mis à contribution pour le cas de stimuli humains, il est remarquable qu'un processus similaire s'observe pour des objets artificiels (lampes), et même abstraits (assemblages de cubes). De plus, dans ce dernier cas, l'imagerie cérébrale révéla une activité motrice additionnelle. Ces résultats sont la preuve qu'une tâche cognitive relativement abstraite peut être résolue en sollicitant des représentations mentales liées au corps et à l'action, il s'agit donc d'une émulation utilisant comme substrat les propriétés kinesthésiques du corps. À ce titre, nos conclusions s'inscrivent dans la théorie dite de la « cognition incarnée », d'après laquelle les opérations cognitives se basent sur des situations concrètes. En quelques sortes, la cognition incarnée conçoit les êtres pensant avant tout comme des êtres agissant (Anderson, 2003). Un bref tour d'horizon de cette théorie nous permettra de comprendre en quoi l'action nous aide à appréhender des problèmes complexes. Nous verrons, enfin, que cette conception peut avoir de lourdes conséquences sur notre reconstruction interne du monde extérieur, et justifie une investigation plus profonde des mécanismes mentaux par lesquels nous construisons nos représentations internes du

monde physique.

1. La théorie de la cognition incarnée

Pour Merleau-Ponty, la perception et la représentation prennent racine et se structurent dans des actions orientées vers des buts (Anderson, 2003). Les représentations sont ainsi une sublimation d'expériences du corps dans le monde, et elles conservent toujours cette substance que Gibson nomme l'*affordance* (« Mon corps et l'environnement m'offrent-ils les moyens d'atteindre mon but? »). Cette conception se démarque de la vision dualiste de Descartes, où l'âme et le corps sont considérés comme deux entités distinctes communiquant par l'intermédiaire des esprits animaux (Changeux, 1983). La théorie de la cognition incarnée attribue au corps un aspect central, car il est bien l'instrument indispensable à concrétisation de nos buts.

Selon Wilson (2002), la théorie de la cognition incarnée repose sur certaines propositions fondamentales. Toutes ne font pas encore l'unanimité, mais nous retiendrons parmi les plus reconnues des propositions du type « la cognition est contextuelle », ou « la cognition est au service l'action ». Étrangement, l'hypothèse radicale et fondamentale selon laquelle « la cognition a besoin du corps » suscite peu d'enthousiasme dans la communauté scientifique. L'auteur soutient que des activités abstraites trouvent dans les fonctions sensorimotrices un support précieux. Elle remarque que des structures mentales qui, d'un point de vue phylogénétique, ont évolué pour la perception et l'action sont également utilisées lorsque l'action est inhibée, déconnectées des entrées et sorties physiques par lesquelles elles sont initialement apparues. Leur nouvelle fonction devient la simulation (même si nous lui préférons désormais le terme émulation) de certains aspects du monde physique. S'appuyant sur les neurosciences cognitives, Wilson (2002) avance les arguments nécessaires pour considérer l'imagerie mentale, les mémoires épisodique implicite et de travail, ainsi que le raisonnement et la résolution de problèmes comme des simulations internes d'événements extérieurs. Cette interprétation rappelle le constructivisme de Piaget, selon laquelle les représentations symboliques, et même le raisonnement hypothético-déductif le plus abstrait, trouvent leur origine dans les interactions sensorimotrices entre le jeune enfant et son environnement (Piaget, 1966). De ce point de vue, l'inscription du bébé dans un environnement physique, social et linguistique est la clé du développement d'une intelligence flexible et inventive (Smith & Gasser, 2005).

L'apprentissage et la pratique des mathématiques est de moins en moins perçue comme une

activité purement intellectuelle isolée des facteurs socioculturels et contextuels. À l'instar de Berthoz qui préconise une réhabilitation du corps dans la résolution de problèmes géométriques, Núñez et al. (1999) défendent un ancrage contextuel des mathématiques. Selon eux, cette discipline n'est pas seulement facilitée par les expériences corporelles, mais en dépend totalement. Les plus grands physiciens et mathématiciens du vingtième siècle tels qu'Einstein et Poincaré adhèrent eux-mêmes à cette vision intuitionniste des mathématiques. Ainsi, Poincaré (1904) s'oppose à la vue Kantienne et soutient que le langage, même le plus abstrait, organise la trame pure de l'expérience selon un codage arbitraire. La géométrie euclidienne et le concept d'espace qui lui est né reposant sur une construction axiomatique, de la modification de ces axiomes résulte la création d'une géométrie aux propriétés nouvelles, telle que la géométrie de Lobatchevski. Selon le théoricien, aucune des deux n'est plus vraie ou plus fausse que l'autre, car toutes deux se construisent selon une rigueur implacable. Leurs fondements, cependant, sont différents mais également défendables car indémontrables dans les deux cas. Cependant, contrairement à la géométrie de Lobatchevski dont les axiomes contredisent le sens commun (ils ont donné naissance à la théorie de la relativité restreinte), la géométrie euclidienne repose sur des axiomes intuitifs, tels qu'une géométrie à trois dimensions. Notre conception intuitive d'un espace à trois dimensions s'explique d'ailleurs, selon Berthoz, par la physiologie de notre oreille interne, constituée notamment de trois canaux semi-circulaires formant des plans orthogonaux assimilables à un référentiel euclidien.

