



**HAL**  
open science

# Liage sensoriel par l'action : rôle des modèles internes et approche diagnostique dans le cadre de la maladie d'Alzheimer

Xavier Corveleyn

► **To cite this version:**

Xavier Corveleyn. Liage sensoriel par l'action : rôle des modèles internes et approche diagnostique dans le cadre de la maladie d'Alzheimer. Psychologie. Université Charles de Gaulle - Lille III, 2013. Français. NNT : 2013LIL30017 . tel-01080073

**HAL Id: tel-01080073**

**<https://theses.hal.science/tel-01080073>**

Submitted on 4 Nov 2014

**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.

# Liage sensoriel par l'action : rôle des modèles internes et approche diagnostique dans le cadre de la maladie d'Alzheimer.

Thèse présentée en vue de l'obtention du  
Doctorat en Psychologie  
Par  
Xavier Corveleyn

Sous la direction du Pr. Yann Coello

## **Membres du jury**

Dr. Muriel Boucart, Université Lille 2 (rapporteur)  
Dr. Jean-Louis Vercher, Université Aix-Marseille (rapporteur)  
Pr. Joan López-Moliner, Université de Barcelone  
Pr. Philippe Allain, Université d'Angers  
Pr. Yann Coello, Université Lille 3

Soutenue publiquement le 12 décembre 2013



Mamie,  
Au p'tit Quinquin





## REMERCIEMENTS

Je remercie en premier lieu Yann Coello pour sa confiance et son suivi pendant ces nombreuses années. Merci de m'avoir encouragé dans toutes les propositions que j'ai pu vous soumettre (même les plus farfelues). Sachez que l'indépendance et l'autonomie que j'ai développées avec vous me seront utiles dans tout ce que j'entreprendrai à l'avenir. Je tiens également à remercier Joan Lopèz-Moliner pour son aide précieuse, ses réflexions et suggestions pertinentes ainsi que pour la rapidité de ses réponses et son optimisme en toutes circonstances.

Je remercie le Dr. Muriel Boucart et le Dr. Jean Louis Vercher d'avoir accepté de prendre de leur temps et d'apporter leur expertise à ce travail ainsi que le Pr. Philippe Allain d'avoir accepté de faire partie de mon jury. Vos commentaires et suggestions seront une source d'inspiration pour les prochaines années.

Merci à l'ensemble des professeurs et ingénieurs d'étude du laboratoire URECA pour les échanges que nous avons pu avoir. Plus particulièrement, je tiens à remercier Yvonne Delevoye pour les discussions et sa confiance dans les charges de cours, Françoise Lefèvre de se battre si ardemment pour garder l'excellent niveau de statistique dont bénéficie les étudiants de Lille 3, Laurent Ott pour son aide en programmation et enfin Emmanuelle Fournier, sans ton organisation et ta rigueur, beaucoup de projets prendraient l'eau.

Je tiens à remercier l'ensemble des doctorants d'URECA, ce fut un plaisir d'être votre dévoué chef tyrannique mais surtout votre collègue et ami. Merci plus particulièrement à Antoine, Jérémy et Aurélien, me plaindre avec vous fut un plaisir et merci à Eve pour son enthousiasme, continue d'embêter les doctorants restants. Je remercie également l'équipe d'Espace Doctorants et les différents adhérents que j'ai pu rencontrer. Je me suis grandement enrichi de votre diversité. Enfin, merci à Caroline et surtout à Guisela pour la relecture finale.

Merci aux étudiants qui ont fait l'effort de rentrer dans mon monde et dans mes recherches, qui ont supporté mes prérogatives et ont contribué pour beaucoup à l'élaboration de cette thèse et en particulier de l'étude 5. J'espère qu'ils ont un peu appris à mes côtés. Merci aussi à l'ensemble des participants ayant bien voulu réaliser près de 4000 pointages, et regarder près de 10000 changements de couleur (rouge-vert) et de changements de position. Sans eux et leur courage, ce travail n'aurait pas vu le jour.

Enfin, pour finir le côté universitaire, je tiens également à remercier Joëlle Caullier, Catherine Maignant et Jean-Christophe Jolivet pour le combat qu'ils mènent au nom des doctorants. Le nez dans nos recherches, nous ne nous rendons pas toujours compte de ce que vous faites pour nous. Merci également à Sylvie Lots et Franck Bouilhol de croire en l'Université, de continuer à promouvoir les sciences humaines et sociales à l'extérieur de ses murs et d'aider l'Université et le monde de l'Entreprise à se rencontrer. Ils ont tant à s'apporter. Nos échanges m'ont permis de m'évader et d'apercevoir un autre avenir.

Je remercie également tout le personnel des Hauts d'Amandi ainsi que les résidents. Je n'ai pas la place de tous vous citer ici mais sachez que je ne vous oublierai pas. Cette année passée à vos côtés m'a beaucoup appris. Continuez à être formidable et à faire votre métier avec passion.

Un merci original à Arthur, alias Alexandre Astier, pour son œuvre qui m'a accompagné dans mes réflexions. Merci à Karadoc de défendre ardemment la bonne bouffe si précieuse en ces temps modernes et merci à Perceval pour sa naïveté rassurante et ses raisonnements absurdes, c'est comme cela que l'on crée l'innovation.

Merci également à ma deuxième première famille, Odalia, Franco et Célia de m'avoir accueilli. Je n'oublierai jamais ce que vous avez fait pour moi. Merci aussi à Géraldine, je serais là pour Cloé, c'est promis.

Enfin et surtout merci à celle sans qui tout ça n'aurait pas été possible. Merci d'avoir été là. Merci de m'avoir soutenu. Merci de m'avoir empêché environ un bon milliard de fois d'arrêter ce travail. Merci tout simplement d'avoir cru en moi. Je ne sais pas de quoi sera fait l'avenir mais je sais déjà que le passé a été merveilleux à tes côtés, alors merci à toi, Angela.

## **PUBLICATIONS LIEES AUX TRAVAUX DE THESE**

### **Publications**

Corveleyn, X., López-Moliner, J., Ott, L., & Coello, Y., The spatial constraints of action effect on sensory binding. (*submitted*)

Corveleyn, X., López-Moliner, J., & Coello, Y., Sensorimotor adaptation modifies action effect on sensory binding. (*submitted*)

Corveleyn, X. & Coello, Y. (2013). Role of motor action on perceptual asynchronies. Rôle de l'action sur les asynchronies perceptives. *Psychologie Française*.

Corveleyn, X., López-Moliner, J., & Coello, Y. (2012). Motor action reduces temporal asynchrony between perceived visual changes. *Journal of Vision*, 12(11).

### **Communication orale à des congrès internationaux**

Corveleyn, X., López-Moliner, J., and Coello, Y. (Juillet 2011). The role of motor action in temporal order judgments. *IV<sup>e</sup> The Iberian congress on perception*. Palma, Espagne.

### **Communication orale à des congrès nationaux**

Corveleyn, X., López-Moliner, J., and Coello, Y. (Septembre 2013). Binding par l'action, fenêtre temporelle et apprentissage. *55<sup>e</sup> Congrès de la société Française de Psychologie*. Lyon.

Corveleyn, X., López-Moliner, J., and Coello, Y. (Juin 2012). Effet temporel de l'action motrice sur l'intégration sensorielle. *VII<sup>ème</sup> Journée Scientifique des Jeunes Chercheurs en Psychologie*. Lille.

Corveleyn, X., López-Moliner, J., and Coello, Y. (Juin 2011). Action motrice volontaire, intégration perceptive et contingence. *VI<sup>ème</sup> Journée Scientifique des Jeunes Chercheurs en Psychologie*. Lille.

### **Communications affichées à des congrès internationaux**

Corveleyn, X., López-Moliner, J., and Coello, Y. (Septembre 2012). Motor action reduces the temporal asynchrony between two visual but not visuo-tactile changes. *XXIV<sup>e</sup> The European Conference on Visual Perception*. Alghero, Italie.

Corveleyn, X., López-Moliner, J., and Coello, Y. (July 2012). Motor action reduces temporal asynchrony between perceived visual changes. *30th International Congress of Psychology*. Cape Town, Afrique du Sud.

Corveleyn, X., López-Moliner, J., and Coello, Y. (Août 2011). Role of sensorimotor contingencies on binding by action. *XXIII<sup>e</sup> The European Conference on Visual Perception*. Toulouse, France.

Corveleyn, X., López-Moliner, J., and Coello, Y. (Août 2010). Role of Action in sensory integration. *XXII<sup>e</sup> The European Conference on Visual Perception*. Lausanne, Suisse.

### **Communications affichées à des congrès nationaux**

Corveleyn, X., López-Moliner, J., and Coello, Y. (Septembre 2011). Agir pour voir : effet de l'apprentissage. *53<sup>e</sup> Congrès de la société Française de Psychologie*.

Corveleyn, X., López-Moliner, J., and Coello, Y. (Septembre 2010). Rôle de la motricité dans l'intégration sensorielle. *52<sup>e</sup> Congrès de la société Française de Psychologie – Prix Janet Jeune Chercheur (section Recherche)*.

### **Publications et communications grand public**

Di Pastena, A., Corveleyn, X., Kania, C., De Rycker, M. A. (Mai 2013). Comment mieux communiquer avec un proche atteint de la maladie d'Alzheimer? *Conférence organisé par L'EHPAD Les Hauts d'Amandi. Article de presse La voix du Nord*.

Corveleyn, X. (2012). Bouger pour mieux voir ! *Doctoriales franco-belges*. Le Floréal - Mont Saint-Aubert, Belgium. – *Prix du meilleur poster*

Corveleyn, X. (Octobre 2010). Recherche, Perception visuelle, Action Motrice. *Projet "La Grande Ouverture", collaboration Association Espace doctorants-ERSEP (Ecole Régionale Supérieure d'Expression Plastique*. Tourcoing : France.

### **Prix**

1. Corveleyn, X., López-Moliner, J., and Coello, Y. (Septembre 2010). Rôle de la motricité dans l'intégration sensorielle. *52<sup>e</sup> Congrès de la société Française de Psychologie – Prix Janet Jeune Chercheur (section Recherche)*.
2. Corveleyn, X. (2012). Bouger pour mieux voir ! *Doctoriales franco-belges*. Le Floréal - Mont Saint-Aubert, Belgium. – *Prix du meilleur poster*.





# SOMMAIRE

<b>REMERCIEMENTS.....</b>	<b>5</b>
<b>PUBLICATIONS LIEES AUX TRAVAUX DE THESE .....</b>	<b>7</b>
<b>INTRODUCTION GENERALE .....</b>	<b>15</b>
<b>PARTIE 1. INTRODUCTION.....</b>	<b>25</b>
<b>1. PERCEVOIR DANS UN ESPACE MULTI-SENSORIEL.....</b>	<b>25</b>
<b>1.2 MODELE DES DEUX VOIES VISUELLES.....</b>	<b>27</b>
<i>1.2.1 La voie ventrale.....</i>	<i>28</i>
<i>1.2.2 La voie dorsale.....</i>	<i>30</i>
<b>1.3. DONNEES EXPERIMENTALES .....</b>	<b>34</b>
<i>1.3.1. Données neuropsychologiques.....</i>	<i>34</i>
<i>1.3.2. Données neurophysiologiques et neuro-anatomiques .....</i>	<i>36</i>
<i>1.3.3. Données psychophysiques .....</i>	<i>39</i>
1.3.3.a. Asynchronies dans les traitements visuels .....	40
<b>1.4. FACTEURS EXPLICATIFS DE LA VARIABILITE DES OBSERVATIONS COMPORTEMENTALES ET DES CONFLITS SPATIO-TEMPORELS .....</b>	<b>44</b>
<b>1.5. LA QUESTION DU LIAGE SENSORIEL.....</b>	<b>47</b>
<i>1.5.1. Définition et illustration.....</i>	<i>47</i>
<i>1.5.2. Hypothèses concernant le liage sensoriel.....</i>	<i>49</i>
1.5.2.a. Hypothèses attentionnelles .....	49
1.5.2.b. Hypothèses connexionnistes .....	51
1.5.2.c. Hypothèses neuronales .....	52
1.5.2.d. Hypothèses motrices .....	56
<b>2. LE SYSTÈME MOTEUR .....</b>	<b>57</b>
<b>2.1. LES MODELES INTERNES DANS LE CONTEXTE DES ACTES MOTEURS VOLONTAIRES ...</b>	<b>58</b>
<i>2.1.1. Modèles inverses .....</i>	<i>58</i>
<i>2.1.2. Modèles directs, copies d'efférences et états perceptifs prédits.....</i>	<i>59</i>
<b>2. 2. ORIGINE DES MODELES INTERNES ET SENSIBILITE A L'APPRENTISSAGE.....</b>	<b>61</b>
<b>2.3. RÔLE DES MODÈLES INTERNES .....</b>	<b>65</b>
<i>2.3.1. Attribution causale des actions et des évènements sensoriels (agentivité).....</i>	<i>65</i>
<i>2.3.2. Atténuation sensorielle.....</i>	<i>67</i>



2.3.3. <i>Liage intentionnel entre une action et un évènement sensoriel</i> .....	70
2.3.4. <i>Liage sensoriel par l'action de deux évènements visuels</i> .....	74
<b>3. EFFET DU VIEILLISSEMENT SUR LES RELATIONS PERCEPTION-ACTION</b>	<b>77</b>
<b>3.1. CONTEXTE SOCIAL DU VIEILLISSEMENT</b> .....	77
<b>3.2. LE CADRE DE LA MALADIE D'ALZHEIMER</b> .....	78
<b>3.3. EVOLUTION DU SYSTEME PERCEPTIVO-MOTEUR AU COURS DU VIEILLISSEMENT</b> .....	79
3.3.1. <i>Aspect Perceptif</i> .....	79
3.3.2. <i>Aspect Moteur</i> .....	80
3.3.3. <i>Interaction Perception/action et modèles internes</i> .....	81
<b>3.4. EVALUATION DE LA COGNITION MOTRICE DANS LES PATHOLOGIES DE TYPE ALZHEIMER</b> .....	84
<b>3.5. LA RECHERCHE AU-DELA DES CONTRAINTES DE TERRAIN</b> .....	86
<b>4. PROBLEMATIQUE GENERALE</b> .....	<b>87</b>
<b>PARTIE 2. ETUDES EXPERIMENTALES</b> .....	<b>93</b>
<b>1. PREAMBULE</b> .....	<b>93</b>
<b>2. ETUDE 1 : EFFET DE L'ACTION MOTRICE SUR LES ASYNCHRONIES PERCEPTIVES</b> .....	<b>95</b>
<b>3. ETUDE 2: ROLE DE L'EFFERENCE MOTRICE ET DES INFORMATIONS SOMESTHESIQUES DANS LE LIAGE SENSORIEL PAR L'ACTION</b> .....	<b>109</b>
<b>4. ETUDE 3 : ROLE DE L'APPRENTISSAGE DE NOUVELLES CONTINGENCES SENSORI-MOTRICES SUR LE LIAGE SENSORIEL PAR L'ACTION</b> .....	<b>127</b>
<b>5. ETUDE 4 : LES CONTRAINTES SPATIALES DE L'EFFET DE L'ACTION SUR LE LIAGE SENSORIEL</b> .....	<b>151</b>
<b>6. ETUDE 5 : RELATIONS PERCEPTION/ACTION AU COURS DU VIEILLISSEMENT SAIN ET PATHOLOGIQUE</b> .....	<b>167</b>
<b>6.1. METHODOLOGIE GENERALE</b> .....	168
<b>6.2. L'ENTRETIEN PRELIMINAIRE</b> .....	170
<b>6.3. TACHE D'IMAGERIE MOTRICE</b> .....	173
<b>6.4. TACHE DE ROTATION MENTALE</b> .....	180
<b>6.5. TACHE D'ATTEIGNABILITE</b> .....	188

6.6. TACHE DE JUGEMENT D'ORDRE TEMPOREL .....	197
<b>PARTIE 3. DISCUSSION GENERALE.....</b>	<b>211</b>
<b>1. LIAGE SENSORIEL PAR L'ACTION ET MODELES INTERNES .....</b>	<b>211</b>
<b>1.1 APPROCHE NEUROPHYSIOLOGIQUE DU LIAGE SENSORIEL PAR L'ACTION .....</b>	<b>215</b>
<b>1.2. PERSPECTIVES DE RECHERCHES SUR LE LIAGE PAR L'ACTION.....</b>	<b>217</b>
<b>1.3. LIAGE SENSORIEL PAR L'ACTION ET PATHOLOGIES.....</b>	<b>220</b>
<b>2. MODELES INTERNES AU COURS DU VIEILLISSEMENT SAIN ET PATHOLOGIQUE.....</b>	<b>222</b>
<b>3. REMEDIATION ET STIMULATION COGNITIVE.....</b>	<b>224</b>
<b>3.1. DEFINITION.....</b>	<b>224</b>
<b>3.2. REMEDIATION ET CAPACITES SENSORI-MOTRICES .....</b>	<b>225</b>
<b>3.3. ARGUMENT EN FAVEUR DE LA SENSIBILITE DES MODELES INTERNES A LA REMEDIATION COGNITIVE.....</b>	<b>226</b>
<b>BIBLIOGRAPHIE .....</b>	<b>231</b>
<b>ANNEXE 1. CRITERES DIAGNOSTIQUES DE LA MALADIE D'ALZHEIMER, NINCDS-ADRDA.....</b>	<b>253</b>
<b>ANNEXE 2. LETTRE D'INFORMATION.....</b>	<b>254</b>
<b>ANNEXE 3. CONSENTEMENT DE PARTICIPATION.....</b>	<b>255</b>
<b>RESUME.....</b>	<b>258</b>
<b>ABSTRACT .....</b>	<b>258</b>



## INTRODUCTION GENERALE



Le 24 juin 2012 à 23h42, lors de la séance des penalties, le gardien de l'équipe d'Italie arrête le tir de l'attaquant de l'Angleterre permettant ainsi à son équipe de se qualifier pour la demi-finale de l'euro 2012. D'un point de vue pratique et au-delà de la joie des italiens, reprenons cette scène au ralenti. Pour arrêter le ballon, le gardien a du localiser spatialement le ballon puis effectuer une action motrice pour l'attraper. Onze mètres séparaient le point de penalties du but. 17 mètres/seconde est la vitesse moyenne d'un tir. Ainsi, le ballon a mis environ 600 millisecondes (ms) pour arriver au niveau du gardien (Savelsbergh, Williams, Kamp, & Ward, 2002). Lorsqu'on sait que dans des conditions optimales, le temps de réaction pour discriminer un changement de position est compris entre 350 et 450 ms (Rossetti, Koga, & Mano, 1993; Tanaka & Shimojo, 1996), on comprend alors que la décision du gardien de

se lancer d'un côté ou de l'autre du but est intervenue avant même que l'attaquant ne touche le ballon pour tirer. En considérant ces informations, on peut alors aisément se demander si l'arrêt serait dû au hasard. L'expérience et l'entraînement du gardien n'y joueraient aucun rôle? Cela signifierait-il alors que vous auriez pu être à sa place et arriver au même résultat avec de la chance ?