2. L'espace, le temps et le mouvement

Ces réflexions ouvrent la voie à un vieux débat opposant constructivistes et logiciens quant à l'origine du monde mathématique. Selon les premiers, les mathématiques sont une construction du cerveau, une représentation abstraite des phénomènes du monde extérieur. Leurs racines restent inextricablement plantées dans notre système perceptif. Les logiciens, à l'inverse, sont convaincus de la réalité objective des mathématiques et de leur existence indépendante de l'homme. Émerveillé par le formidable pouvoir prédictif des mathématiques dans les théories physiques dont il était lui-même une figure emblématique, Einstein s'interrogeait à ce sujet (Dehaene, 1997). Se peut-il que le monde soit réellement gouverné par des principes mathématiques? Pourtant, il concevait l'émergence des notions d'espace et de temps d'un point de vue clairement constructiviste (Berthoz, 1997). En effet, Einstein estimait que l'espace se construit à partir des objets, lesquels forment des points de repères permettant

de définir des axes. Dans cet espace ainsi défini, le changement d'aspect d'un objet doit s'expliquer par un déplacement de l'observateur, et doit être réversible: en faisant marche arrière, l'objet doit retrouver son aspect initial. Ce déplacement, ou variation de position, explique donc le changement d'aspect d'objets solides. Soulignons que jusqu'à présent, la notion de temps n'intervient pas encore. Seulement, comme le souligne Poincaré, la règle de la réversibilité ne s'observe plus pour des objets déformables (dont la structure ne se conserve pas). C'est, selon Einstein, de ce hiatus que naît la notion de temps. En effet, si l'espace à lui seul n'est pas suffisant pour expliquer la transformation d'objets, il faut envisager un autre facteur susceptible d'entraîner ces variations. La conception d'Einstein est extrêmement pertinente du point de vue de la théorie de la cognition incarnée, car elle fonde les notions d'espace et de temps dans le besoin qu'exprime l'homme de comprendre son environnement pour le maîtriser.

Nous avons vu, tout au long de notre travail, dans quelle mesure le système perceptif est capable d'associer deux points de vue différents à un unique objet. Ce phénomène se passe déjà à petite échelle: nous savons reconnaître un objet, que celui-ci soit représenté sur une photographie correctement orientée ou bien retournée, même si la reconnaissance est plus lente dans le second cas (Reed et al., 2006). Il en est de même lorsque l'objet a subi une rotation dans un espace 3-D, et le temps nécessaire à la reconnaissance sera proportionnel à l'amplitude de la rotation mentale à réaliser (Shepard et Metzler, 1971, voir aussi Perrett et al., 1998). Nous suggérons ainsi que grâce à son cerveau, l'individu peut, jusqu'à un certain point, imputer à l'espace des transformations qui à première vue pourraient s'expliquer par un effet du temps. Imaginons un être plat évoluant sur une feuille de papier posée au sol. Un enfant s'amuse à projeter l'ombre de sa main droite à la surface de la feuille de papier en la tournant petit à petit. L'être plat, considérant une photo de l'ombre prise avant, avec une seconde photo prise après la rotation conclura que l'objet a changé de forme au cours du temps. De notre point de vue, le problème est plus simple et ne nécessite pas la prise en compte du facteur temps: l'orientation spatiale de la main a tout simplement été modifiée dans notre espace à trois dimensions. Pour extrapoler, les physiciens du monde de papier utiliseraient la variable t là où ceux de notre monde se contenteraient des variables, x , y , z .

Si, grâce à notre capacité à nous déplacer, nous avons une prise sur l'espace, nous n'avons par définition aucun moyen de changer le cours du temps. Il semble donc que le cerveau cherche à attribuer aux transformations spatiales d'objets un maximum de causes à l'espace, que le corps maîtrise en se déplaçant grâce à ses muscles, et un minimum de causes au temps, dans lequel même un Hercule ne

saurait se déplacer. A ce titre, et comme le suggère Poincaré, notre système perceptif n'est pas initialement conçu pour dépasser le stade de la troisième dimension mais pourrait, à raison d'un entraînement adapté, percevoir un mouvement dans un espace à quatre dimensions (4-D). Si, mathématiquement, son calcul mathématique n'est fondamentalement pas différent d'un mouvement à une, deux ou trois dimensions (si ce n'est qu'un point se caractérise tout simplement par quatre coordonnées spatiales), la « perception » de cette quatrième dimension n'est absolument pas évidente. Ainsi, nous nous attendons à ce qu'un individu confronté à la projection sur un écran d'un mouvement 4-D interprète le changement d'apparence de l'objet comme une modification de sa structure en apparence non rigide, donc comme un effet du temps sur sa structure. Mais se pourrait-il, au même titre que les participants de nos expériences percevaient naturellement les changements d'apparence des objets comme une rotation dans un espace en 3-D, que des sujets entraînés parviennent à « sentir » le mouvement à l'origine de la transformation d'un objet évoluant dans un espace 4-D? Après tout, les objets « miroirs » que nos participants avait pour tâche de différencier constituaient finalement qu'un seul et même objet... À ceci près qu'ils avaient subi une rotation de 180 degrés dans un espace 4-D!

Dans notre démarche résolument constructiviste, nous envisageons donc que l'espace est une construction du cerveau née de notre association entre un déplacement et le changement d'apparence d'un objet. Mais jusqu'où l'espace, intimement lié au corps et au mouvement, parvient-il à expliquer notre perception du monde, et à partir d'où le concept de temps, totalement désincarné et indépendant de toute action humaine, devient-il indispensable pour prendre en considération ce que l'espace ne suffit pas à expliquer? Dans leur souci de saisir les mécanismes par lesquels le cerveau se construit une image cohérente du monde en vue d'y mener des actions orientées vers un but, il semble que les neurosciences cognitives soient la discipline la mieux à même de nous permettre de comprendre cette relation entre l'espace et le temps.

RÉFÉRENCES

-
- Amorim, M.-A., Isableu, B., & Jarraya, M. (2006). Embodied spatial transformations: “body analogy” for the mental rotation of objects. *Journal of Experimental Psychology : General*, 135, 327-347.
- Anderson, M. (2003). Embodied Cognition: A field guide. *Artificial Intelligence*, 149, 91-130.
- Bachoud-Lévis, A. C., Degos, J.-D. (2004). Designation et rapport à autrui. In Bachoud, A. C., Degos, J.-D. (Eds.). *L'Empathie*. (pp. 89-119). Paris: Odile Jacob.
- Bear, M., Connors, B. W., & Paradiso, M. A. (2007). *Neurosciences: à la découverte du cerveau*. Paris: Pradel.
- Beisteiner, R., Gartus, A., Erdler, M., Mayer, D., Lanzenberger, R., & Deecke, L. (2004). Magnetoencephalography indicates finger motor somatotopy. *European Journal of Neuroscience*, 19, 465-472.
- Bellebaum, C., Daum, I., Koch, B., Schwarz, M., & Hoffman, K.-P. (2005). The role of the human thalamus in processing corollary discharge. *Brain*, 128, 1139-1154.
- Bentin, S., Allison, T., Puce, A., Perez, E., & McCarthy, G. (1996). Electrophysiological studies of face perception in humans. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 8, 551-565.
- Berlucchi, G., & Aglioti, S. (1997). The body in the brain: neural bases of corporeal awareness. *Trends in Neuroscience*, 20, 560-564.
- Berthoz, A. (1997). *Le sens du mouvement*. Paris: Odile Jacob.
- Berthoz, A. (2003). *La décision*. Paris: Odile Jacob.
- Berthoz, A. (2005). Espace perçu, espace vécu, espace conçu. In Berthoz, A., & Recht, A. (Eds.). *Les Espaces de l'homme*. (pp. 127-160). Paris: Odile Jacob.
- Biederman, I. (1987). Recognition-by-components: a theory of human image understanding. *Psychological Review*, 94, 115-147.
- Bonda, E., Petrides, M., Frey, S., & Evans, A. (1995). Neural correlates of mental transformations of the body-in-space. *Proceedings of the national Academy of Sciences of USA*, 92, 11180-11184.
- Bright, P., Moss, H. E., Stamatakis, E. A., & Tyler, L. K. (2005). The anatomy of object processing: the role of anteromedial temporal cortex. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 58, 361-

377.

- Buxbaum, L. J., & Coslett, H. B. (2001). Specialised structural descriptions for human body parts: evidence from autotopagnosia. *Cognitive Neuropsychology*, 18, 289-306.
- Buxbaum, L. J., Giovannetti, T., & Libon, D. (2000). The role of the dynamic schema in praxis: evidence from primary progressive apraxia. *Brain and Cognition*, 44, 166-191.
- Caminiti, R., Ferraina, S., & Johnson, P. B. (1996). The sources of visual information to the primate frontal lobe: a novel role for the superior parietal lobule. *Cerebral Cortex*, 6, 319-328.
- Cavina-Pratesi, C., Monaco, S., Fattori, P., Galletti, C., McAdam, T. D., Quinlan, D. J., Goodale, M. A., & Culham, J. C. (2010). Functional magnetic resonance imaging reveals the neural substrates of arm transport and grip formation in reach-to-grasp actions in humans. *The Journal of Neuroscience*, 30, 10306-10323.
- Chaminade, T., Meltzoff, A. N., & Decety, J. (2005). An fMRI study of imitation: action representation and body schema. *Neuropsychologia*, 43, 115-127.
- Changeux, J. P. (1983). *L'homme neuronal*. Paris: Fayard.
- Changeux, J. P., & Connes, A. (1989). *Matière à pensée*. Paris: Odile Jacob.
- Corbetta, M., Miezin, F. M., Shulman, G. L., & Peterson, S. E. (1993). A PET study of visuospatial attention. *The Journal of Cognitive Neuroscience*, 13, 1202-1226.
- Corradi-Dell'Acqua, C., Hesse, M. D., Rumiati, R. I., & Fink, G. R. (2008). Where is a nose with respect to a foot? the left posterior parietal cortex processes spatial relationships among body parts. *Cerebral cortex*, 18, 2879-2890.
- Corradi-Dell'Acqua, C., & Rumiati, R. I. (2007). What the brain knows about the body : evidence for dissociable representations. In Corradi-Dell'Acqua, C., & Rumiati, R. I. (Eds.). *Brain Development In Learning Environments*. (pp. 50-64). Newcastle, UK : Cambridge Scholars Publishing.
- Corradi-Dell'Acqua, C., Tomasino, B., & Fink, G. R. (2009). What is the position of an arm relative to the body? Neural correlates of body schema and body structural description. *The Journal of Neuroscience*, 29, 4162-4171.
- Costantini, M., Galati, G., Ferretti, A., Caulo, M., Tartaro, A., Romani, G. L., & Aglioti, S. M. (2005).