Une autre explication peut être trouvée dans les modèles internes de la cognition motrice (Jordan & Rumelhart, 1992; Kawato, Furukawa, & Suzuki, 1987; Miall & Wolpert, 1996; Wolpert, Miall, & Kawato, 1998; Wolpert, Ghahramani, & Jordan, 1995). Ces modèles internes permettent, entre autres, de prédire les conséquences sensorielles d'une action dès la phase de programmation de cette action motrice. Ces prédictions des conséquences sensorielles des actions motrices sont basées sur les expériences sensori-motrices passées (Jordan & Rumelhart, 1992; Kawato et al., 1987; Miall & Wolpert, 1996; Wolpert et al., 1995). En se basant sur ces prédictions, il est possible d'évaluer la faisabilité d'une action (Jeannerod, 2006) et de réaliser des actions motrices contrôlées, fluides et adaptées à notre environnement (McIntyre, Gurfinkel, Lipshits, Droulez, & Gurfinkel, 1995). De même, l'observation d'une action active les mêmes réseaux neuronaux que ceux recrutés lors de la production d'une action motrice volontaire (Gallese, Fadiga, Fogassi, & Rizzolatti, 1996; Hari et al., 1998; Rizzolatti, Fadiga, Gallese, & Fogassi, 1996; Rizzolatti & Craighero, 2004). Cette activation commune permettrait de prédire les conséquences sensorielles de cette action motrice observée aussi bien que si nous la réalisions nous-mêmes, permettant ainsi d'attribuer une signification à l'action observée et d'anticiper sa finalité (Grezes, Costes, & Decety, 1998; Hari et al., 1998). C'est grâce à ce fonctionnement cérébral liant exécution, observation et anticipation que le gardien de but de l'Italie a pu arrêter le ballon. En effet, observer l'attaquant avancer pour frapper la balle a activé les aires cérébrales motrices du gardien comme si c'était lui-même qui allait frapper la balle. L'activation de ces aires cérébrales

motrices a généré des prédictions sur les conséquences sensorielles de cette action motrice observée (i.e., là où la balle allait partir). A partir de ces prédictions sensorielles, le système moteur du gardien a pu estimer avec une plus forte probabilité le bon geste d'arrêt à programmer et l'exécuter alors même que le joueur était seulement en train de frapper la balle. Les prédictions sensori-motrices auraient aussi des effets directs sur les temps d'intégration sensorielle. Haggard, Clark, & Kalogeras (2002) ont, par exemple, montré que le jugement de l'occurrence temporelle d'un son, précédé par une action motrice, était estimé 50 ms en moyenne plus tôt que l'estimation de ce même son lorsqu'il n'est pas précédé d'une action (liage intentionnel). Les actions motrices, et les signaux endogènes associés, peuvent donc moduler nos capacités d'intégration perceptive. Or, des études venant de la neuropsychologie, de la neurophysiologie et de la psychophysique ont montré l'existence d'asynchronies dans les traitements sensoriels (Bullier, 2001; Goodale, Milner, Jakobson, & Carey, 1991; Goodale & Milner, 1992; Livingstone & Hubel, 1987; Milner & Goodale, 2008; Moutoussis & Zeki, 1997a, 1997b). Ces asynchronies correspondent au fait que lorsque deux changements sensoriels (e.g. position, couleur, son, flash,...) sont présentés simultanément, ils sont perçus comme se produisant à des moments différents par les participants (Corveleyn, López-Moliner, & Coello, 2012; López-Moliner & Linares, 2006; Nishida & Johnston, 2002; Viviani & Aymoz, 2001). Autrement dit, il faut présenter les changements sensoriels en deux temps distincts pour que les participants les perçoivent comme se produisant de manière synchrone. Une des explications dominantes de ce phénomène est que des réseaux neuronaux différents seraient recrutés pour traiter les différentes informations sensorielles. Ces réseaux sont caractérisés par des propriétés temporelles spécifiques (Goodale & Milner, 1992; Milner & Goodale, 2008). L'existence de ces asynchronies pose le problème du liage des informations sensorielles pour obtenir une unité perceptive des stimuli sensoriels. En effet, dans la vie quotidienne, notre environnement est stable et unifié dans le temps (Roskies, 1999;

Treisman, 1996). Quels sont alors les mécanismes permettant d'unifier des traitements sensoriels pris en charge par des systèmes neuronaux ayant des organisations anatomiques différentes et avec, de surcroît, des temps de traitement différents ? Nous proposons d'étudier cette question du liage des informations sensorielles dans le cadre des comportements moteurs intentionnels (liage sensoriel par l'action). Pour comprendre ce mécanisme du liage sensoriel par l'action, il est nécessaire dans un premier temps d'identifier les asynchronies et d'étudier le rôle des comportements moteurs intentionnels sur ces dernières. Si les relations entre une action motrice et un attribut sensoriel ont fait l'objet de nombreuses études (liage intentionnel, Ebert & Wegner, 2010; Haggard et al., 2002; Haggard & Cole, 2007; Haggard, 2005; Moore & Obhi, 2012), *a contrario*, le liage sensoriel par l'action entre plusieurs attributs sensoriels a été peu étudié. Le comportement intentionnel que nous avons choisi est celui d'un geste d'atteinte d'une cible visuelle. En particulier, les études expérimentales que nous avons réalisées avaient pour but de tester l'hypothèse selon laquelle le fait de produire un acte moteur volontaire permet de supprimer l'asynchronie habituellement observée lors de la perception de deux attributs visuels, à savoir un changement de couleur et de position d'une cible visuelle (étude 1). Dans ce cadre, nous avons également étudié si le liage sensoriel par l'action implique le traitement de signaux somesthésiques et s'il reste limité aux caractéristiques de l'objet visé par l'action motrice (étude 2). Nous nous sommes également intéressés aux propriétés spatio-temporelles des modèles internes dans le liage sensoriel par l'action (étude 3 et 4). En effet, les modèles internes se construisent au fur et à mesure de nos interactions avec l'environnement (Jordan & Rumelhart, 1992; Kawato et al., 1987; Wolpert, Ghahramani, & Flanagan, 2001), ils sont ainsi soumis aux règles spatio-temporelles de ces interactions. Par exemple, lorsque je prends l'anse d'une tasse à café, un ensemble de conséquences sensorielles survient à chaque fois dans un ordre temporel précis : "Je vois mon bras bouger" puis "je ressens une stimulation tactile au bout de mes doigts",... Cette relation

stable entre une action et des réafférences sensorielles permet de créer un lien par un mécanisme d'association inscrit dans le matériel neuronal (Hebb, 1949). Ce lien permet ensuite, lorsque l'action programmée est "je vais prendre l'anse d'une tasse à café", de prédire les conséquences "je verrai mon bras bouger" puis "j'aurai une stimulation tactile au bout de mes doigts" en respectant une contiguïté temporelle et une congruence spatiale entre l'action et les conséquences sensorielles. Cette prédiction permet à l'organisme de se préparer aux stimuli sensoriels à venir et ainsi d'optimiser l'intégration des conséquences sensorielles de l'action motrice, tout comme notre gardien de but qui, au fil des entraînements, crée un lien entre la façon dont l'attaquant bouge pour tirer et l'endroit où le ballon est envoyé (Abernethy & Russell, 1987; Savelsbergh, Haans, Kooijman, & van Kampen, 2010; Savelsbergh et al., 2002). La répétition des entraînements permet également au gardien d'optimiser ses prédictions de l'estimation de la localisation du ballon ainsi que de l'action motrice qu'il doit exécuter pour l'arrêter. Dans ce cadre, l'étude 3 s'est intéressée aux contraintes temporelles associées à l'asynchronie, dans le contexte de nos études sur la perception d'un changement de couleur et de position d'une cible visuelle lors de la production d'une action motrice volontaire. L'impact de nouvelles contingences sensori-motrices sur ces contraintes temporelles nécessitant l'apprentissage de nouvelles relations entre la fin de l'action motrice et les changements environnementaux a également été testé dans l'étude 3. De la même manière, l'étude 4 s'est intéressée aux contraintes spatiales.

Enfin, l'étude 5 s'est intéressée à l'évolution des modèles internes au cours du vieillissement sain et pathologique. En effet, lors du vieillissement, on observe un déclin général des capacités motrices (Brogmus, 1991; Warabi, Noda, & Kato, 1986) et de l'intégration sensorielle (Bellgrove et al., 1997; Cooke, Brown, & Cunningham, 1989; Darling, Cooke, & Brown, 1989; Pohl, Winstein, & Fisher, 1996; Pratt, Chasteen, & Abrams, 1994; Seidler-Dobrin & Stelmach, 1998) pouvant être à l'origine d'un repli sur soi et d'une



diminution des interactions avec l'environnement. Cette diminution des capacités sensori-motrices serait précoce dans les démences de type Alzheimer et syndromes apparentés (Cole, Rotella, & Harper, 1998; Nowak & Hermsdörfer, 2005). Ces performances dégradées ne sont pas dépendantes des déficits cognitifs (Camarda et al., 2007) et permettraient d'objectiver la maladie d'Alzheimer dans environ 70% des cas (Werner, Rosenblum, Bar-On, Heinik, & Korczyn, 2006). Pourtant, à notre connaissance, aucune batterie normée et permettant de tester les couplages sensorimoteurs à un niveau cognitif n'est encore disponible à ce jour. Lorsque l'on sait que la question du diagnostic précoce reste un enjeu majeur pour la prise en soin des patients (Plan Alzheimer 2008-2012, renouvelé sur la période 2012-2016), on peut alors penser qu'une batterie testant les capacités des modèles internes et mettant en avant des patterns de réponses spécifiques en fonction du type de démence permettrait (1) de diagnostiquer de manière plus précoce la maladie d'Alzheimer et les syndromes apparentés, (2) de prédire les handicaps à venir (Guralnik, Ferrucci, Simonsick, Salive, & Wallace, 1995; Rantanen et al., 1999) et (3) de tester la pertinence de programme de remédiation ayant pour but de limiter les déficits sensori-moteurs. Pour cela nous avons mis au point quatre tâches qui, pour être réussies, nécessitent la mise en œuvre des capacités de prédiction des conséquences sensorielles des actions motrices. Ces tâches ont été proposées à des participants âgés de 30 à 98 ans et ayant ou non un profil cognitif de type Alzheimer ou syndrome apparenté.

Ce travail sera composé de trois parties. Une partie introductive permettra de présenter et discuter les notions, concepts et théories qui ont servis de support au travail expérimental réalisé. Nous présenterons le fonctionnement de la perception visuelle en mettant l'accent sur les modèles d'intégration des informations visuelles. Cette présentation nous amènera à aborder la question des asynchronies et le problème du liage des informations sensorielles. Nous aborderons ensuite les solutions proposées pour résoudre ces problèmes d'asynchronies

et plus particulièrement le concept des modèles internes permettant de prédire les variations sensorielles en lien avec la production d'une action motrice. Par conséquent, le rôle des modèles internes dans la programmation motrice volontaire ainsi que dans la perception visuelle sera abordé, de même que leur origine et leur sensibilité à l'apprentissage. Enfin, nous nous intéresserons à l'évolution des relations perception/action au cours du vieillissement sain et pathologique. Après cette partie introductive, le travail expérimental réalisé dans le cadre de cette thèse sera présenté dans une seconde partie. Enfin l'ensemble des résultats obtenus sera discuté dans une troisième partie.



# **Partie 1.**

## **INTRODUCTION**



## Partie 1. INTRODUCTION

### 1. Percevoir dans un espace multi-sensoriel

L'homme possède plusieurs systèmes sensoriels lui permettant de traiter en parallèle les nombreuses informations en provenance de son environnement (voir Tableau 1). Au-delà des différences de temps de conduction dues aux propriétés physiques des informations (e. g. la vitesse d'un son est d'environ 330 m/sec alors qu'une information visuelle se déplace à la vitesse de la lumière, soit 300 000 000 m/sec, Vroomen & Keetels, 2010), le système nerveux central doit également prendre en compte les contraintes temporelles associées à la transmission nerveuse des informations sensorielles qui dépendent du réseau neuronal utilisé ainsi que des spécificités de l'organisation architectonique du système nerveux central. En effet, le traitement des informations sensorielles implique des zones du cortex plus ou moins éloignées les unes des autres, caractérisées par des neurones dont les propriétés varient (Shepherd, 2003) et ayant des temps d'intégration de l'information non-uniformes. Des mécanismes et/ou zones d'intégration sont donc nécessaires afin de combiner les différentes informations sensorielles en provenance d'un même stimulus et permettre l'accès à un percept unique, stable et cohérent dans l'espace et le temps. Cette thèse portant essentiellement sur la perception des attributs visuels, la modalité visuelle sera davantage développée dans la partie suivante.

Modalité sensorielle	Energie	Organe récepteur	Régions corticales d'arrivées
<b>Vision</b>	Photoélectrique	Rétine	Cortex occipital (A17 -A18)
<b>Audition</b>	Mécanique	Cochlée (oreille interne)	Cortex temporal (A41 - A42)
<b>Toucher (somato-sensoriel)</b>	Mécanique	Peau	Gyrus postcentrale (cortex pariétal, A1, A2, A3)
<b>Goût</b>	Chimique	Langue et pharynx	Pied de la scissure centrale (cortex pariétal)
<b>Odorat</b>	Chimique	Epithélium (nez)	Cortex piriforme
<b>Equilibre (vestibulaire)</b>	Mécanique	Cellules ciliées	Cortex pariéto-insulaire
<b>Kinesthésie et proprioception</b>	Mécanique	Fuseaux musculaires, tendons et ligaments	Cortex pariétal

Tableau 1. Principales modalités sensorielles humaines et les aires primaires associées (adapté de Reynaud, 2002).

## 1.1. Le système visuel

Notre vision du monde passe par la réflexion de la lumière, en provenance des surfaces et objets de l'environnement, qui se projette sur la rétine. Cette information électromagnétique est transformée en potentiels d'actions par les cellules photo-réceptrices, de type cône ou bâtonnet, présentes sur la rétine. Cette transformation permet de transférer, via le nerf optique, l'image visuelle dans un format électrique au niveau des aires de traitement cortical (aire visuelle primaire ou V1) et sous-cortical (colliculus supérieur) par le biais des réseaux neuronaux parvocellulaires (davantage sensibles à la couleur, aux hautes fréquences spatiales et basses fréquences temporelles) et magnocellulaires (davantage sensibles aux basses fréquences spatiales et hautes fréquences temporelles, et ayant un plus faible seuil de détection des contrastes lumineux). La voie sous-corticale permet d'acheminer les informations jusqu'aux régions visuelles supérieures (cortex pariétal) sans passer par l'aire visuelle primaire (Humphrey & Weiskrantz, 1967; Perenin & Jeannerod, 1975; Pöppel, Held, & Frost, 1973; Weiskrantz, Warrington, Sanders, & Marshall, 1974). En effet, cette voie sous-corticale transfère les informations visuelles de la rétine au colliculus supérieur et projette sur le cortex pariétal supérieur en passant par le noyau pulvinar du thalamus (Figure 1). Elle interviendrait dans la localisation des stimuli lumineux, mais pas dans le traitement élaboré de leurs caractéristiques (Milner & Goodale, 1995) comme le montre les études sur les patients hémianopsiques (Humphrey & Weiskrantz, 1967).

Les cellules de l'aire visuelle primaire sont spatialement organisées de la même manière que les cellules de la rétine respectant ainsi une organisation retinotopique (Talbot & Marshall, 1941) et sont regroupées en colonne de 6 couches de cellule. Chaque colonne répond spécifiquement à une orientation précise. Cette spécificité varie de 2,5° d'une colonne à l'autre (Hubel & Wiesel, 1968). Il est à noter que des interactions latérales entre les colonnes peuvent avoir lieu de manière locale ou entre colonnes plus éloignées (Kohonen, 1982;

Stemmler, Usher, & Niebur, 1995). Ces interactions pourraient notamment avoir un rôle de filtrage lors du passage des informations visuelles à l'aire corticale de niveau supérieur (Grossberg, 1999). Les cellules dans le cortex visuel primaire (V1) sont également sélectives à la distance du stimulus présenté. En effet, les cellules de V1 intégrant des informations en provenance des deux yeux ne répondent que si une barre orientée est présentée à une distance donnée, et la position des yeux module la réponse de ces neurones (Trotter & Celebrini, 1999).