-
- Neural systems underlying observation of humanly impossible movements : an fMRI study. *Cerebral Cortex*, 15, 1761-1767.
- de Gelder, B., Van den Stock, J., Meeren, H. K. M., Sinke, C. B. A., Kret, M. E., & Tamietto, M. (2010). Standing up for the body. Recent progress in uncovering the networks involved in the perception of bodies and bodily expressions. *Neuroscience and Behavioral Reviews*, 34, 513-527.
- Deffke, I., Sander, T., Heidenreich, J., Sommer, W., Curio, G., Trahms, L., & Lueschow, A. (2007). MEG/EEG sources of the 170-ms response to faces are co-localized in the fusiform gyrus. *NeuroImage*, 35, 1495-1501.
- Dehaene, S. (1997). *La bosse des maths*. Paris: Odile Jacob.
- Dehaene, S. (2007). *Les neurones de la lecture* Paris: Odile Jacob.
- Einstein, A., & Infeld, L. (1989). *L'évolution des idées en physique*. Paris: France Loisirs.
- Farrell, W. S. (1979). Coding left and right. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception & Performance*, 5, 42-51.
- Fattori, P., Raos, V., Breveglieri, R., Bosco, A., Marzocchi, N., & Galletti, C. (2010). The dorsomedial pathway is not just for reaching: grasping neurons in the medial parieto-occipital cortex of the macaque monkey. *The journal of Cognitive Neuroscience*, 30, 342-349.
- Galati, G., Lobel, E., Vallar, G., Berthoz, A., Pizzamiglio, & Le Bihan, D. (2000). The neural basis of egocentric and allocentric coding of space in humans: a functional magnetic resonance study. *Experimental Brain Research*, 133, 156-164.
- Gauthier, I., Anderson, A., Tarr, M. J., Skudlarski, P., & Gore, J. C. (1997). Levels of categorization in visual recognition studied with functional MRI. *Current Biology*, 7, 645-651.
- Gauthier, I., & Tarr, M. J. (1997). Becoming a "Greeble" expert: exploring mechanisms for face recognition. *Vision Research*, 37, 1673-1682.
- Gauthier, I., William, P., Tarr, M. J., & Tanaka, J. (1998). Training "Greeble" experts: a framework for studying expert object recognition processes. *Vision Research*, 38, 2401-2428.
- Gerardin, E., Sirigu, A., Lehericy, S., Poline, J.-B., Gaymard, B., Marsault, C., Agid, Y., & LeBihan, D. (2000). Partially overlapping neural networks for real and imagined hand movements. *Cerebral*

- Cortex*, 10, 1093-1104.
- Gibson, J. J. (1986). The theory of affordances. In Gibson, J. J. (Eds.). *Perceiving, Acting, Knowing*. (pp. 127-143). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Goodale, M. A., Meenan, J. P., Bühlhoff, H. H., Nicolle, D. A., Murphy, K. J., & Racicot, C. I. (1994). Separate neural pathways for the visual analysis of object shape in perception and prehension. *Current Biology*, 4, 604-610.
- Goodale, M. A., Milner, A. D., Jakobon, L. S., & Carey, D. P. (1991). A neurological dissociation between perceiving objects and grasping them. *Nature*, 349, 154-156.
- Graziano, M. S. A., & Gross, C. G. (1994). The representation of extrapersonal space: a possible role for bimodal, visual-tactile neurons. In Graziano, M. S. A., & Gross, C. G. (Ed.). *The Cognitive Neurosciences*. (pp. 1021-1034). MIT Press.
- Grill-Spector, K., Kourtzi, Z., & Kanwisher, N. (2001). The lateral occipital complex and its role in object recognition. *Vision Research*, 41, 1409-1422.
- Grill-Spector, K., Kushnir, T., Edelman, S., Avidan, G., Itzhak, Y., & Malach, R. (1999). Differential processing of objects under various viewing conditions in the human lateral occipital complex. *Neuron*, 24, 187-203.
- Grill-Spector, K., & Malach, R. (2004). The human visual cortex. *Annual Review of Neuroscience*, 27, 649-677.
- Gross, C. (1992). Representation of visual stimuli in inferior temporal cortex. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 335, 40612.
- Grush, R. (2004). The emulation theory of representation: motor control, imagery and perception. *Behavioral and Brain Sciences*, 27, 377-442.
- Hall, D. L., & Friedman, A. (1994). Shape discrimination of three-dimensional objects depend on the number and location of bends. *Perception and Psychophysics*, 56, 288-300.
- Holmes, P. N., & Spence, C. (2004). The body schema and the multisensory representation(s) of peripersonal space. *Cognitive Processing*, 5, 94-105.
- Holmes, N., & Spence, C. (2006). Beyond the body schema: visual, prosthetic, and technological

- contributions to bodily perception and awareness. In Holmes, N., & Spence, C. (Eds.). *Human body perception from the inside out*. (pp. 14-64). Oxford: Oxford University Press.
- Jeannerod, M. (2002). Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. *NeuroImage*, 14, 103-109.
- Just, M. A., & Carpenter, P. A. (1985). Cognitive coordinate systems: accounts of mental rotation and low spatial individual differences in spatial ability. *Psychological Review*, 92, 137-172.
- Kessler, K., & Thomson, L. A. (2010). The embodied nature of spatial perspective taking : embodied transformation versus sensorimotor interference. *Cognition*, 114, 72-88.
- Kourtzi, Z., & Kanwisher, N. (2001). Representation of perceived object shape by the human lateral occipital complex. *Science*, 293, 1503-1509.
- Logothetis, N. K., & Sheinberg, D. L. (1996). Visual object recognition. *Annual Review of Neuroscience*, 19, 577-621.
- Lorenz, K. (1973). *L'envers du miroir. Une histoire naturelle de la connaissance*. Paris, Champs Flammarion.
- Malach, R., Reppas, J. B., Benson, R. R., Kwong, K. K., Jiang, H., Kennedy, W. A., Ledden, P. J., Brady, T. J., Rosen, B. R., & Tootell, R. B. H. (1995). Object-related activity revealed by functional magnetic resonance imaging in human occipital cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 92, 8135-8139.
- Maravita, A., & Iriki, A. (2004). Tools for the body (schema) *Trends in Cognitive Sciences*, 8, 79-86.
- Maravita, A., Spence, C., & Driver, J. (2003). Multisensory integration and the body schema: close to hand and within reach. *Current Biology*, 13, 531-539.
- Marr, D., & Nishihara, H. K. (1978). Representation and recognition of the spatial organization of three-dimensional shapes. *Proceedings of the Royal Society of London, series B*, 200, 269-294.
- Massion, J. (1992). Movement, posture and equilibrium: interaction and coordination. *Progress in Neurobiology*, 38, 35-56.
- Metzler, J., & Shepard, R. N. (1974). Transformational studies of the internal representation of three-dimensional objects. In Metzler, J., & Shepard, R. N. (Ed.). *Theories of cognitive psychology: The*

- Loyola symposium. (pp. 147-202). Potomac, MD: Lawrence Erlbaum.
- Milner, A. D., Paulignan, Y., Dijkerman, H. C., Michel, F., & Jeannerod, M. (1999). A paradoxical improvement of misreaching in optic ataxia: new evidence for two separate neural systems for visual localization. *Proceedings of the Royal Society of London, series B*, 266, 2225-2229.
- Moss, H. E., Rodd, J. M., Stamatakis, E. A., Bright, P., & Tyler, L. K. (2004). Anteromedial temporal cortex supports fine-grained differentiation among objects. *Cerebral Cortex*, 15, 616-627.
- Núñez, R. E., Ewards, L. D., & Matos, J. F. (1999). Embodied cognition as grounding for situatedness and context in mathematics education. *Educational Studies in Mathematics*, 39, 45-65.
- Op de Beeck, H. P., Torfs, K., & Wagemans, J. (2008). Perceived shape similarity among unfamiliar objects and the organization of the human object vision pathway. *The Journal of Neuroscience*, 28, 10111-10123.
- Op de Beeck, H. P., Béatse, E., Wagemans, J., Sunaert, S., & Van Hecke, P. (2000). The representation of shape in the context of visual object categorization tasks. *NeuroImage*, 12, 28-40.
- Parkison, A., Condon, L., & Jackson, S. R. (2010). Parietal cortex coding of limb posture: In search of the body schema. *Neuropsychologia*, 48, 3228-3234.
- Parsons, L. M. (1994). Temporal and kinematic properties of motor behavior reflected in mentally simulated action. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception & Performance*, 20, 709-730.
- Penfield, W., & Jasper, H. (1954). *Epilepsy and the functional anatomy of the human brain*. Oxford, England: Little, Brown & Co..
- Perrett, D. I., Oram, M. W., & Ashbridge, E. (1998). Evidence accumulation in cell populations responsive to face: an account of generalisation of recognition without mental transformations. *Cognition*, 37, 111-145.
- Petit, J-L. (2004). Empathie et intersubjectivité. In Berthoz, A., & Jorland, G. (Eds.). *L'Empathie*. (pp. 123-147). Paris: Odile Jacob.
- Piaget, J., & Inhelder, B. (1966). *La psychologie de l'enfant*. Paris: PUF.
- Pobric, G., & Hamilton, A. F. (2006). Action understanding requires the left inferior frontal cortex.