## **1.2 Modèle des deux voies visuelles**

A partir de V1, le modèle neurophysiologique de la perception visuelle dominant depuis les vingt dernières années est le modèle des deux voies visuelles (Goodale et al., 1991; Goodale & Milner, 1992; Milner & Goodale, 1996, 2008; Mishkin, Ungerleider, & Macko, 1983; Ungerleider & Haxby, 1994; Ungerleider & Mishkin, 1982) illustré par la Figure 1. Cette théorie suggère une répartition des traitements visuels au sein de deux voies. La première, appelée voie ventrale ou voie du "quoi (what)", interviendrait dans le traitement des informations visuo-sémantiques. Elle prendrait sa source dans le cortex visuel primaire (V1) et se projetterait au niveau du cortex inféro-temporal. La seconde, appelée voie dorsale ou voie du "où (where)" et du "comment (how)", se chargerait du traitement des informations spatiales et visuo-motrices. Elle prendrait sa source dans V1 et se projetterait au niveau du cortex pariétal postérieur (Goodale & Milner, 1992; Milner & Goodale, 2008).



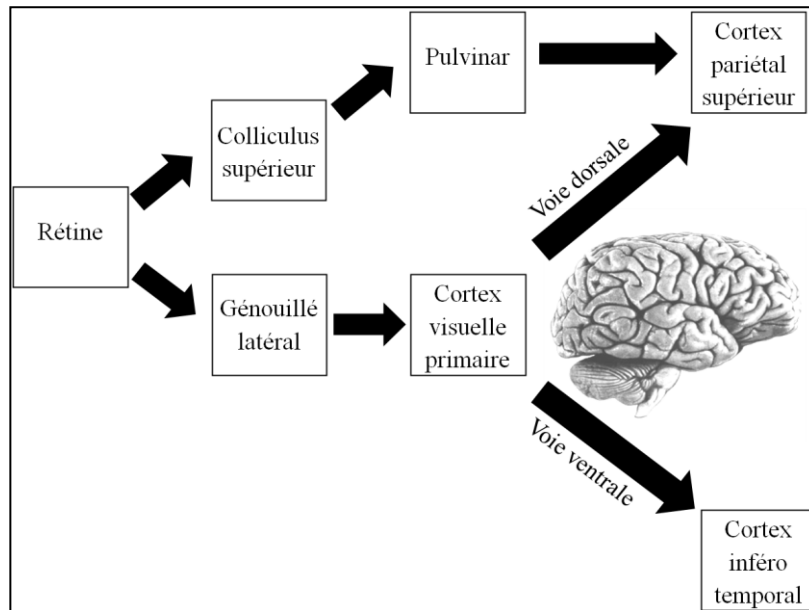


Figure 1. Modèle représentant l'organisation du traitement des informations visuelles en référence au modèle des deux voies visuelles (adapté de Goodale & Milner, 1992).

### 1.2.1 La voie ventrale

La voie visuelle ventrale, appelée aussi voie parvocellulaire du fait de la quasi exclusivité des fibres parvocellulaires composant cette voie (environ 70%), traite les informations visuelles qui passent par les photorécepteurs situés majoritairement au centre de la rétine (environ  $10^\circ$  d'excentricité). Les photorécepteurs traduisent cette information en signaux et les envoient sur la couche  $4C_\beta$ . De là, une projection s'effectue vers couches 2 et 3 du cortex visuel. Dans ces couches, les régions répondant aux couleurs sont appelées blobs et autour de ces blobs - régions interblobs - les neurones seraient sélectifs à des contours orientés (Gouras & Krüger, 1979). Dans le prolongement de l'aire V1, les voies nerveuses se projettent au niveau de l'aire visuelle secondaire (V2). Les neurones de cette aire ont des champs récepteurs plus larges, leur permettant de détecter également les contours et la couleur mais dans le cadre de la reconnaissance des objets en trois dimensions (Livingstone & Hubel, 1982). Ainsi, V2 se caractérise par la présence de cellules capables de répondre à des contours illusoires : le contour n'est pas réellement présent dans l'image, mais est suggéré par la

présence de traits discontinus (Peterhans & Heydt, 1989). Un des exemples les plus connus est celui du triangle de Kanizsa (Kanizsa, 1955) où la perception d'un triangle est possible en ayant uniquement les extrémités des pointes de dessinées (Figure 2).

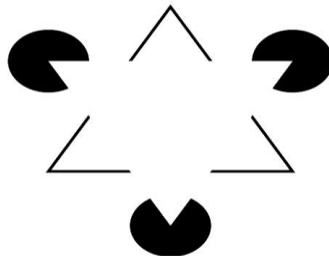


Figure 2. Illusion du triangle de Kanizsa.

Par la suite, les neurones de V2 projettent en masse vers V4 qui eux-mêmes projettent vers le cortex inféro-temporal (IT). Les neurones de l'aire V4 répondraient de manière sélective à la couleur et à la forme (McKeefry & Zeki, 1997), tandis qu'au sein du cortex inféro-temporal (IT), une nouvelle distinction peut être opérée avec l'aire inféro-temporale postérieure (PIT), l'aire inféro-temporale centrale (CIT) et l'aire inféro-temporale antérieure (AIT). Sans entrer dans les détails qui nécessiteraient un développement trop important, on peut noter que des zones corticales sélectives pour les parties du corps comme les visages, les yeux, les mains ou pour les scènes naturelles et les objets manufacturés ont été identifiées au sein de l'aire IT (Chao, Martin, & Haxby, 1999; Gauthier, Skudlarski, Gore, & Anderson, 2000; Gauthier, Tarr, Anderson, Skudlarski, & Gore, 1999; Kanwisher, McDermott, & Chun, 1997; Puce, Allison, Bentin, Gore, & McCarthy, 1998). Par exemple, l'activation dans le lobe temporal gauche est plus antérieure lorsque l'on perçoit des objets manufacturés (Moore & Price, 1999).

En résumé, la voie ventrale participe à la reconnaissance et à l'identification des objets, dont les propriétés visuelles « intrinsèques », comme leurs couleurs, leurs formes, leurs textures, leurs poids, etc. (Ishai, Ungerleider, Martin, Schouten, & Haxby, 1999). Ainsi,

la voie ventrale semble être impliquée dans la perception des objets, des scènes visuelles et des visages, mais aussi, de manière plus générale, dans la formation de représentations conscientes de l'identité des objets (par exemple, Op de Beeck, Haushofer, & Kanwisher, 2008). Elle permet aussi de distinguer un objet déjà vu d'un objet nouveau (Ungerleider & Mishkin, 1982). Principalement constituée de fibres parvocellulaires, faiblement myélinisées, la latence de traitement serait d'environ 100-150 ms dans les voies temporales (Nowak & Bullier, 1997; Tanné, Boussaoud, Boyer-Zeller, & Rouiller, 1995).

### *1.2.2 La voie dorsale*

La voie visuelle dorsale, appelée aussi voie magnocellulaire du fait de la quasi exclusivité des fibres magnocellulaires composant cette voie, traite les informations visuelles qui passent par les photorécepteurs situés majoritairement à la périphérie de la rétine. Les photorécepteurs traduisent cette information en signaux et les envoient aux cellules ganglionnaires qui sont essentiellement de type magnocellulaire. De là, une projection s'effectue vers les corps genouillés latéraux (couches 5 et 6). Ces signaux sont ensuite projetés sur V1. Cette voie dorsale est encore appelée voie occipito-pariétale. En effet, elle prend son origine dans le cortex occipital pour se terminer dans le cortex pariétal postérieur. Les neurones magnocellulaires projettent dans la couche 4C $\alpha$  de V1 (Gouras & Krüger, 1979). Les neurones de la couche 4C $\alpha$  projettent vers ceux de la couche 4B, sélectifs à un contour orienté en mouvement dans une certaine direction. Par exemple, ces neurones peuvent décharger pour une barre orientée qui se déplace dans une direction perpendiculaire à son orientation et ne pas répondre quand la barre se déplace dans la direction opposée. De ces cellules 4B, des projections sont faites sur l'aire médio-temporale (MT) connue pour être impliquée dans le traitement des mouvements et de l'espace (Maunsell & van Essen, 1983). De l'aire MT, des projections sont faites sur l'aire médio-temporale supérieure (MST) spécialisée également dans les mouvements visuels (Tootell et al., 1995; Zeki et al., 1991).

Chez le singe, les aires MT et MST projettent toutes les deux sur l'aire intra-pariétale ventrale notée VIP (Boussaoud, Jouffrais, & Bremmer, 1998). Les neurones de l'aire VIP sont principalement sensibles à la direction et à la vitesse d'un mouvement (Bremmer, Ilg, Thiele, Distler, & Hoffmann, 1997), et ce d'autant plus que le stimulus en mouvement couvre une large portion du champ visuel (Colby & Duhamel, 1991). Mais l'aire MST projette également sur l'aire inter-pariétale latérale, notée LIP (pour revue de l'anatomie du cortex pariétal voir Lewis & Van Essen, 2000). Les neurones de l'aire LIP, dont les projections vont jusqu'au cortex frontal (Andersen, Asanuma, & Cowan, 1985), répondraient de manière spécifique lors de saccades oculaires (Colby & Duhamel 1991) mais avec une fréquence qui décroît progressivement au cours du temps. Par contre, lorsque la cible de la saccade est éteinte (tâche de saccade mémorisée), cette activité se maintient sans décroître. Les auteurs concluent que les neurones de l'aire LIP semblent intervenir dans le maintien d'une trace mnésique de la position de la cible saccadique (Colby & Duhamel, 1991; Gnadt & Andersen, 1988). Enfin des projections se font également vers l'aire intra-pariétale médiane (MIP) et l'aire intra-pariétale antérieure (AIP). L'aire MIP serait impliquée dans la représentation de l'espace péri-personnel en répondant aux stimuli entrant dans l'espace de préhension du singe (Colby & Goldberg, 1999) et jouerait dans le codage d'un mouvement de la main vers une cible spatiale (Colby & Duhamel, 1991). L'aire AIP serait impliquée lors de tâches de saisie et de manipulation d'un objet (Murata, Gallese, Luppino, Kaseda, & Sakata, 2000; Sakata, Taira, Murata, & Mine, 1995; Taira, Mine, Georgopoulos, Murata, & Sakata, 1990). Les correspondances chez l'homme sont moins connues. L'aire VIP correspondrait au sillon intra-pariétal (Bremmer et al., 2001). Les mouvements de la main étant accompagnés d'une activation d'un grand nombre d'aires corticales dans le cortex pariétal supérieur (bord médian du sillon intra-pariétal), cette aire pourrait correspondre à l'aire MIP (Kertzman, Schwarz, Zeffiro, & Hallett, 1997; Simon, Mangin, Cohen, Le Bihan, & Dehaene, 2002). Enfin, la

partie antérieure du sillon intra-pariétal pourrait correspondre à l'aire AIP puisque les neurones de cette aire répondent spécifiquement lors de la saisie d'un objet (Culham & Kanwisher, 2001; Culham, Cavina-Pratesi, & Singhal, 2006).

En résumé, la voie dorsale permettrait de guider en temps réel les actions (œil, main, corps) dirigées vers les objets de notre environnement. Elle est considérée comme la voie de l'action qui, en intégrant les relations spatiales entre l'organisme et l'environnement, permet à l'individu d'interagir efficacement avec lui. Elle assure principalement le contrôle visuo-moteur sur les objets en traitant leurs propriétés « extrinsèques » qui sont essentielles pour leur saisie manuelle, telles que leur position spatiale, leur taille, leur emplacement, leur orientation (Pisella et al., 2009). Ainsi, la voie dorsale est mise en jeu lors des tâches de coordination visuo-motrice, mais aussi dans la perception des objets en mouvement, dans le déplacement de l'individu dans son environnement, dans la localisation d'une cible (immobile ou en mouvement), et enfin dans le guidage d'une action vers un objet et à l'ouverture des doigts pour correspondre à la forme de l'objet (Jeannerod, 1984). Plus généralement, le lobule pariétal supérieur aurait un rôle limité à l'élaboration d'action élémentaire (saisir, atteindre,...) en direction des objets (Milner & Goodale, 1995), le lobule pariétal inférieur, notamment dans l'hémisphère gauche, aurait un rôle plus cognitif (élabore des représentations d'action plus complexes en direction du monde visuel et participe à la communication gestuelle; Di Pastena et al., 2013); enfin, la région pariéto-occipitale droite aurait un rôle dans l'organisation spatiale de ces actions (Jeannerod, 2011, p 85 - 86). Principalement constituée de fibres magnocellulaires, fortement myélinisées, les latences pour le traitement de l'information dans le système visuel sont plus faibles au sein de la voie dorsale (40-80 ms, Nowak & Bullier, 1997; Tanné et al., 1995) par rapport à celles de la voie ventrale (100- 150 ms). La Figure 3 résume la neuro-anatomie décrite précédemment des voies ventrales et dorsales ainsi que leurs fonctions principales.

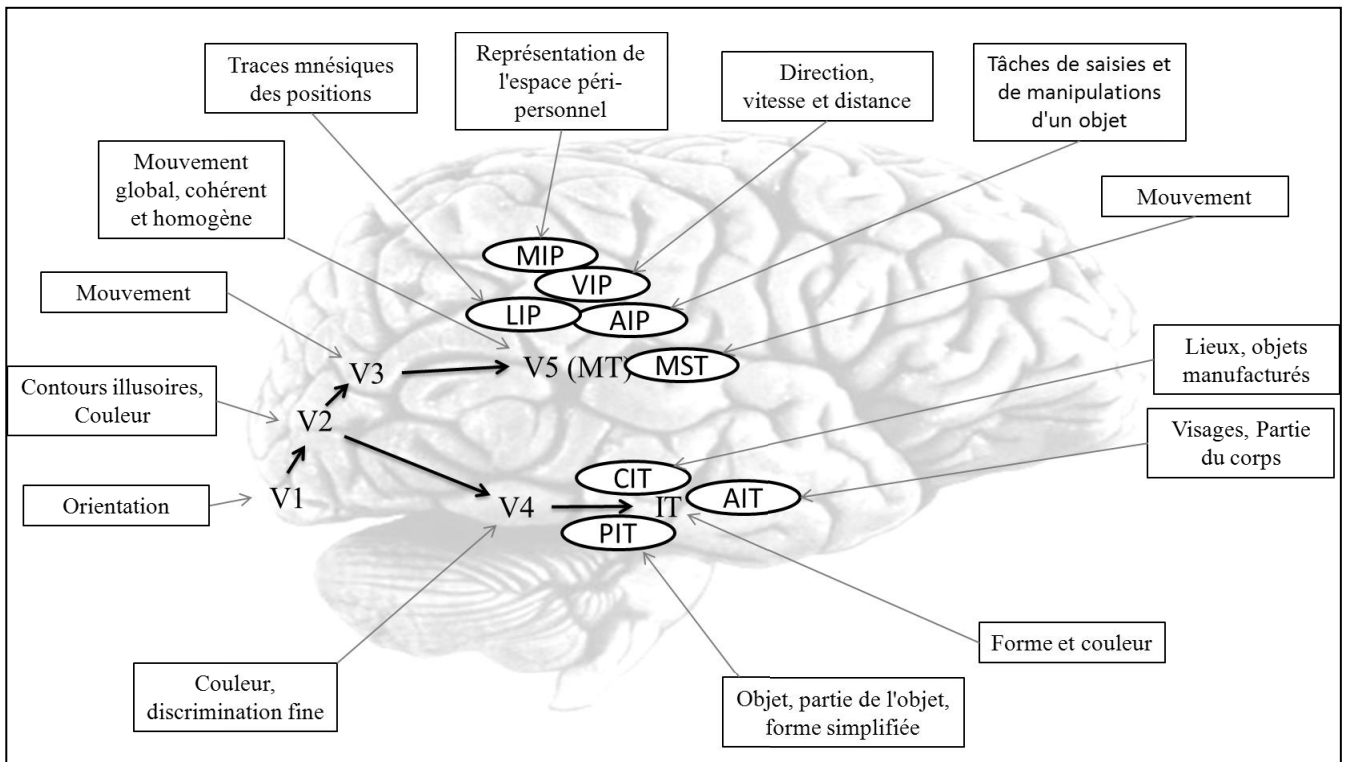


Figure 3. Représentation schématique au vu d es connaissances actuelles et résumant la composition neuronale d'un point de vue anatomique des voies ventrales et dorsales, ainsi que leurs fonctions principales avec AIP, *Intra-pariétal antérieur*, AIT, *Inféro-temporal antérieur*, CIT, *Inféro-temporal central*, IT, *Inféro-temporal*, LIP, *Inter-pariétal latéral*, MIP, *Intra-pariétal médian*, MST, *Médio-temporal supérieur*, MT, *Médio-temporal*, PIT, *Inféro-temporal postérieur*, et VIP, *Intra-pariétal ventral*.

En résumé, le modèle neurophysiologique des deux voies visuelles postule que les différents attributs (forme, position, couleur,...) d'un même objet sont traités en des endroits différents du cortex et en des temps différents selon les voies prenant en charge tel ou tel attribut visuel. Cette dissociation spatio-temporelle des traitements pose la question des répercussions sur les performances des individus. Deux changements simultanés seront-ils perçus simultanément malgré leurs traitements en des temps et en des lieux différents ? Que se passe-t-il lorsqu'une des voies dysfonctionne (lésion, traumatisme crânien, dégénérescence,...) ? Des données expérimentales sont à notre disposition pour mieux comprendre ce modèle basé sur deux voies visuelles et les conséquences d'une telle dissociation spatiale et temporelle dans le traitement des informations sensorielles pour la perception de l'environnement unifié et cohérent.

### **1.3. Données expérimentales**

De nombreuses études en neuropsychologie, neurophysiologie, neuro-anatomie fonctionnelle et psychophysique se sont intéressées aux conséquences d'un modèle dichotomique sur le traitement des informations visuelles. Les études en neuropsychologie et neuro-anatomie fonctionnelle ont consisté à analyser les performances comportementales chez l'animal ayant subi une ablation d'une partie du cortex ou chez des hommes ayant subi une lésion cérébrale suite à un traumatisme crânien, un accident vasculaire cérébral ou à une opération chirurgicale. Les études en neurophysiologie ont principalement consisté en l'enregistrement unicellulaire de zones cérébrales chez l'animal lors de performances comportementales. Enfin les études psychophysiques ont permis de tester les performances de participants sains dans des paradigmes expérimentaux comme ceux de détection de stimuli, de jugement d'ordre temporel (TOJ) ou de simultanéité perçue. Même si ces trois domaines (neuropsychologie, neurophysiologie et neuro-anatomie fonctionnelle, et psychophysique) sont présentés ici de manière séparée, il est bien évident qu'ils sont complémentaires et que l'ordre de leur présentation est un choix arbitraire qui n'a aucune signification (ni d'importance, ni de pertinence,...).