-
- Current Biology*, 16, 524-529.
- Poggio, T., & Edelman, S. (1990). A network that learns to recognize three-dimensional objects. *Nature*, 343, 263-266.
- Poincaré, H. (1968). *La science et l'hypothèse*. Paris: Flammarion.
- Pourtois, G., Schwartz, S., Spiridon, M., Martuzzi, R., & Vuilleumier, P. (2009). Object representations for multiple visual categories overlap in lateral occipital and medial fusiform cortex. *Cerebral Cortex*, 19, 1806-1819.
- Ramm, B. J., Cummins, T. D. R., & Slaughter, V. (2010). Specifying the human body configuration. *Visual Cognition*, 18, 898-919.
- Reed, C. L., Stone, V. E., Bozova, S., & Tanaka, J. (2003). The body inversion effect. *Psychological Sciences*, 14, 302-308.
- Reed, C. L., Stone, V. E., Grubb, J. D., & McGoldrick, J. E. (2006). Turning configural processing upside down : part and whole body postures. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception & Performance*, 32, 73-87.
- Riesenhuber, M., Poggio, T. (1999). Hierarchical models of object recognition in cortex. *Nature Neuroscience*, 2, 1019-1025.
- Riesenhuber, M., Poggio, T. (2000). Models of object recognition. *Nature Neuroscience*, 3, 1199-1204.
- Rizzolatti, G., Luppino, G., & Matelli, M. (1998). The organization of the cortical motor system: new concepts. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 106, 283-296.
- Rizzolatti, G., & Craighero, L. (2004). The mirror-neuron system. *Annual Review of Neurosciences*, 27, 169-192.
- Rock, I. (1974). The perception of disoriented figures. *Scientific American*, 230, 78-85.
- Rossion, B., Joyce, C. A., Cottrell, G. W., & Tarr, M. J. (2003). Early lateralization and orientation tuning for face, word, and object processing in the visual cortex. *NeuroImage*, 20, 1609-1624.
- Schwoebel, J., & Coslett, H. B. (2005). Evidence for multiple, distinct representations of the human body. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17, 543-553.

- Shepard, R. N. (2000). *L'oeil qui pense*. Seuil.
- Shepard, R. N., & Metzler, J. (1971). Mental rotation of three-dimensional objects. *Science*, 171, 701-703.
- Smith, L., & Gasser, M. (2005). The development of embodied cognition: six lessons from babies. *Artificial Life*, 11, 13-30.
- Stephan, K. M., Fink, G. R., Passingham, R. R., Silbersweig, D., Ceballos-Baumann, A. O., Frith, C. D., & Frackowiak, R. S. J. (1995). Functional anatomy of the mental representation of upper extremity movements in healthy subjects. *Journal of Neurophysiology*, 73, 373-386.
- Takana, K. (1996). The inferotemporal cortex and object vision. *Annual Review of Neuroscience*, 19, 109-139.
- Takana, K. (2003). Columns for complex visual object features in the inferotemporal cortex: clustering of cells with similar but slightly different stimulus selectivities. *Cerebral Cortex*, 13, 90-99.
- Tarr, M. J., Cheng, Y. D. (2003). Learning to see faces and objects. *Trends in Cognitive Sciences*, 7, 23-30.
- Tarr, M. J., Williams, P., Hayward, W. G., & Gauthier, I. (1998). Three-dimensional object recognition is viewpoint-dependant. *Nature Neuroscience*, 1, 275-277.
- Tessari, A., Ottoboni, G., Symes, E., & Cubelli, R. (2010). Hand processing depends on the implicit access to a spatially and bio-mechanically organized structural description of the body. *Neuropsychologia*, 48, 681-688.
- Trierweiler, S. J., & Donovan, C. M. (1994). Exploring the ecological foundations of memory in psychotherapy: interpersonal affordance, perception, and recollection in real time. *Clinical Psychology Review*, 14, 301-326.
- Urgesi, C., Calvo-Merino, B., Haggard, P., & Aglioti, S. (2007). Transcranial magnetic stimulation reveals two cortical pathways for visual body processing. *The Journal of Neuroscience*, 27, 8023-8030.
- Vallar, G., Lobel, E., Galati, G., Berthoz, A., Pizzamiglio, L., & Le Bihan, D. (2000). A fronto-parietal system for computing the egocentric spatial frame of reference in humans. *Experimental Brain*

Research, 124, 281-286.

- Vingerhoets, G., & Sarrechia, I. (2009). Individual differences in degree of handedness and somesthetic asymmetry predict individual differences in left- right confusion. *Behavioural Brain Research*, 204, 212-216.
- Wilson, M. (2002). Six views of embodied cognition. *Psychonomic Bulletin & Review*, 9, 625-636.
- Wolpert, D. M., Goodbody, S. J., & Husain, M. (1998). Maintaining internal representations: the role of the human superior parietal lobe. *Nature Neuroscience*, 1, 529-533.
- Wraga, M., Boyle, H. K., & Flynn, C. M. (2010). Role of motor processes in extrinsically encoding mental transformations. *Brain and Cognition*, 74, 193-202.
- Wraga, M., Shepard, J. M., Church, J. A., Inati, S., & Kosslyn, S. M. (2005). Imagined rotation of self versus objects: a fMRI study. *Neuropsychologia*, 43, 1351-1361.
- Yin, R. K. (1969). Looking at upside-down faces. *Journal of Experimental Psychology*, 81, 141-145.
- Zacks, J. M., & Tversky, B. (2005). Multiple systems for spatial imagery: transformations of objects and bodies. *Spatial Cognition & Computation*, 5, 271-306.

ANNEXES

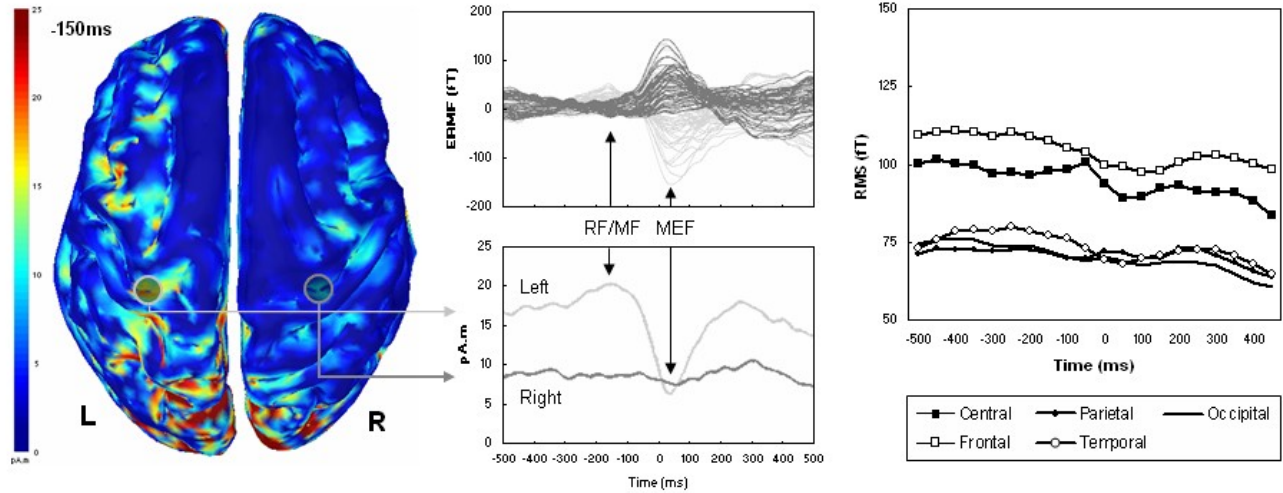


Figure 24. Champs magnétiques évoqués (ERMF et RMS) et courants électriques reconstitués (pA.m) au cours de la seconde centrée sur l'appui du bouton réponse avec l'index ou le majeur.

Image de gauche: cartographie corticale (vue de dessus) 150 ms avant la réponse motrice.

Graphique du milieu, au-dessus: évolution au cours du temps du champ magnétique évoqué pour les capteurs centraux, frontaux et pariétaux de l'hémisphère gauche (trait clairs) et droit (traits foncés), révélant un premier pic d'activation 150 ms avant la contraction du doigt, correspondant à la préparation motrice (RF/MF: Readiness Field, Motor Field) suivie d'un second pic 50ms après la contraction associé au champ sensoriel évoqué (MEF: Motor Evoked Field).

Graphique du milieu, au-dessous: évolution au cours du temps de l'activité électrique dans la région responsable de la contraction de la main dans le sillon central gauche (gris clair: hémisphère gauche, gris foncé: hémisphère droit).

Graphique de droite: Évolution des RMS au cours du temps et pour chaque lobe. Nous remarquons que l'activité est supérieure dans les lobes frontaux et pariétaux.