#### *1.3.1. Données neuropsychologiques*

Des données en neuropsychologie peuvent aider à mieux comprendre les dissociations du modèle des deux voies visuelles et les conséquences comportementales d'un tel modèle. Selon ce modèle dichotomique (Goodale & Milner, 1992; Milner & Goodale, 2008), des lésions spécifiques au niveau des aires pariétales devraient entraîner des déficits dans la préhension des objets ou dans leur localisation spatiale tandis que des lésions situées dans les aires ventrales entraîneraient davantage des déficits de la reconnaissance et de l'identification des objets.

Concernant les lésions de **la voie dorsale**, dès 1965, l'équipe de Jeannerod a étudié de manière approfondie un patient ayant une lésion bilatérale du lobe pariétal (Michel, Jeannerod, & Devic, 1965). Ce patient n'explorait pas de manière spontanée une scène visuelle qu'on lui présentait. En effet, en enregistrant ses mouvements oculaires, les auteurs ont constaté que le regard du patient "errait" dans l'espace, comme le ferait une personne aveugle, sans parvenir à se fixer à un endroit précis. Pourtant, lorsqu'on lui présentait un objet et qu'on arrivait à attirer son attention dessus en lui demandant de le nommer par exemple, il y arrivait parfaitement. Mais lorsqu'on lui demandait de se saisir de l'objet qu'il venait pourtant de nommer, il tâtonnait alors dans toutes les directions et ne parvenait pas à l'atteindre, à nouveau à la manière d'un aveugle. Les auteurs écartent l'existence d'un déficit moteur puisque une fois qu'on lui mettait un objet dans les mains (comme une cuillère ou une cigarette), le patient pouvait s'en servir et l'apporter à sa bouche sans difficulté. Par la suite, Jeannerod, Decety, & Michel, (1994) ont étudié la patiente AT ayant eu un accident vasculaire cérébral (AVC) durant sa grossesse ayant entraîné une lésion bilatérale de la partie postérieure des lobes pariétaux provoquant une ataxie optique. AT pouvait parfaitement identifier et nommer les objets tout en étant incapable de les saisir. Il est à noter que l'apparition d'une ataxie optique semblable à celle observée chez l'homme peut également être trouvée chez le singe suite à une lésion du cortex pariétal antérieur du singe (Faugier-Grimaud, Frenois, & Stein, 1978).

En complément de ces études, d'autres auteurs ont décrit des déficits spécifiques associés à une lésion localisée au niveau de **la voie ventrale** du système visuel. Ainsi, dans leur article, Goodale et al., (1991) décrivent le cas de la patiente DF souffrant d'une agnosie visuelle suite à une atteinte bilatérale de la partie antérieure de ses lobes temporaux due à une intoxication oxycarbonée. Leurs observations montrent que DF est incapable de discriminer perceptivement si des orientations sont semblables ou différentes. Elle n'arrive pas non plus à



définir avec son pouce et son index l'orientation ou la taille d'un objet ou encore d'associer perceptivement l'orientation d'une carte avec l'orientation d'une ouverture. Elle est cependant tout à fait capable d'aller atteindre un objet et de le manipuler. L'organisation de son mouvement et le déplacement de ses doigts ne sont alors pas différents de ceux d'un participant contrôle. Elle sait également parfaitement orienter la carte avec la main lorsqu'il faut la faire glisser dans la fente. Cette double dissociation entre les symptômes d'AT et de DF a suggéré aux auteurs que les deux voies fonctionneraient de manière indépendante et spécifique.

En résumé, au regard des performances associées aux lésions corticales, les données neuropsychologiques vont dans le sens d'une contribution de la voie ventrale pour les tâches perceptives, et d'une contribution de la voie dorsale pour les tâches spatiales et motrices, permettant l'adéquation automatique du système moteur aux propriétés géométriques et spatiales des objets. La dissociation anatomique des deux voies visuelles paraît donc validée. En dépit de ces arguments forts, une remise en cause de cette dissociation existe dans la littérature, notamment suggérée par les données issues de la neurophysiologie et de la psychophysique.

### *1.3.2. Données neurophysiologiques et neuro-anatomiques*

D'un point de vue de **la dissociation anatomique** du traitement des attributs visuels, l'équipe de Mountcastle (1975) est une des premières à avoir parlé de fonction visuo-motrice du lobe pariétal. Après avoir entraîné le singe à donner des réponses motrices, les auteurs constatent une activation des neurones du lobe pariétal antérieur (enregistrement unicellulaire) uniquement lorsque l'animal regarde dans la direction du stimulus ou y dirige sa main (Mountcastle, Lynch, Georgopoulos, Sakata, & Acuna, 1975). Plus récemment, par

l'intermédiaire de l'IRMf, des études ont montré que l'aire intra-pariétale antérieure s'active de manière spécifique lors de la saisie d'un objet (Culham et al., 2003). De manière complémentaire, des études ont mis en évidence une activité importante des régions temporo-occipitales lorsque l'image de l'objet présenté change d'identité et des régions pariéto-occipitales lorsque l'objet présenté change d'orientation (Valyear, Culham, Sharif, Westwood, & Goodale, 2006). Ces données vont dans le sens de la ségrégation spatiale des traitements visuels des propriétés extrinsèques et intrinsèques des objets au sein des aires ventrales et dorsales.

D'un point de vue de **la dissociation temporelle** des traitements des attributs visuels, Bullier (2001) propose un schéma (Figure 4) qui résume les différentes vitesses d'activation dans les différentes zones du système visuel du primate après présentation d'un stimulus. La Figure 4 met en évidence le fait qu'à chaque zone corticale, impliquée dans le traitement des attributs visuels, correspond une latence de traitement spécifique. Cela va dans le sens d'une dissociation temporelle des traitements effectués dans les deux voies ventrales et dorsales, notamment au niveau des aires IT (perception pour l'identification) et MST (perception pour l'action). Cependant, certaines zones de haut niveau sont activées presque aussi rapidement que des zones de bas niveaux (ex : MST/V1) et des réponses simultanées dans des aires neuronales appartenant à différents niveaux hiérarchiques du système visuel ont été observées (Barbeau et al., 2008; Bullier & Nowak, 1995; Lamme & Roelfsema, 2000; Schmolesky et al., 1998). De plus, plusieurs études postulent que de nombreuses réafférences seraient présentes entre les différentes aires du système visuel (V1, V2, V3, et MT, Bullier, Hupé, James, & Girard, 1996; Hupé et al., 1998; Hupé et al., 2001; Lee & Nguyen, 2001; Vanni et al., 2004). Ainsi, au niveau neuronal, le traitement des attributs d'un stimulus perceptif ne se ferait pas uniquement de manière linéaire mais reposerait davantage sur des échanges entre les différentes aires du système visuel. Hupé et al., (1998) montrent par exemple qu'en

désactivant l'aire MT c chez le singe, l'activité des aires V1, V2 et V3 se modifie. Plus précisément, les réafférences de l'aire MT serviraient à amplifier et focaliser l'activité de V1 et V2 et permettraient notamment de différencier la forme du fond. Il a également été montré que des connexions anatomiques existent entre des aires dorsales et ventrales (Young, 1992) et que les capacités perceptives de la voie dorsale aurait été sous-estimées (Morand et al., 2000; Laure Pisella et al., 2009). Enfin, une activation simultanée des deux voies visuelles est aussi avancée ainsi que l'existence d'une troisième voie visuelle impliquée dans les mécanismes attentionnelles et la conscience pour l'action (Casagrande, 1994; Rizzolatti & Matelli, 2003).

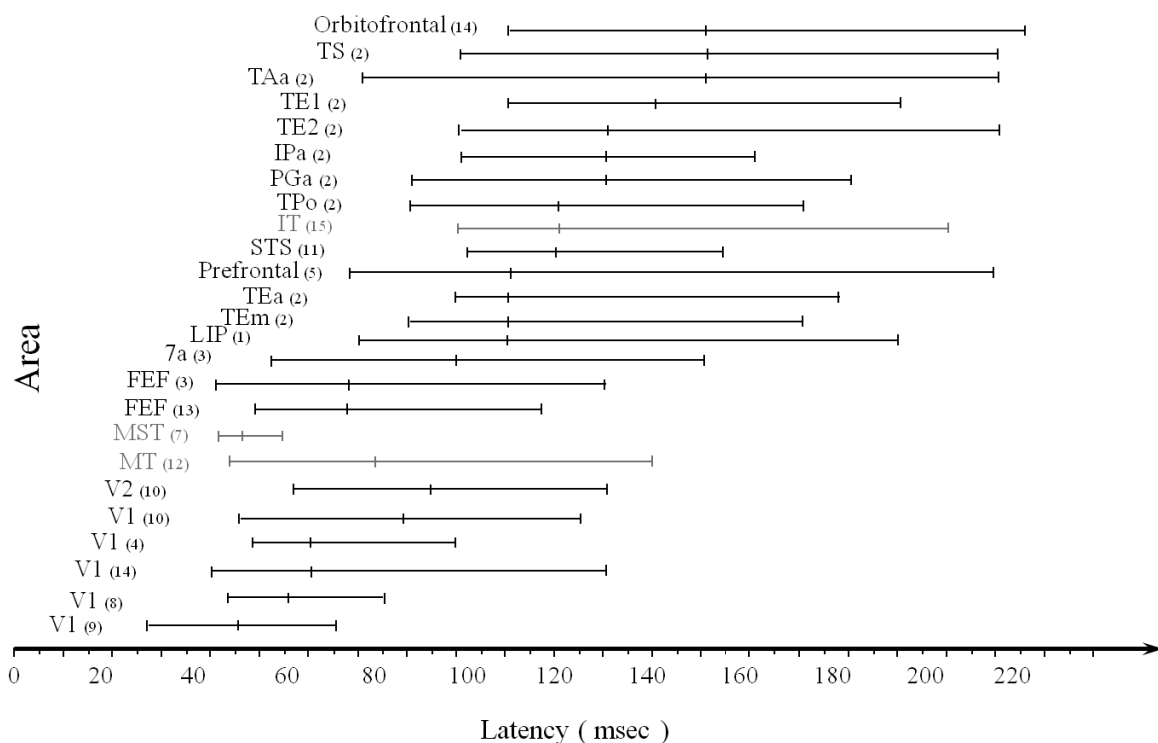


Figure 4. Présentation des différentes latences des réponses neuronales des aires corticales du singe à des stimuli visuels, avec pour chaque aire le dixième et quatre-vingt dixième centile (repris de Bullier, 2001).

En résumé, les aspects séquentiel et sériel du traitement au sein des deux voies visuelles postulés au départ dans le modèle de Milner et Goodale (1995) sont donc ici remis

en cause. Ainsi, le temps de traitement d'un stimulus ne dépendrait pas uniquement du temps de conduction des neurones impliqués dans le traitement de ce stimulus mais également des réafférences des aires supérieures (Bullier et al., 1996; Hupé et al., 1998; Hupé et al., 2001; Lee & Nguyen, 2001; Vanni et al., 2004). De part ces réafférences, la question de la dissociation temporelle entre la voie ventrale et dorsale est donc plus complexe que la simple analyse des latences neuronales au sein de ces voies. La question des performances visuelles d'un individu vis-à-vis de ces dissociations spatiales et temporelles dans les traitements des attributs visuels reste donc posée et sera traitée dans la partie suivante.

### *1.3.3. Données psychophysiques*

Les derniers types de données concernant l'approche dissociationniste du système visuel (Goodale & Milner, 1992; Milner & Goodale, 2008) proviennent des études réalisées dans le champ de la psychophysique. Outre les études sur les illusions visuelles (Aglioti, DeSouza, & Goodale, 1995), un moyen d'étudier les dissociations entre les traitements visuels pour la perception et l'action a été de s'intéresser aux temps de traitements nécessaires pour intégrer différents paramètres d'un même objet (Aymoz & Viviani, 2004; Corveleyn et al., 2012; Livingstone & Hubel, 1987; Moutoussis & Zeki, 1997a, 1997b; Nishida & Johnston, 2002; Viviani & Aymoz, 2001). Par exemple, les temps de réponse dans une tâche de discrimination de position ont été estimés aux environs de 350-450 ms (Rossetti et al., 1993; Tanaka & Shimojo, 1996), alors que les temps de réponse, dans une tâche de traitement sémantique, ont été estimés au environ de 400-650 ms (Bartolo et al., 2007; Sereno & Rayner, 2003). En utilisant un paradigme d'adaptation visuo-manuelle consistant à demander aux participants d'interrompre leur mouvement d'atteinte d'une cible visuelle dès que celle-ci change de couleur ou de position, Pisella, Arzi, & Rossetti (1998) ont montré que l'information de couleur est traitée environ 80 ms plus lentement que l'information de position

(i.e. le participant arrêta son mouvement de pointage en moyenne 80 ms plus rapidement lorsque la cible changeait de position que lorsqu'elle changeait de couleur). En mettant en lien ces études sur les temps d'intégration avec les latences de conduction retrouvées respectivement dans la voie ventrale et dorsale du système visuel, ces résultats vont dans le sens de l'existence d'une dissociation temporelle des traitements effectués au sein des voies ventrales et dorsales du système visuel (Goodale & Milner, 1992; Milner & Goodale, 2008). D'autres études se sont intéressées aux jugements d'ordre temporel de deux stimuli visuels présentés de manière asynchrone ou synchrone afin de comparer les vitesses de traitements de différents stimuli. Ces études ont mis en évidence des asynchronies dans les traitements visuels. Ces dernières étant un point central de nos études, elles seront détaillées dans la partie suivante.

#### 1.3.3.a. Asynchronies dans les traitements visuels

Les asynchronies correspondent au fait de percevoir deux stimuli simultanément alors qu'ils ont été présentés physiquement à deux moments distincts. Ces asynchronies ont été principalement révélées dans des paradigmes de jugement d'ordre temporel (JOT) et de simultanéité de deux événements sensoriels. Ces paradigmes consistent à présenter deux stimuli (e.g. changement de couleur et de position d'une cible visuelle) de manière synchrone ou asynchrone. La tâche du participant est d'indiquer quel stimuli a changé en premier (ou est le plus proche d'un 3<sup>ième</sup> stimulus) dans le cadre d'un paradigme de JOT, tandis que le participant doit indiquer si les stimuli ont changé simultanément ou non dans le cadre du paradigme de simultanéité. Lors de la perception du déplacement d'une cible visuelle et du changement de sa couleur, de nombreuses études ont trouvé une asynchronie (*color-motion asynchrony*) caractérisée par le fait que le changement de couleur doit se produire après le déplacement de la cible pour que les deux changements soient perçus comme survenant

simultanément (Aymoz & Viviani, 2004; López-Moliner & Linares, 2006; Moutoussis & Zeki, 1997a, 1997b; Nishida & Johnston, 2002; Viviani & Aymoz, 2001). Cependant les différentes études réalisées sur cette question ont montré que cette asynchronie n'a pas toujours la même valeur et varie selon les études entre 50 et 110 ms. Cela semble suggérer que le traitement du déplacement mettrait 50 à 110 ms de plus que le traitement de la couleur. Pour expliquer ces données allant à l'encontre des latences mesurées dans la voie ventrale (i.e. couleur – 100-150 ms) et la voie dorsale (i.e. déplacement – 40-80 ms), plusieurs auteurs ont fait l'hypothèse d'un délai supplémentaire dans le traitement visuel du déplacement (Arnold, Clifford, & Wenderoth, 2001; Bedell, Chung, Ogmen, & Patel, 2003; Moutoussis & Zeki, 1997a). Tandis que le traitement de la couleur correspondrait à un traitement de premier ordre, de ce fait plus rapide, le traitement visuel du déplacement serait un traitement dit de "second ordre" car il correspondrait au traitement de deux positions différentes nécessitant une étape supplémentaire pour l'intégration du déplacement. Cependant, cette idée de traitement de second ordre a été remise en cause par des études où le déplacement pouvait être perçu sans aucun changement de position de l'objet, comme dans les cas de *motion after effect* (Mather, Pavan, Campana, & Casco, 2008). De micro stimulations de la zone V5 chez des singes rhésus peuvent également induire la perception d'un déplacement, sans aucun changement de position d'un objet particulier (Salzman, Britten, & Newsome, 1990) ; ce qui suggère la possibilité de percevoir le déplacement directement, sans mécanisme d'intégration supplémentaire (second ordre) mais de manière similaire à un changement de premier ordre comme pour la couleur. Ces études suggèrent que la perception du déplacement est une entité "autonome" de perception, plutôt qu'une dérivée de la position en fonction du temps (pour une revue voir Nakayama, 1985). Werkhoven, Snippe, & Alexander (1992) proposent, eux, que le traitement du déplacement résulte en fait, du traitement de l'accélération et de la vitesse. Ainsi, les différences temporelles observées entre le traitement visuel du déplacement et celui

de la couleur pourraient se révéler être des différences temporelles entre le traitement de la vitesse (ou de l'accélération) et celui de la couleur. Cependant Aymoz & Viviani (2004) ne montrent aucune influence de la vitesse du déplacement (9.5 deg/s versus 20 deg/s) sur les performances des participants devant juger quel changement (couleur ou déplacement) était le plus proche temporellement de l'occurrence d'un son. Le déplacement semble donc bien être un changement de premier ordre. Par conséquent, le délai plus long pour le traitement du déplacement mis en avant dans l'**asynchronie** couleur/mouvement (ACM), en contradiction avec les prédictions du modèle des deux voies visuelles, reste inexpliqué. Est-ce les temps d'intégration de la couleur qui pourraient être plus rapide ?

Concernant les temps de traitement de la couleur, certains auteurs ont avancé l'idée que le changement de couleur pourrait être physiquement associé à un flash. Ainsi, les études psychophysiques étudiant les temps de traitements de la couleur pourraient en réalité mettre en évidence les temps de traitement d'un flash lumineux (créé par le changement de couleur) qui est perçu de manière erronée lorsqu'il est associé à un déplacement (*flash lag effect*, López-Moliner & Linares, 2006). Dans ce contexte, en comparant la perception d'une barre en mouvement et celle d'un flash lumineux, Whitney, Murakami, & Cavanagh (2000) mettent en évidence que le déplacement est perçu 45 ms plus tôt que le flash, ce qui est en accord avec la dissociation proposée par le modèle des deux voies visuelles mais en désaccord avec l'ACM. Les temps de traitements d'un flash et d'une couleur semblent donc indépendants. Par conséquent, d'autres facteurs explicatifs doivent être trouvés pour expliquer l'ACM et les variations des asynchronies en fonction des études. Enfin, il est à noter que les asynchronies ne sont pas limitées à l'intégration de stimuli visuels mais ont également été observées entre d'autres stimuli et modalités, comme, par exemple, des asynchronies audio-visuelles (Vroomen, Keetels, de Gelder, & Bertelson, 2004; Vroomen & Keetels, 2010) ou audio-tactiles (Occelli, Spence, & Zampini, 2008; Zampini et al., 2005).

En conclusion, l'intégration des différents stimuli de l'environnement par le système visuel aboutit à des asynchronies comme le prévoit les dissociations spatio-temporelles au sein des deux voies visuelles. Cependant, ces asynchronies ne vont pas toujours dans le sens des prévisions de la dissociation des traitements suggérées par le modèle des deux voies visuelles. Enfin, la grandeur de ces asynchronies varie d'une étude à l'autre (différence de 50ms, 78 ms, 84 ms, ou 118 ms entre perception du déplacement et de la couleur, Moutoussis & Zeki, 1997ab, Viviani & Aymoz, 2001).

Les résultats obtenus en neuropsychologie, neurophysiologie, neuro-anatomie, et psychophysique permettent de préciser les propriétés des voies ventrales et dorsales au sein du système visuel. Une dissociation spatio-temporelle semble effective. Ainsi, la voie dorsale semble impliquée dans le traitement des informations pertinentes pour l'élaboration de nos actions motrices (localisation, mouvement, orientation, position). Plus rapide que la voie ventrale, son fonctionnement serait automatique et ne nécessiterait pas d'accès à la conscience. La voie ventrale serait quant à elle impliquée dans le traitement des informations pertinentes pour la reconnaissance des objets et la réalisation de tâches perceptives. Plus lente que la voie dorsale, son fonctionnement serait en lien avec l'accès à la conscience et à la mémoire. Cette dissociation spatio-temporelle des traitements visuels donne lieu à des asynchronies. Mais ces dernières sont variables (voire inverses) aux prédictions du modèle des deux voies visuelles. On peut se demander si des différences méthodologiques dans les études ayant étudiées ces asynchronies peuvent expliquer cette variabilité.



#### **1.4. Facteurs explicatifs de la variabilité des observations comportementales et des conflits spatio-temporels**

Des explications peuvent être proposées lorsqu'on s'intéresse aux paradigmes, aux tâches et aux caractéristiques des stimuli utilisés dans les différentes études portant sur les temps d'intégrations de stimuli. Trois paradigmes sont principalement utilisés : le paradigme de Jugement d'Ordre Temporel (TOJ), le paradigme de simultanéité et le paradigme de Temps de Réaction (TR). Comme déjà expliqué, le TOJ consiste en la présentation de deux stimuli séparés par un intervalle inter-stimuli (ISI), et dont la tâche pour le participant est d'indiquer le stimulus survenu en premier. Il est alors possible de déterminer le temps qui doit séparer l'occurrence des deux stimuli pour qu'ils soient perçus simultanément par le participant. Le point de simultanéité subjective (PSS) reflète ce temps. Nous utiliserons cette tâche dans nos études. Le paradigme de simultanéité partage le même paradigme que le celui du TOJ. La différence est que dans le paradigme de simultanéité, la tâche est d'indiquer si les deux changements sont survenus de manière synchrone ou non. Enfin, les tâches de TR consistent à réagir le plus vite possible (en appuyant sur un bouton réponse par exemple) à l'apparition d'un stimulus donné. Il s'agit ensuite de comparer les TR à deux stimuli différents afin de déterminer lequel a été perçu en premier ( $\Delta TR$ ). En utilisant les deux paradigmes (TOJ et TR) avec les mêmes stimuli, les PSS (TOJ) sont systématiquement inférieurs au  $\Delta TR$  (Cardoso-Leite, Gorea, & Mamassian, 2007). D'après cette étude, les tâches de TR seraient davantage sensibles à la saillance des stimuli comparées aux tâches de TOJ. De manière similaire, Bartels & Zeki (2006) suggèrent que le traitement pour dissocier deux stimuli (paradigme de TOJ) est plus rapide que le temps pour les lier en un percept unique (paradigme de simultanéité). Par exemple, le temps pour dissocier une couleur et un déplacement est d'environ 86 ms alors que le temps pour lier cette couleur et ce déplacement est de 544 ms.

Au-delà du paradigme utilisé, la tâche effectuée par le participant peut aussi mener à observer des temps de traitement différents (Adams & Mamassian, 2004; Linares & López-Moliner, 2007; Nishida & Johnston, 2002; Viviani & Aymoz, 2001). Par exemple, dans un protocole de TOJ, si la tâche consiste à indiquer quel changement parmi les deux s'est produit en premier, alors le déplacement devra précéder le changement de couleur de 110 ms pour que ces deux changements soient perçus comme synchrones (Moutoussis & Zeki, 1997a), tandis que lors d'une tâche où le but est de dire quel changement est le plus proche d'un "bip" sonore, les résultats obtenus seront seulement de 50 ms entre la couleur et le déplacement (Viviani & Aymoz, 2001).

Enfin, les caractéristiques des stimuli telles que l'intensité (Miller & Schwarz, 2006), la saillance (Adams & Mamassian, 2004), la luminance (Moutoussis, 2012), le contraste, la vitesse ou encore la profondeur des stimuli (Clifford, Spehar, & Pearson, 2004) seraient aussi des facteurs entraînant une variabilité des résultats expérimentaux. Par ailleurs, des interactions entre le paradigme et les stimuli utilisés (Jaśkowski, 1992) ou encore entre les différents stimuli (Mandelli & Kiper, 2005) peuvent avoir lieu. Par exemple, une forme, représentée par un pattern de point, dépend de sa couleur. Plus précisément, lorsque les points représentant la forme globale sont tous de la même couleur (uniquement rouges ou uniquement verts), la forme du pattern de point est reconnue plus facilement que si certains points sont rouges et d'autres verts (les participants présentent alors des difficultés à reconnaître la forme globale de ce pattern de point, Mandelli & Kiper, 2005).

Ainsi, la ségrégation dans les temps de traitement des stimuli visuels proposée par le modèle des deux voies visuelles (Goodale & Milner, 1992) est influencée par un ensemble complexe de facteurs (intensités, luminances, tâches, buts,...). Ces données sont cohérentes avec nos expériences visuelles quotidiennes. En effet, dans un environnement naturel les objets et leurs caractéristiques sont soumis à différentes intensités lumineuses et l'exploration

visuelle que nous engageons avec notre environnement est sous-tendue par des buts précis. Par exemple, lorsque nous saisissons un verre et qu'on le déplace, non seulement sa position change mais sa luminance, sa couleur et le son qu'il produit changent également du fait de sa variation de position par rapport aux organes sensoriels et à la source de lumière. De même l'importance des propriétés perceptives du verre varie en fonction de si nous souhaitons boire dans ce verre, ou si nous sommes dans un magasin et que nous voulons l'acheter.

Les asynchronies, observées entre un changement de couleur et un déplacement pour que ces deux changements soient perçus comme synchrones, sont supportées par la dissociation en deux voies du système visuel. Ces asynchronies, qui dépendent des caractéristiques des stimuli et du but de l'exploration visuelle, renvoient à la question de la cohérence perceptive observée par l'individu dans son environnement. Dans la littérature, cette question renvoie au champ théorique du liage (*binding*) des différents attributs sensoriels composant un objet unique (Roskies, 1999; Treisman & Gelade, 1980; Treisman, 1996) qui sera traité dans la partie suivante.

## 1.5. La question du liage sensoriel

*"The binding problem [...] remains one of the central unsolved puzzles in our understanding of the neurobiological bases of perception"*

(Kandel, Schwartz, & Jessell, 2000)

### 1.5.1. Définition et illustration

Le liage sensoriel correspond aux processus permettant de percevoir des percepts cohérents malgré l'éclatement des zones et des temps de traitements des éléments sensoriels composant ces percepts (mouvement, forme, couleur, stimulus sonore... ; Malsburg, 1995; Roskies, 1999; Treisman, 1996; Whitney, 2009; Wolfe & Cave, 1999). Ainsi, Di Lollo (2012) définit par exemple le liage sensoriel comme l'articulation dynamique des traitements multiples menant à la perception d'un objet donné comme un ensemble cohérent et unifié. En effet, si un individu est au bord d'une route, et qu'une voiture rouge passe devant lui (Figure 5), cet individu devra intégrer la forme de la voiture, son mouvement, sa vitesse, la couleur rouge et ses différentes teintes en fonction de l'intensité du soleil, ... et si l'on sort de notre restriction au système visuel, le bruit qu'elle fait sur la route, le vent sur sa peau, les vibrations du sol qu'elle entraîne à son passage,... De plus, ces traitements devront s'effectuer tout en différenciant cette voiture rouge des arbres verts ou des panneaux bleus et/ou rouges qui bordent la route. Comment alors maintenir ce percept de voiture rouge cohérent alors que les traitements, des caractéristiques qui le composent, sont pris en charge par des aires cérébrales différentes avec des latences différentes ? C'est la question à laquelle tente de répondre le champ théorique du liage sensoriel (*sensory binding*).



Figure 5. Image illustrant le champs théorique du liage sensoriel (Tiré de Whitney, 2009).

Les conjonctions illusoire sont un des phénomènes bien connus permettant d'illustrer les difficultés liées au liage des informations sensorielles (Efron & Yund, 1974; Pelli, Cavanagh, Desimone, Tjan, & Treisman, 2007; Treisman & Gelade, 1980; Treisman & Schmidt, 1982). Une conjonction illusoire survient lorsqu'un participant combine de manière erronée les attributs sensoriels de deux objets différents en un même objet (l'arbre rouge présenté dans la Figure 5 par exemple). Ce phénomène apparaît notamment dans les situations expérimentales quand le délai dont dispose le participant pour traiter les stimuli présentés est fortement réduit ou lorsque l'attention est capturée par une autre tâche (Efron & Yund, 1974; Pelli, Cavanagh, Desimone, Tjan, & Treisman, 2007; Treisman & Gelade, 1980; Treisman & Schmidt, 1982). L'exemple le plus connu est celui de l'expérience de Treisman & Schmidt (1982). Ces auteurs ont conçu une expérience permettant de montrer que les attributs sensoriels peuvent être traités indépendamment les uns des autres. Lors d'une présentation rapide (< 200ms) d'un ensemble de lettres **O** de couleur rouge, de lettres **T** de couleur bleue et de lettres **E** de couleur verte, certains participants signalent avoir perçu une lettre **E** de couleur rouge ou une lettre **T** de couleur verte (qui physiquement n'existe pas). Cette observation indique que les attributs sont traités indépendamment les uns des autres et que des mécanismes d'intégration des attributs visuels sont nécessaires pour obtenir un percept unique.

Cette étape d'intégration s'appuierait sur la localisation spatiale des attributs visuels et impliquerait des mécanismes attentionnels (Kahneman, Treisman, & Gibbs, 1992; Roskies, 1999; Treisman & Gelade, 1980; Treisman, 1996).

En conclusion, la question de la nature des mécanismes permettant le liage sensoriel des attributs visuels afin d'aboutir à un percept unique et stable reste posée. Quelques hypothèses ont depuis les années 80 été avancées. Mais au-delà de ces mécanismes de liage, cette thèse s'intéresse plus particulièrement aux asynchronies. Ainsi, les différentes théories seront décrites et mises en lien avec les asynchronies en essayant notamment de répondre à la question de la cohérence perceptive de notre environnement malgré les dissociations dans les traitements des attributs perceptifs aboutissant à l'observation d'asynchronies.

### *1.5.2. Hypothèses concernant le liage sensoriel*

#### *1.5.2.a. Hypothèses attentionnelles*

L'hypothèse attentionnelle a été l'une des premières qui a été proposées pour rendre compte du phénomène de liage sensoriel et certainement une des plus étoffées (Kahneman, Treisman, & Gibbs, 1992; Roskies, 1999; Treisman & Gelade, 1980; Treisman, 1996). Selon cette hypothèse, l'attention renvoie à la métaphore du *spotlight* et jouerait un rôle facilitateur dans le couplage des informations visuelles. La théorie de l'intégration des caractéristiques (FIT : *Feature Integration Theory*) proposée par Treisman & Gelade en 1980 modélise cette idée (Figure 6). Brièvement, cette théorie propose deux stades de traitement : un stade pré-attentif où l'ensemble des caractéristiques d'une scène visuelle serait analysé de manière indépendante et en parallèle, et un stade attentionnel où les différentes caractéristiques soumises au faisceau attentionnel seraient intégrées de manière cohérente en un percept unique. D'autres modèles ont depuis été élaborés sur la base de cette théorie. Par exemple, une

carte de pertinence a été proposée afin de prendre en compte les intentions des participants, lorsque, par exemple, ils sont à la recherche d'une information (Michael, Garcia, Fernandez, Sellal, & Boucart, 2006).

Ainsi, le liage des informations sensorielles serait dépendant du fait que les attributs d'un même objet, traités indépendamment les uns des autres, font référence à une même localisation spatiale (les coordonnées spatiales de l'objet). Ces attributs captés par le faisceau attentionnel seraient alors considérés comme appartenant à un même objet. Bien que pertinent, ce modèle se trouve toutefois en difficulté face à certains résultats psychophysiques comme, par exemple, l'observation d'asynchronie entre la perception de la couleur et du déplacement (Aymoz & Viviani, 2004; López-Moliner & Linares, 2006; Moutoussis & Zeki, 1997a, 1997b; Nishida & Johnston, 2002; Viviani & Aymoz, 2001). Dans les expériences mettant en évidence ces asynchronies, les participants sont généralement assis face à un écran d'ordinateur et n'ont qu'une seule tâche à effectuer comme par exemple détecter le changement soudain d'un ou de plusieurs attributs sensoriels (Arnold et al., 2001; Bartels & Zeki, 2006; Viviani & Aymoz, 2001). Ainsi, les participants ne sont pas en situation de surcharge attentionnelle et le temps d'affichage des stimuli n'est pas limité dans le temps. Enfin, les caractéristiques (couleur et mouvement) qui changent, appartiennent au même objet et ont donc des coordonnées spatiales identiques. Malgré cela, les asynchronies entre la perception du changement de couleur et de position sont encore présentes.

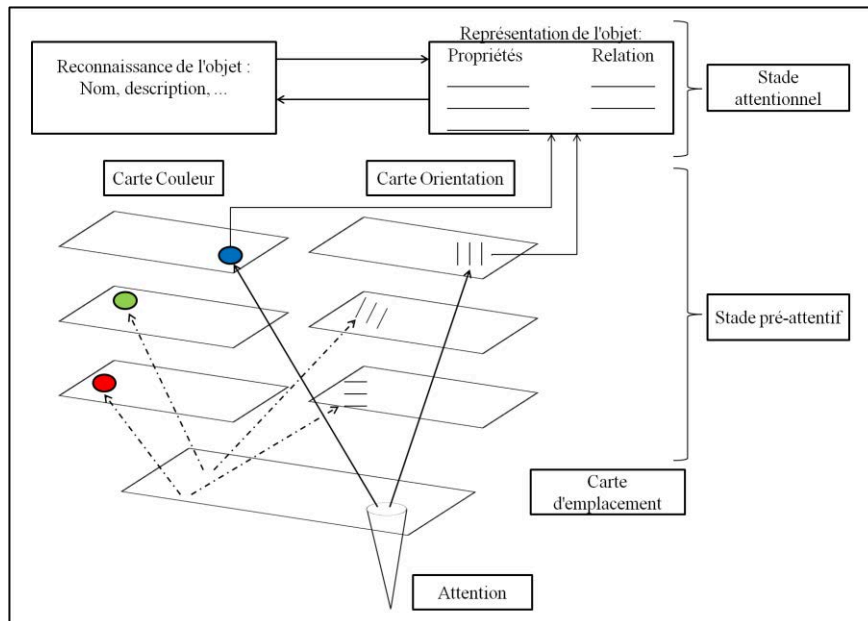


Figure 6. Représentation schématique de la FIT (inspiré de Treisman & Gormican, 1988)

En conclusion, le modèle FIT est un modèle pertinent permettant d'expliquer un grand nombre d'observations psychophysiques comme les conjonctions illusoires ou l'effet *pop-out* (Kahneman, Treisman, & Gibbs, 1992; Roskies, 1999; Treisman & Gelade, 1980; Treisman, 1996). Cependant, dans le cadre des asynchronies, ce modèle semble trouver ses limites explicatives.

### 1.5.2.b. Hypothèses connexionnistes

D'autres théories postulent que l'origine du liage sensoriel serait rattachée à la façon dont les informations sont encodées la première fois qu'elles sont perçues. Qu'elles soient prises en charge par la voie ventrale ou la voie dorsale du système visuel, les informations perceptives seraient, selon cette théorie, encodées sous la forme "d'évènements communs" par le biais de mécanismes associationnistes (Versace, Labeye, Badard, & Rose, 2009). Ainsi, la présentation d'un stimulus entraînera de fait l'activation de l'autre par l'intermédiaire de l'encodage commun qui a pu avoir lieu au préalable. Afin de valider cette hypothèse, plusieurs études ont montré que la présentation de deux caractéristiques codées ensemble permet



d'augmenter la performance d'un participant (e. g. réduction des temps de réponses) à une tâche de détection par rapport à la présentation d'une seule des deux caractéristiques (Fougnie & Marois, 2009; Keizer, Colzato, & Hommel, 2008). Cette idée s'inscrit dans la théorie du codage événementiel (Hommel, Müsseler, Aschersleben, & Prinz, 2001). Même si cette théorie n'a pas été élaborée dans le cadre expérimental des asynchronies, il est possible d'en faire quelques prédictions. Les événements perceptifs sont deux changements de caractéristiques d'un objet cible (par exemple sa couleur et sa position). Nous pourrions penser que répéter les changements à de nombreuses reprises (le participant réalise plusieurs essais afin d'obtenir une mesure fine de l'asynchronie) pourraient entraîner la création d'un code commun et ainsi réduire le temps de traitement des deux événements sensoriels entraînant la réduction de l'asynchronie observée. Cependant, l'asynchronie est toujours présente malgré les répétitions d'un grand nombre d'essais dans certaines études (580 essais par exemple dans l'étude de Aymoz & Viviani, 2004). En conclusion, bien que pertinente dans le champ théorique de l'encodage multimodal, cette théorie ne semble pas pouvoir expliquer les mécanismes de liage permettant d'aboutir à un environnement cohérent malgré la présence d'asynchronies.

#### 1.5.2.c. Hypothèses neuronales

En s'intéressant au fonctionnement neuronal, d'autres études se sont davantage centrées sur les oscillations des décharges neuronales des aires cérébrales afin d'expliquer ce phénomène d'asynchronies et de liage sensoriel. Ces travaux ont étudié la dynamique fonctionnelle de l'activation des réseaux neuronaux lors du traitement de stimuli visuels pris en charge par la voie ventrale ou dorsale du système visuel. En effet, les neurones s'activent en se dépolarisant. Cette dépolarisation, tel un courant électrique, s'effectue à une certaine fréquence. La première qui fut découverte est la bande d'activité alpha (8-13 Hz) qui peut être

détectée à partir du lobe occipital pendant l'éveil et qui, par exemple, augmente lors des phases de détente de l'individu (Dement & Kleitman, 1957). Les autres bandes de fréquences sont les suivantes: delta (1-4 Hz), thêta (4-8 Hz), bêta (13-30 Hz) et gamma (30-70 Hz). L'hypothèse neuronale, posée dès 1974 (Grossberg, 1976; Milner, 1974; von der Malsburg, 1981), n'a été observée expérimentalement qu'en 1989 (Mioche & Singer, 1989). Cette première étude a mis en évidence que des groupes de neurones du cortex visuel du chat, ségrégués spatialement, engageaient une activité oscillatoire synchrone de type gamma (~40 Hz) lors de la présentation d'un stimulus visuel. Depuis, d'autres études ont reproduit ces résultats en observant les oscillations neuronales au cours de tâche d'intégration de stimuli perceptifs (Engel & Singer, 2001; König & Engel, 1995; von der Malsburg, 1995; Singer & Gray, 1995) notamment dans le champ du regroupement visuel (Malsburg, 1986; Singer & Gray, 1995; Singer, 1993). Cette hypothèse du liage par synchronie postule que les différents réseaux de neurones, répartis dans le système visuel, synchronisent leur décharge sur un type d'oscillation lorsqu'ils analysent le même objet. Cette synchronisation sert donc de signal indiquant que ces réseaux participent aux traitements des différentes caractéristiques d'un même objet. Ainsi, l'idée générale est que les différents attributs de notre environnement, traités en des temps et dans des lieux différents du cerveau, ne sont pas rassemblés spatialement dans une zone corticale mais en fonction de la fréquence d'onde à laquelle décharge les neurones analysant ces différents attributs. Autrement dit, l'intégration des différentes informations sensorielles en un percept unique émergerait de la synchronisation temporelle de l'activité neuronale des différents réseaux prenant en charge les différents attributs de notre environnement. Par conséquent, la fréquence des oscillations neurales seraient un mécanisme de liage des informations sensorielles. Plus précisément, si deux neurones oscillent de manière synchrone dans le même cycle d'onde gamma (30-75Hz), alors ces deux neurones analysent les attributs d'un même objet (Figure 7). Et à l'inverse, si deux

neurones sont actifs mais pas dans le même cycle oscillatoire alors ils analysent des attributs qui ne sont pas liés au même objet (Llinas & Churchland, 1996).

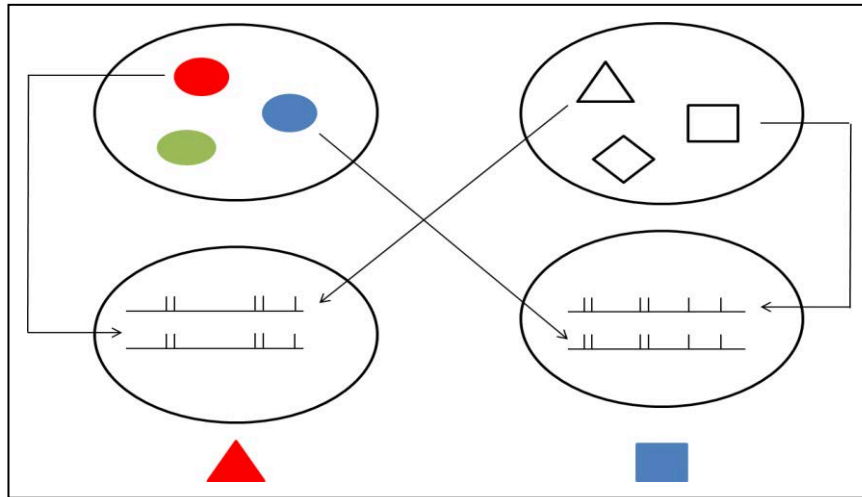


Figure 7. Schéma explicatif de l'hypothèse de liage par synchronie des oscillations neuronales. A la présentation d'un triangle rouge et d'un carré bleu, les neurones codant respectivement le triangle et la couleur rouge déchargent selon une même fréquence tandis que les neurones codant le carré et la couleur bleu, déchargent sur une autre fréquence.

Dans le cadre de cette hypothèse, il a été montré que les oscillations gamma sont modulées en fonction de certains paramètres expérimentaux tels que la fréquence (Adjamian et al., 2004), la vitesse (Siegel, Donner, Oostenveld, Fries, & Engel, 2007), et le contraste du stimulus (Hall et al., 2005) ou encore la difficulté de la tâche (Posada, Hugues, Franck, Vianin, & Kilner, 2003), ce qui est en accord avec les résultats des études psychophysiques (Adams & Mamassian, 2004; Clifford et al., 2004; Jaśkowski, 1992; Miller & Schwarz, 2006; Moutoussis, 2012). Par ailleurs, une oscillation peut être influencée par des processus *top-down* qui permettrait de préparer les zones visuelles à recevoir des stimulations particulières. Par exemple, il est possible d'observer ces oscillations gamma lorsque des participants cherchent une forme visuelle spécifique dans un contexte visuel bruyant (image célèbre du dalmatien, Tallon-Baudry, Bertrand, Delpuech, & Permier, 1997). Dans une tâche de détection de stimulus, il est aussi possible, en observant les oscillations gamma avant

l'apparition du stimulus, de prédire avec succès la vitesse des temps de réaction (Gonzalez Andino, Michel, Thut, Landis, & Grave de Peralta, 2005; Schoffelen, Oostenveld, & Fries, 2005; Womelsdorf, Fries, Mitra, & Desimone, 2006). Les oscillations gamma varient également en fonction du degré de prévisibilité de la stimulation (Kilner, Bott, & Posada, 2005; Schoffelen et al., 2005; Summerfield & Mangels, 2006). Aujourd'hui, le rôle fonctionnel des ondes gamma dans la cognition visuelle humaine s'avère beaucoup plus large, en particulier lorsque l'attention, la mémoire ou la conscience sont concernées (pour revue voir Tallon-Baudry, 2009). Cependant, l'origine de cette synchronisation reste encore une question ouverte à ce jour. En effet, il est encore difficile de savoir comment dans une situation donnée, tel ou tel réseau de neurones adopte une fréquence d'onde de type gamma ou pas et comment les différentes régions synchronisent leurs activités. Les tentatives de localisation des sources corticales des activités gamma aboutissent à des résultats disparates : un réseau large, englobant les régions occipitales, temporales, pariétales et frontales (Gruber, Trujillo-Barreto, Giabbiconi, Valdés-Sosa, & Müller, 2006) ou une activation focale, confinée au pôle occipital (Hoogenboom, Schoffelen, Oostenveld, Parkes, & Fries, 2006). Ainsi, le défi pour les années à venir sera de comprendre l'origine des synchronisations neuronales.

En conclusion, la synchronisation des ondes de type gamma entre différents réseaux de neurones peut être un mécanisme efficace pour la mise en œuvre d'un état neuronal facilitant le traitement des stimuli visuels. Cette approche fonctionnelle des réseaux neuronaux permet donc de mieux comprendre comment les informations traitées en des lieux différents sont liées en un percept unique mais elles ne permettent pas de savoir pourquoi elles le sont. Il est pertinent de penser qu'un signal pourrait servir de point d'origine comme les signaux endogènes associés à une action motrice intentionnelle liée à l'exploration de l'environnement.

#### 1.5.2.d. Hypothèses motrices

Ces dernières années, plusieurs études ont attribué aux actes moteurs volontaires un rôle déterminant dans les traitements sensoriels et l'intégration multi-sensorielle (Aymoz & Viviani, 2004; Bays, Flanagan, & Wolpert, 2006; Corveleyn et al., 2012; Haggard & Clark, 2003; Moore & Obhi, 2012). Cette thèse accordant une place privilégiée au cadre général de la théorie motrice de la perception, nous lui consacrerons la prochaine partie.

Des hypothèses attentionnelles, connexionnistes, ou motrices ont été avancées pour rendre compte des mécanismes de liage sensoriel. Cependant, ces hypothèses s'intéressent souvent aux mécanismes permettant de lier telle ou telle information ensemble mais ont des difficultés à en donner l'origine. Nous prenons le parti d'explorer plus en avant l'hypothèse motrice car l'explication du liage par la production ou la simulation d'une action motrice volontaire est une hypothèse récente qui n'a pas été développée dans le cadre du liage de deux informations perceptives. Pourtant, comme nous le verrons dans la partie suivante, la production d'une action motrice est fortement liée à la perception de notre environnement.

## 2. Le système moteur

*"I act therefore I am"*, Jeannerod

Prenons un exemple. Je prendrai bien un verre. Mais avant cela je dois savoir où est situé le verre dans mon environnement. Une fois ce dernier trouvé, il faut aussi localiser mon bras dans un référentiel égocentré. Ensuite, il faut imaginer comment je pourrais atteindre le verre, choisir une trajectoire parmi l'ensemble des possibles. Une fois la trajectoire choisie, il faut déterminer les paramètres moteurs de cette trajectoire (muscles, forces, directions, durées, séquences). Enfin il faut les activer afin de réaliser le mouvement. Une fois le mouvement effectué, il est important de pouvoir vérifier que le but fixé est bien atteint. Enfin, on peut s'interroger sur comment faire mieux la prochaine fois, comment être plus efficace. Nous voyons ici que malgré la simplicité apparente de nos actes moteurs effectués au quotidien, un certain nombre d'étapes essentielles doivent être coordonnées. Dans ce cadre, plusieurs modèles cognitifs ont proposé des représentations métaphoriques visant à rendre compte des différentes étapes de la réalisation d'une action motrice volontaire, intégrant par exemple l'établissement du but, la formation d'une intention, la spécification d'une séquence d'actions, l'exécution des actions, la perception de l'état du système, l'évaluation de l'état par rapport au but fixé (Schmidt, 1991). Le but ici n'étant pas de faire une présentation exhaustive de l'ensemble des modèles existants, seule la théorie des modèles internes, fortement associée au travail de thèse, sera présentée (Atkeson, 1989; Jeannerod, 2011; Jordan & Rumelhart, 1992; Kawato, 1999; Saltzman, 1979; Wadman, Denier van der Gon, Geuze, & Mol, 1979; Wolpert & Ghahramani, 2000; Wolpert et al., 1998; Wolpert & Flanagan, 2010).

## 2.1. Les modèles internes dans le contexte des actes moteurs volontaires

Les modèles internes regroupent les notions de modèles inverses qui rendent compte de la transformation d'un code perceptif en un code moteur et de modèles directs qui rendent compte de la capacité à prédire les conséquences sensorielles d'une action motrice.

### 2.1.1. Modèles inverses

La notion de modèle inverse a été évoquée dans le cadre de la motricité dans les années 80 (Atkeson, 1989; Saltzman, 1979). Le but est d'expliquer comment du but perceptif que l'organisme souhaite atteindre (je souhaite avoir un verre dans ma main), l'organisme met en place un programme moteur lui permettant de l'atteindre (Figure 8).

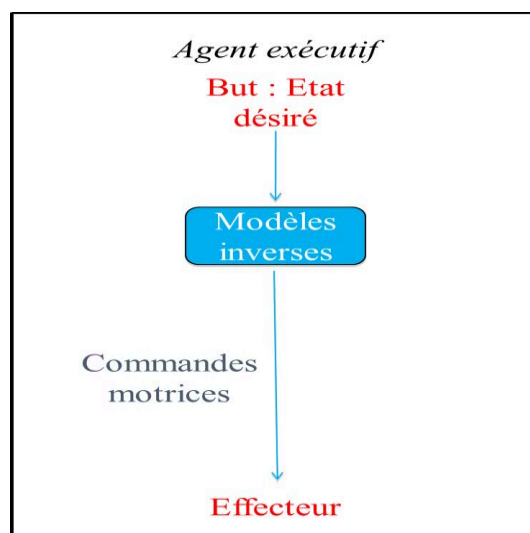


Figure 8. Représentation schématique des modèles inverses dans le cadre d'une exécution motrice suite à l'émergence d'un but perceptif (état dans lequel le système aimerait se retrouver).

L'idée défendue est que les informations sensorielles seraient codées sous un format moteur de manière automatique (Jeannerod, 1988). Ce codage moteur correspond aux paramètres (choix de l'action, de l'effecteur, des paramètres cinématiques) permettant la réalisation de l'action (Kawato, 1999; Wolpert & Ghahramani, 2000). Dans l'exemple du verre qu'un individu souhaite prendre, l'état perceptif désiré est d'avoir un verre dans la main. La

question est alors d'identifier la localisation du verre et du bras (intégration des informations sensorielles et référentielles en systèmes de coordonnées) puis de choisir une trajectoire possible et enfin de pouvoir transformer ce choix perceptif en activations motrices. Les modèles inverses permettent ainsi de transformer des informations perceptives (vision du verre) en informations motrices (prendre le verre).

### 2.1.2. Modèles directs, copies d'efférences et états perceptifs prédits

*"The best way to predict the future is to create it"*

Eagleman & Holcombe (2002)

En se basant sur la copie d'efférence<sup>1</sup> qui est une copie du programme moteur (Festinger, Lance, & Canon, 1965; Helmholtz, 1867; Erich Holst & Mittelstaedt, 1950; Kelso, 1977; Sperry, 1950; von Holst, 1954), les modèles directs permettent de prédire les conséquences sensorielles des actions motrices avant que ces dernières ne soient réalisées (Arbib, 1981 ; Flanagan & Wing, 1997; Wolpert & Ghahramani, 2000; Wolpert et al., 1998; Jordan & Rumelhart, 1992; Kawato, 1999; Wolpert & Ghahramani, 2000; Wolpert & Miall, 1996). En se basant sur cet état perceptif prédit (*feedforward*), le système nerveux peut calculer la distance entre l'état perceptif prédit et l'état perceptif désiré avant même que l'action motrice ne soit réalisée (Figure 9). Si une distance trop grande est détectée alors un nouveau programme moteur est élaboré (Bartolo et al., 2007; Blakemore et al., 1999; Haggard, 2005; Wolpert & Flanagan, 2010 ; Hansen et Elliot, 2009) et ce, avant même que l'action motrice soit initiée, ce qui permet une adaptation à l'environnement extrêmement rapide (correction à t+0). C'est pourquoi les modèles directs ont été dans certains cas assimilés

---

<sup>1</sup> Le premier à avoir utilisé la notion de décharge corollaire, appelée plus tard copie d'efférence (Teuber, 1966), est Helmholtz en 1867 qui travaillait sur le suivi oculaire. Il émit l'hypothèse que la position des yeux était estimée à partir de la copie d'efférence associée au programme moteur qui est généré pour réaliser la saccade oculaire.



à un émulateur impliqué dans la simulation motrice, permettant par exemple, d'estimer la faisabilité d'une action (Grush, 2004; Jeannerod, 2001).

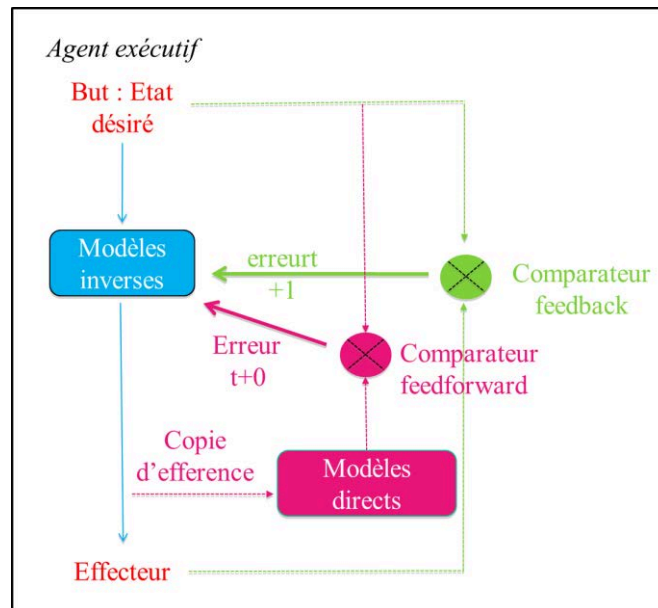


Figure 9. Représentation schématique des modèles internes du système moteur. Les modèles directs par l'intermédiaire des copies d'efférences permettent d'établir des états sensoriels prédits à partir des programmes moteurs et ce, avant même que ces derniers ne soient envoyés aux effecteurs musculaires. Cela permet notamment de modifier les programmes avant ou au tout début de l'exécution motrice.

Les modèles internes liés à la motricité humaine illustrent comment l'interaction entre le système moteur et le système perceptif est possible. Les modèles inverses permettent de transformer les coordonnées perceptives (état désiré) en programmes moteurs. Les modèles directs permettent par l'intermédiaire de la copie d'efférence d'élaborer un état perceptif prédit. Dans le cas où un écart apparaît lors de la comparaison entre l'état perceptif prédit et l'état perceptif désiré, un nouveau codage moteur peut être mis en place avant ou au tout début de l'initiation motrice mais également pendant la réalisation de cette action afin de corriger cette erreur *on-line* et d'atteindre l'état perceptif désiré. Mais comment ces modèles internes sont-ils créés? Sont-ils innés ou acquis? Respectent-ils des règles de fonctionnement? La partie suivante tentera de répondre à ces questions.

## **2. 2. Origine des modèles internes et sensibilité à l'apprentissage**

Held & Hein (1963) ont montré par l'intermédiaire de leur célèbre expérience sur des chatons que le codage moteur n'est pas inné et qu'il dépend des expériences sensori-motrices vécues dès la naissance. Dans leur étude, une paire de chaton était élevée dans l'obscurité. Exposés à la lumière quelques heures par jour, les chatons étaient placés dans une sorte de manège. A l'intérieur, le premier chaton était mis dans une nacelle et ne pouvait ni bouger, ni voir ses pattes. Le deuxième chaton était libre de ses mouvements. Relié par un harnais au premier chaton, il lui transmettait tous ces déplacements. Ainsi, le premier chaton subissait passivement le changement visuel, alors que le second déclenchait, par une action motrice volontaire, ce flux visuel. Au bout de quelques semaines, lors de tests visuo-moteurs, le second chaton libre de ses mouvements montrait une coordination parfaite. A l'inverse, le premier chaton, passif, ne parvenait pas à éviter les obstacles ou à saisir de la nourriture. Ainsi ces résultats rejettent l'idée du caractère inné des modèles inverses et mettent en avant l'importance des expériences sensori-motrices dès les premiers stades du développement afin qu'un lien entre le codage perceptif et le codage moteur puisse se développer et qu'à partir d'un codage perceptif, les modèles inverses puissent établir un codage moteur. Mais ces modèles inverses (et les relations entre les codages perceptifs et moteurs) peuvent aussi se modifier une fois l'âge adulte atteint. Dans une étude de Held (1965), deux participants adultes étaient équipés d'une paire de lunette prismatique qui déviait l'axe de vision d'un côté (sur la droite par exemple). Ainsi, lorsqu'ils devaient saisir un objet, leur main déviait à droite par rapport à la position réelle de l'objet. La session d'apprentissage consistait pour l'un des participants à s'asseoir dans un fauteuil roulant et pour l'autre à pousser le fauteuil. Au bout d'une dizaine de minutes de balade dans les couloirs du laboratoire, une tâche de saisie d'objet leur été proposée. Alors que le participant actif saisissait correctement les objets (signifiant qu'il s'était parfaitement adapté à la déviation des prismes), le participant passif continuait à

dévier sa main trop à droite. Ces résultats mettent en évidence une certaine plasticité des couplages perception/action puisque lorsque les informations sensorielles sont biaisées par l'intermédiaire de lunette prismatique, le codage moteur n'est plus correct pour atteindre l'état perceptif désiré. Une modification des modèles internes basée sur le traitement des messages d'erreurs est alors nécessaire (Held, 1965). Plus récemment, Stetson et al. (2006) ont analysé l'effet de l'introduction d'un délai entre une action motrice et une stimulation sensorielle matérialisée par un flash visuel. Les participants réalisaient deux sessions où 60% des essais étaient des essais apprentissages et 40% des essais tests. Les deux conditions correspondaient au temps qui séparait l'action et le flash (35 ms ou 135 ms) dans les essais apprentissages. Dans les 40% d'essais tests, le flash survenait  $\pm 150$  ms autour de la fin de l'action motrice. Pour chaque essai, les participants devaient indiquer quel évènement (leur action ou le flash) était survenu en premier. Les résultats indiquent que les flashes présentés jusqu'à 44 ms après l'action étaient jugés comme ayant eu lieu avant l'action dans la condition 135 ms mais pas dans la condition 35 ms. Ainsi l'organisme, ayant appris une nouvelle contingence sensori-motrice (lorsque je bouge, le flash survient 135 ms après mon action), percevait le flash avant l'action quand il survenait en réalité 44 ms après la fin de l'action motrice. Stetson et ses collaborateurs, nomment cet effet l'illusion inverse. Ces données mettent en avant la capacité d'adaptation temporelle des modèles internes (Kennedy, Buehner, & Rushton, 2009). Ainsi, les modèles internes se créent par apprentissage lors du développement de l'enfant mais aussi à l'âge adulte en fonction des expériences sensori-motrices rencontrées (Blakemore et al., 2000; Davidson & Wolpert, 2005; Flanagan & Wing, 1997; Guenther & Barreca, 1997; Held, 1963,1965; Jordan & Rumelhart, 1992; Wolpert & Flanagan, 2010 ; Wolpert & Miall, 1996; Wolpert et al., 1998; Wolpert, Diedrichsen, & Flanagan, 2011). Les différentes expériences sensori-motrices vécues lors des nombreuses interactions avec l'environnement font émerger des invariants spatio-temporels (Kawato & Wolpert, 1998; Wolpert & Kawato, 1998; Wolpert

et al., 1998). En effet, la programmation d'une action donnée va faire survenir des conséquences sensorielles semblables avec les mêmes contiguïtés temporelles et congruences spatiales par rapport à l'action. Si nous reprenons l'exemple de l'envie de prendre un verre, l'exécution de l'action entraînera, en autres, systématiquement un retour proprioceptif et visuel du bras qui bouge, suivie d'une stimulation tactile au bout des doigts lorsque nous touchons le verre. Ainsi, le système nerveux central pourra lors des futures programmations motrices permettant de prendre un verre, informer le système perceptif des événements sensoriels devant survenir ainsi que les caractéristiques de leurs occurrences spatiales et temporelles par rapport à l'action.

En conclusion, les prédictions des modèles directs se font dans sur la base de la copie d'efférence liée à la production, à la simulation ou à l'observation d'une action motrice. Ces prédictions se développent à partir des expériences sensori-motrices passées et respectent donc la contiguïté spatio-temporelle entre l'action motrice et les conséquences sensorielles que nous expérimentons au quotidien.

Les modèles internes illustrent comment l'interaction entre le système moteur et le système perceptif se met en place avec l'expérience. Les différentes expériences sensori-motrices permettraient d'établir des règles spatio-temporelles entre la survenue d'une action et la survenue d'évènements sensoriels. En se basant sur ces règles, les modèles directs pourraient prédire les conséquences sensorielles d'une action motrice à venir. Mais à quoi peuvent servir ces prédictions dans la vie quotidienne ? Les parties suivantes s'efforceront de détailler l'agentivité, l'atténuation perceptive, le liage intentionnel qui semblent être liés au fonctionnement des modèles internes. Nous ajouterons la notion de liage sensoriel par l'action qui a été mise en évidence dans nos études. A chaque fois, nous en vérifierons l'adéquation avec les propriétés des modèles internes (caractère volontaire de l'action motrice, contiguïté temporelle, congruence spatiale, et sensibilité à l'apprentissage).



## 2.3. Rôle des modèles internes

*"The brain 'binds' intentional actions to their effects  
to construct a coherent conscious experience of our own agency"*

(Haggard et al., 2002, p. 385)

### 2.3.1. Attribution causale des actions et des événements sensoriels (agentivité)

L'agentivité est généralement définie comme la capacité à se référer à soi comme l'auteur de sa propre action (de Vignemont & Fournieret, 2004). Deux types d'agentivité ont toutefois été envisagés. L'agentivité primaire, qui serait la capacité que possède un organisme vivant de considérer une action comme sienne ou non ; tandis que l'agentivité secondaire serait la capacité d'un organisme vivant à catégoriser les événements sensoriels survenant dans son environnement comme conséquences de son action ou non. Dans cette perspective, Haggard & Clark, (2003) considèrent le sens d'agentivité comme "la connaissance des effets causés par nos actions dans le monde externe". Ce serait la comparaison entre les afférences sensorielles "réelles" de l'action et les conséquences sensorielles "prédites" de l'action qui serait à l'origine du sens de l'agentivité. Si ces informations (réelles et prédites) sont identiques alors l'individu peut se considérer comme l'initiateur de l'action, sinon le mouvement est considéré comme étranger à soi (Farrer, Franck, Paillard, & Jeannerod, 2003; Farrer, Franck, Georgieff, et al., 2003; Jeannerod, 2003). Ainsi, l'agentivité impliquerait fortement le modèle direct et permettrait de faire la distinction entre les actions motrices volontaires et les déplacements segmentaires vécus passivement (Frith, 1992; Teuber, 1966), de même qu'entre les stimulations sensorielles résultant de sa propre action ou de l'action d'un autre agent (Decety, 1996; Jeannerod, 1988, 1997; Wolpert et al., 1995).

L'agentivité semble bien liée aux modèles internes car elle s'appuie sur des connaissances sensori-motrices préalables (modèles directs) et elle dépend des propriétés

spatio-temporelles de la relation action-événements sensoriels (Blakemore et al., 1999, 2000). En effet, dans une étude de Wegner et Wheatly (1999), le participant et un complice étaient face à face et pouvaient, à l'aide d'un *touchpad*, déplacer un pointeur sur les images affichées sur un écran situé à côté d'eux. Un casque audio émettait des mots dont la représentation imagée se trouvait ou non sur l'écran parmi un panel de représentations (une tasse, un chien...). Les mots émis étaient différents pour le participant et le complice. Le but de la tâche était de rechercher la représentation imagée des mots entendus, et de déplacer le pointeur sur cette image (par exemple, si le mot tasse était entendu, le but était de pointer le curseur sur l'image d'une tasse). Ensuite, le participant et le complice devaient dire s'il pensait que le mouvement de pointage sur l'image avait été initié par eux ou par leur adversaire. En réalité, le pointeur était préprogrammé pour aller pointer automatiquement sur l'image, soit une seconde avant, soit une, cinq ou trente secondes après l'écoute du mot. Les résultats indiquent que les participants considéraient le déplacement sur l'écran comme résultant de leur propre action (alors qu'ils n'y étaient pour rien en réalité) uniquement dans les conditions une seconde et cinq secondes après l'écoute du mot. Pour se sentir agent du pointage, une contiguïté temporelle entre l'action et les conséquences environnementales doit donc être respectée. D'après ces auteurs, si l'action et les événements perceptifs sont proches dans le temps, alors un changement de l'environnement peut être perçu comme étant la conséquence de l'action bien que ce ne soit pas le cas en réalité (Wegner & Wheatley, 1999; Wegner, 2003). En s'intéressant également à l'aspect spatial de l'attribution des actions, Farrer, Bouchereau, Jeannerod, & Franck, (2008) ont mis en place l'expérience suivante. Les participants devaient déplacer un joystick qu'ils ne voyaient pas directement. Le retour visuel se faisait par l'intermédiaire d'un écran où une main virtuelle reproduisait les mouvements du participant avec ou sans délai temporel (50 à 1100 ms entre le mouvement du participant et celui de la main virtuelle) ou avec une congruence spatiale variable (variation de 5° à 110°

d'angle entre le mouvement du participant et celui de la main virtuelle). Les participants devaient juger s'ils voyaient leur propre main (réponse "soi") ; leur main modifiée temporellement ou spatialement (réponse "biais") ou la main de quelqu'un d'autre (réponse "autre"). Les résultats mettent en évidence une sensibilité importante à la congruence spatiale dans le sens d'agentivité. En effet, alors que les réponses "autre" n'étaient pas observées lors de l'introduction d'un délai temporel (même pour des délais de 1100 ms entre l'action du participant et le mouvement de la main virtuelle), des réponses "autre" étaient observées dès l'introduction d'une incongruence de plus de 30°. Les auteurs concluent que la congruence spatiale est prépondérante dans l'agentivité. En conclusion, l'agentivité semble bien dépendre des relations sensori-motrices et des contraintes spatio-temporelles associées aux modèles internes.

### *2.3.2. Atténuation sensorielle*

Un autre phénomène lié au fonctionnement des modèles internes est le phénomène d'atténuation sensorielle mis en évidence par Weiskrantz, Elliott, & Darlington en 1971. Dans leur étude un chatouillement du pied du participant est provoqué par sa propre main. Cependant, le geste de la main est produit soit de manière volontaire par le participant lui-même (stimulus auto-généré), soit la main du participant est déplacée par l'expérimentateur (stimulus hétéro-généré). Le participant estimait le stimulus tactile comme moins chatouillant lorsqu'il était auto-généré que lorsqu'il était hétéro-généré. Selon les auteurs, le signal utilisé pour l'atténuation perceptive est principalement basé sur la prédiction sensori-motrice mise en œuvre par les modèles directs. Une explication possible de ces résultats est qu'une atténuation générale du traitement de toutes les stimulations sensorielles entrantes se produit lorsqu'un mouvement est auto-généré (Weiskrantz, Elliott, & Darlington, 1971) suggérant donc que la perception d'une stimulation sensorielle est atténuée si le mouvement auto-généré survient



simultanément avec le stimulus sensoriel. Ce type de filtrage sensoriel pendant l'exécution d'un mouvement volontaire a été maintenant bien documenté (Angel & Malenka, 1982; Chapman, Bushnell, Miron, Duncan, & Lund, 1987; Collins, Cameron, Gillard, & Prochazka, 1998; Milne, Aniss, Kay, & Gandevia, 1988; Shergill, Bays, Frith, & Wolpert, 2003). La puissance de l'atténuation sensorielle semble par ailleurs proportionnelle à la précision de la prédiction faite par les modèles internes. En se basant sur le paradigme proposé par Weiskrantz et al., (1971), des participants ont dû estimer la sensation d'un chatouillement sur la paume de leur main alors que la correspondance entre les conséquences sensorielles prédites et les stimulations tactiles réelles était modulée (Blakemore et al., 1999). Pour cela, un écart spatial (rotation de 0, 30, 60, et 90°) ou temporel (0, 100, 200, 300 ms) était introduit entre les caractéristiques du mouvement et celles de la stimulation tactile résultante. Par exemple, dans la condition 300 ms, l'action motrice était suivie d'un délai de 300 ms avant que la stimulation tactile ne survienne. Les participants devaient estimer l'intensité de la stimulation tactile. Les résultats indiquent que la stimulation tactile était ressentie comme plus intense dans les conditions 90° ou 300 ms (absence d'atténuation sensorielle) comparées aux conditions 30° ou 100 ms (présence d'atténuation sensorielle, Figure 10). Les auteurs interprètent la diminution de l'effet d'atténuation sensorielle comme une conséquence de l'augmentation de l'erreur entre les conséquences sensorielles prédites et les conséquences sensorielles réelles de l'action (Figure 11).

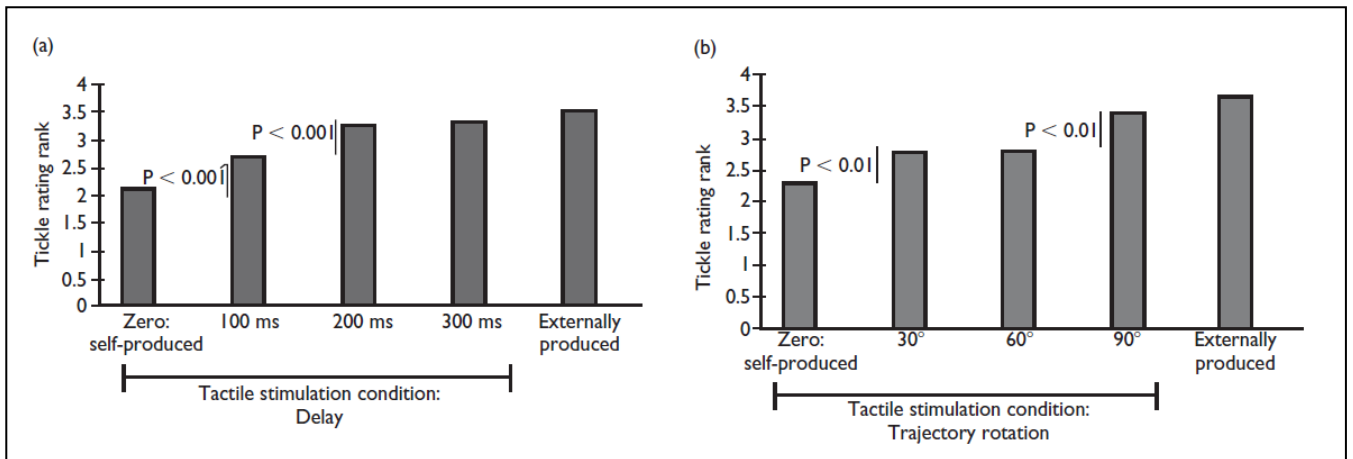


Figure 10. Graphique des résultats adapté de l'étude de Blakemore et al., (1999). L'ordonnée correspond au niveau de chatouillement ressenti par le participant, l'abscisse correspond aux différentes conditions. Une augmentation de la sensation de chatouillement est observée avec l'augmentation (a) du délai et (b) du degré d'angle entre l'action et la stimulation sensorielle, et ce, jusqu'à atteindre un niveau de chatouillement similaire à celui d'une stimulation hétérogéné.

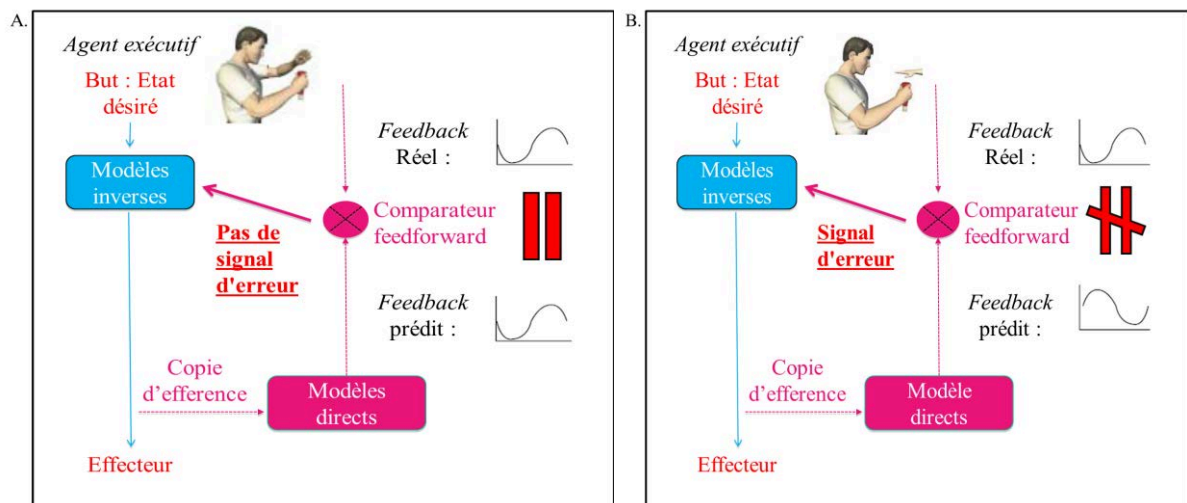


Figure 11. Schéma représentatif du fonctionnement des modèles internes et du phénomène d'atténuation perceptive. La programmation d'une action auto-générée entraîne une prédiction des conséquences sensorielles (*feedback* prédit). Lors de la réalisation de l'action, le *feedback* prédit est comparé au *feedback* réel. (A) Si le *feedback* prédit est égal au *feedback* réel alors une atténuation perceptive de la stimulation sera observée, (B) si une inégalité est trouvée, alors un signal d'erreur sera émis et les retours sensoriels seront pris en compte (inspiré de Wolpert & Flanagan, 2001).

Ces résultats suggèrent que les modèles internes utilisent la copie d'efférence afin de prédire les réafférences sensorielles, si l'action motrice avait bien lieu. La prédiction de ces réafférences sensorielles entraînerait une diminution de la prise en compte, par le système perceptif, des réafférences réelles, lorsque l'action motrice est produite. À l'inverse, lorsque le mouvement de la main du participant n'est pas initié par lui-même mais par l'expérimentateur, aucune copie d'efférence n'est générée. Par conséquent, les réafférences sensorielles ne peuvent être prédites (Figure 11) et utilisées pour diminuer la prise en compte des conséquences sensorielles réelles de cette action hétéro-générée. En accord avec cette idée, aucune atténuation sensorielle n'est observée dans le cas d'action hétéro-générée, même dans la situation de contiguïté temporelle et de congruence spatiale entre cette action et la stimulation sensorielle. Ce mécanisme permettrait de différencier les événements extérieurs, des événements sensoriels qui résultent de sa propre action et qui sont moins importants. Le but serait ainsi de libérer le système perceptif en évitant de traiter des informations sensorielles non pertinentes (Hughes, Desantis, & Waszak, 2013).

### 2.3.3. *Liage intentionnel entre une action et un événement sensoriel*

Le liage intentionnel (*intentional binding*) est un phénomène récemment mis en évidence (Engbert, Wohlschläger, & Haggard, 2008; Haggard et al., 2002; Haggard, 2005; Moore, Wegner, & Haggard, 2009). Ce phénomène renvoie à une compression subjective de l'intervalle temporel entre une action volontaire et une conséquence sensorielle (Moore & Obhi, 2012). Il a été mis en évidence dans l'expérience princeps de Haggard et al., (2002). Dans leur étude, un appui sur un bouton entraînait l'apparition d'un son 250 ms plus tard. La tâche du participant était d'évaluer la survenue temporelle du (ou des, selon les conditions) événement(s) (action et/ou son). Quatre conditions étaient possibles : (1) Soit, le participant appuyait sur le bouton (sans survenue d'un son) et estimait l'occurrence temporelle de son

action ; (2) soit, le participant devait simplement écouter un son (sans devoir appuyer) et estimait l'occurrence temporelle du son ; (3) soit le participant appuyait sur le bouton réponse et un son était émis 250 ms plus tard. Le participant devait alors estimer l'occurrence temporelle de son action volontaire et du son ; (4) Soit l'action du participant était déclenchée par stimulation transcrânienne (TMS) et un son survenait 250 ms plus tard. Le participant devait alors estimer l'occurrence temporelle de cette action involontaire et du son. L'évaluation de l'occurrence temporelle de l'action et/ou du son par le participant se faisait par l'intermédiaire du paradigme de l'horloge de Libet (Libet, Gleason, Wright, & Pearl, 1983). Cette horloge est constituée d'une seule aiguille tournant à un rythme régulier sur un cadran (1 tour en 300 ms). Pour évaluer la perception temporelle de l'individu, ce dernier devait indiquer sur quel cran l'aiguille se situait lorsque tel ou tel événement s'était produit.

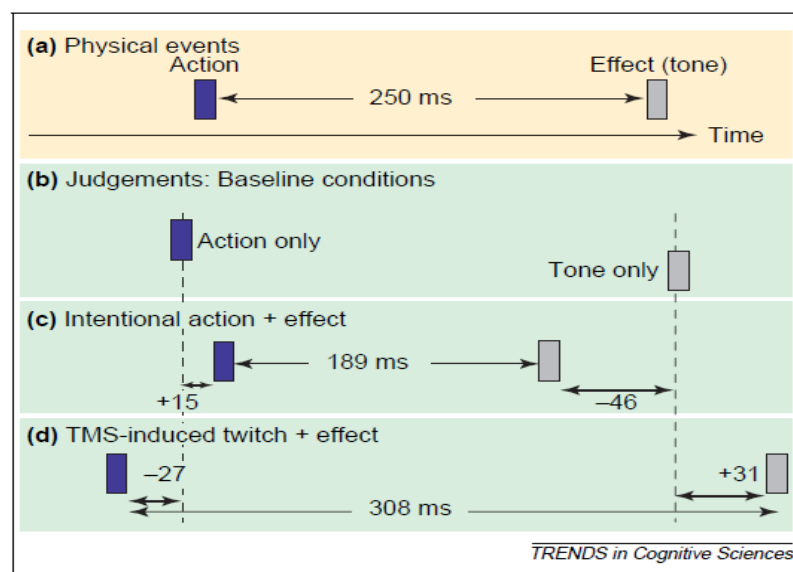


Figure 12. Protocole schématique et résultats de l'étude princeps de Haggard et al., (2002), où une attraction temporelle est observée entre une action et un son lorsque l'action était déclenchée volontairement, et (d) une répulsion lorsque l'action motrice était déclenchée par TMS (tiré de Tsakiris & Haggard, 2005).

Dans la condition où les participants réalisaient une action motrice volontaire, ils estimaient l'occurrence de l'action plus tardivement et le son plus précocement que lorsqu'ils estimaient soit l'occurrence temporelle de l'action soit celle du son (Figure 12, b et c). L'interprétation des auteurs est que le cerveau lierait l'action intentionnelle aux conséquences sensorielles se produisant dans l'environnement afin de construire un monde cohérent répondant aux contingences habituellement observées (lorsque je réalise une action, les conséquences sensorielles surviennent de manière temporellement proche de la fin de l'action motrice). Les résultats de cette étude supportent l'hypothèse d'une intervention des modèles directs dans le liage intentionnel de deux manières. **Premièrement**, dans la condition où l'action du participant était involontaire car déclenchée TMS, une répulsion temporelle apparaissait entre le son et l'action. Autrement dit, le participant percevait la survenue de l'action comme plus tôt et le son comme plus tard que dans la condition où l'action motrice était volontaire. L'interprétation des auteurs est que le liage intentionnel n'était pas observé lorsque l'action n'était pas volontaire car aucun programme moteur n'était mis en place. Par conséquent, les modèles directs ne disposaient pas d'une copie d'efférence permettant de prédire les conséquences sensorielles de cette action motrice non volontaire. Le **deuxième** argument avancé est que lorsque la fenêtre temporelle était agrandie entre l'action et le son, le liage intentionnel disparaissait. Ainsi, lorsque l'action et le son étaient séparés de 650 ms, la perception de l'occurrence temporelle de l'action et du son par le participant était la même que dans la condition où le participant estimait uniquement soit l'occurrence temporelle de l'action volontaire, soit celle du son. Ceci permet de penser que les conséquences de l'activation des modèles internes (e. g. liage intentionnel) sont soumises à des contraintes temporelles strictes. Un des enjeux de cette thèse sera d'évaluer ces contraintes temporelles et d'étudier leur plasticité.

Depuis cette expérience princeps, le paradigme de l'horloge de Libet a fortement été critiqué (Engbert et al., 2008; Moore & Haggard, 2008), mais d'autres études ont aujourd'hui mis en évidence un liage intentionnel en utilisant d'autres paradigmes comme par exemple en demandant directement au participant d'estimer le temps entre leur action et le mouvement d'une image sur un écran (Ebert & Wegner, 2010). Des études se sont également intéressées à d'autres paramètres de l'occurrence du liage intentionnel. Bien que la causalité entre l'action volontaire et l'évènement sensoriel a d'abord été avancé comme une condition *sine qua non* pour observer le phénomène de liage intentionnel (Buehner & Humphreys, 2009; Humphreys & Buehner, 2009), il a été montré ces dernières années que le fait de se croire à l'origine des changements était suffisant pour observer le liage intentionnel (Desantis, Roussel, & Waszak, 2011). Il a aussi été montré que la présence systématique d'un évènement sensoriel (son ou flash) n'était pas nécessaire pour observer le liage intentionnel. En effet, lorsqu'une forte probabilité que des évènements sensoriels surviennent après l'action (75-80%), les participants perçoivent leur action comme plus tardive que réellement y compris dans les 20-25% des essais où l'action n'était pas suivi d'un évènement sensoriel (Engbert & Wohlschläger, 2007; Moore & Haggard, 2008). D'autres études ont montré que la mise en place d'une action motrice intentionnelle est déterminante à l'apparition du liage intentionnel. À l'inverse, les effets auto-induits par l'action ne permettent pas d'observer le liage intentionnel, comme par exemple, le contact du doigt avec l'écran (Engbert, Wohlschläger, Thomas, & Haggard, 2007) ou l'attention déployée lors de la programmation motrice (Haggard & Cole, 2007). D'autres études ont aussi permis de soutenir l'idée que lors d'interactions sociales, le liage intentionnel pouvait se baser sur l'observation d'action d'autres individus (Ebert & Wegner, 2010; Obhi & Hall, 2011a; Strother, House, & Obhi, 2010), ce qui n'est pas le cas lorsque les participants pensaient que les conséquences de cette même action (point en mouvement sur un écran) étaient induites par un ordinateur (Obhi & Hall,

2011b). Enfin, il est à noter que d'autres auteurs ont proposé le liage intentionnel comme mesure du sens d'agentivité (Ebert & Wegner, 2010; Moore & Obhi, 2012; Moore et al., 2009).

En conclusion, le liage intentionnel semble sous-tendu par les modèles internes car les caractéristiques spatio-temporelles de son émergence, semblent correspondre aux propriétés des modèles internes, à savoir (1) la nécessité de mettre en place une action volontaire puisque une action déclenchée par TMS (Haggard et al., 2002) ou une simple stimulation tactile (Cravo et al., 2011; Stetson et al., 2006) ne permettent pas d'observer le liage intentionnel, (2) la contiguïté temporelle qui doit exister entre les *feedback* prédits et les *feedback* réels (Haggard et al., 2002; Haggard & Clark, 2003; Moore & Obhi, 2012) et (3) la sensibilité à l'apprentissage de l'effet qui est observée lorsque l'on souhaite modifier la contiguïté temporelle entre l'action et l'évènement sensoriel (Moore, Lagnado, Deal, & Haggard, 2009; Stetson et al., 2006).

#### 2.3.4. *Liage sensoriel par l'action de deux évènements visuels*

Un dernier phénomène qui serait sous-tendu par les modèles internes est le liage sensoriel par l'action de deux évènements sensoriels. Le liage sensoriel par l'action est le fait que l'asynchronie habituellement observée entre deux changements visuels (e.g. changement de couleur et position d'un objet, Viviani et Aymoz, 2001) disparaît lorsque ces changements surviennent dans le cadre d'une action motrice. La première et seule étude connue à ce jour mettant en avant cet effet consiste à présenter à des participants des vidéos où une balle rouge change de couleur (en vert) et se déplace en diagonale du centre bas de l'écran vers le coin en haut à droite (Aymoz et Viviani 2004). Le déplacement de la balle est soit fait de manière automatique, soit dû à un élément biologique (main virtuelle), ou soit dû à l'interaction avec

un autre objet (un rectangle virtuel). A l'aide d'une tâche de TOJ, les auteurs déterminent le temps mis par les participants pour traiter le changement de couleur et le déplacement de la cible. Dans la condition où la main virtuelle interagit avec la cible, la différence temporelle, devant séparer l'occurrence du changement de la couleur et du déplacement de la cible afin qu'ils soient perçus comme ayant changés simultanément, est de 0 ms, ce qui correspond à la disparition de l'asynchronie. Par contre, l'asynchronie est égale à environ 50 ms lorsque les changements se font de manière automatique ou lorsqu'ils sont dus à un évènement non biologique. Autrement dit, dans ces deux conditions, le changement de la couleur et le début du déplacement de la cible devaient être séparés physiquement dans le temps de 50 ms pour que les participants les perçoivent comme synchrones. Les auteurs suggèrent que cet effet serait basé sur les modèles internes et les prédictions des effets sensoriels des actions. En effet, même si les participants n'étaient pas dans une condition active, l'observation d'une action motrice sollicite les mêmes aires cérébrales que celles impliquées dans la motricité volontaire (Black & Wright, 2000; Buccino et al., 2001; Gallese et al., 1996; Grezes et al., 1998; Hari et al., 1998; Rizzolatti et al., 1996a; Rizzolatti & Craighero, 2004). Cependant, cette diminution de l'asynchronie par l'action motrice n'a jamais été démontrée avec un paradigme faisant intervenir une action réelle. De plus, son mécanisme est peu connu. Par exemple, à notre connaissance, aucune étude n'a été effectuée sur l'adéquation de cet effet avec les principes des modèles internes. Ainsi, il est à l'heure actuelle impossible de dire si cet effet respecte les propriétés de contiguïté temporelle et de congruence spatiale entre la fin de l'action motrice et les changements perceptifs, ou encore une certaine sensibilité à l'apprentissage. C'est pourquoi cette thèse essayera (1) d'établir l'existence du liage sensoriel en présence d'une action réelle et volontaire des participants (étude 1 et 2), et (2) d'en montrer l'adéquation avec les contraintes associées aux modèles internes comme la contiguïté



temporelle (étude 1 et 3) et la congruence spatiale (étude 4), ainsi que la sensibilité à l'apprentissage (étude 3).

Lors de la réalisation d'action motrice volontaire, les traitements sensoriels se modifient (atténuation sensorielle et liage intentionnel). Ces résultats changent complètement la façon de concevoir les relations perception/action en les faisant passer d'un système unidirectionnel où nos perceptions influencent nos actions à un système réciproque où nos actions volontaires influencent nos perceptions tout comme nos perceptions influencent nos actions. Cependant, l'effet de liage par l'action de deux évènements sensoriels a été très peu étudié. Pourtant, cet effet permettrait de comprendre comment deux informations sensorielles, dont les traitements sont ségrégués dans les deux voies du système visuel, sont intégrées en un tout cohérent. Il sera également possible de tester l'adéquation des contraintes spatio-temporelles de l'émergence du liage sensoriel par l'action motrice et des contraintes spatio-temporelles liées aux modèles internes (étude 3 et 4). Enfin, la sensibilité des modèles internes à l'apprentissage lors des expériences sensori-motrices posent aussi la question de l'évolution des relations perception/action chez la personne âgée. En particulier, dans le cadre des pathologies dégénératives où des déficits perceptifs et moteurs sont présents. Ce point sera abordé dans la partie suivante.

### **3. Effet du vieillissement sur les relations perception-action**

#### **3.1. Contexte social du vieillissement**

L'Organisation des Nations Unies (ONU), en partenariat avec l'Organisation Mondiale de la Santé (OMS), célèbre en 1999 "l'Année internationale des personnes âgées" dont l'un des principes clefs était : vieillir en restant actif. Au cours des dernières années, l'intérêt porté au déclin cognitif dans le domaine du vieillissement n'a cessé de croître. L'importance grandissante de ce champ de recherche s'explique notamment par l'augmentation de l'espérance de vie dans les pays développés. Dans ces différents pays, cette augmentation de la population âgée a entraîné des choix politiques et sociétaux favorisant le développement des connaissances sur le vieillissement sain et pathologique, en particulier de la maladie d'Alzheimer (