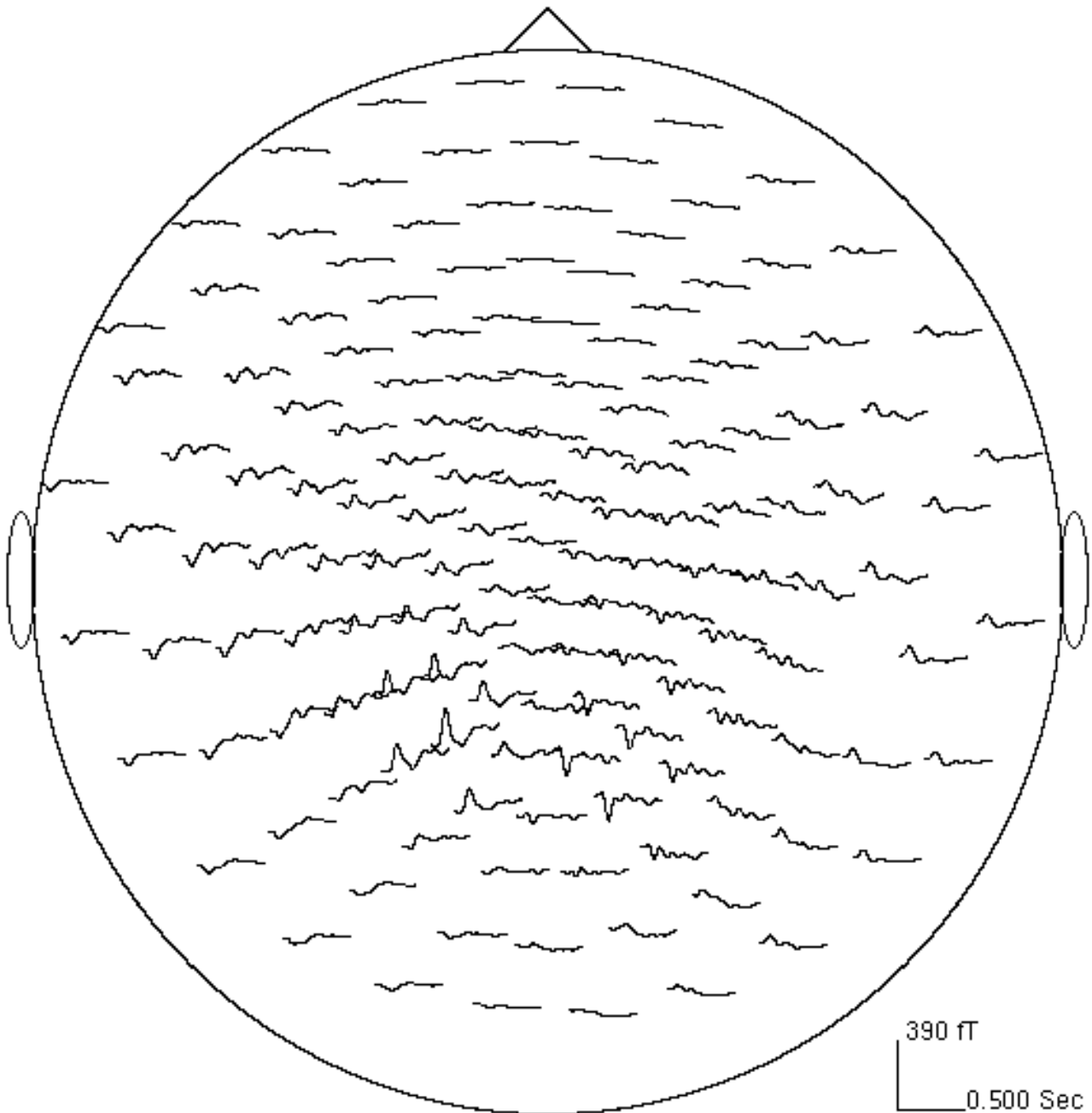


Figure 25. Évolution des champs magnétiques évoqués au cours des 500 ms suivant l'apparition du stimulus visuel à la Vue 1 pour chaque capteur. Un pic d'activité est observable autour de 100ms, principalement dans la région pariétale gauche, et à un moindre degré au niveau occipital et temporal.

Les mécanismes neurocognitifs de l'inscription corporelle dans les jugements de latéralité

Résumé. Cette thèse a pour thème l'étude des mécanismes neurocognitifs impliqués dans la détermination de la latéralité intrinsèque d'objets. Dans une première étude, nous avons montré qu'une projection de son propre schéma corporel sur un objet est nécessaire pour en différencier la gauche de la droite. Cette inscription corporelle fut observée aussi bien pour des stimuli humains que non humains, suggérant que la présence d'axes intrinsèques à l'objet est suffisante pour y permettre la projection du corps. Une seconde étude nous a permis de mieux comprendre les mécanismes neuronaux de l'inscription corporelle, en utilisant une tâche de comparaison de formes identiques ou miroir différemment orientées. Les stimuli étaient soit des corps humains, soit des assemblages de cubes. La magnétoencéphalographie (MEG) révéla une implication du lobe pariétal supérieur gauche dans l'incarnation et la transformation spatiale des deux stimuli. Par ailleurs, une contribution de l'aire motrice supplémentaire fut observée dans le cas des cubes. Ainsi, nous proposons de considérer le lobe pariétal supérieur comme le substrat neural d'un émulateur utilisant le schéma corporel afin d'encoder la latéralité d'un objet et de prédire les conséquences visuelles d'une transformation spatiale. La contribution additionnelle de l'aire motrice supplémentaire a probablement facilité la transformation de formes non familières, par l'envoi d'une commande motrice à l'émulateur visant à accroître la cohérence de l'objet tourné mentalement. Ces interprétations supportent l'idée d'une cognition incarnée dans les actions corporelles.

Mots Clés. Latéralité, inscription corporelle, schéma corporel, lobe pariétal supérieur, aire motrice supplémentaire

The neurocognitive mechanisms of embodiment for handedness judgements

Abstract. The aim of this thesis was to study the neurocognitive mechanisms implicated in the determination of objects intrinsic handedness. In a first study, we evidenced that distinguishing the left from the right of an object requires a mental projection of the body schema onto the stimulus. This embodiment process occurred for human and non human stimuli as well, suggesting that the mere presence of intrinsic axes on stimulus enables the bodily projection. In a second study, we explored the neural mechanisms underlying embodiment in a handedness shape matching task, using human bodies and cubes assemblies as stimuli with different orientations. Magnetoencephalography (MEG) revealed that the left superior parietal lobe participated in the embodiment and spatial transformation of both stimuli. In addition, we observed a contribution of the supplementary motor area for cube assemblies specifically. Therefore, we consider the superior parietal lobe as the neural substrate of an emulator processing the body schema to encode handedness and to predict the visual consequences of a spatial transformation. Besides, the additional contribution of the supplementary motor area probably helped the spatial transformation of unfamiliar shapes by backpropagating a motor command to the emulator to increase cohesiveness of the mentally rotated object. These interpretations support the grounding of cognition in bodily actions.

Keywords. Handedness, embodiment, body schema, superior parietal lobe, supplementary motor area
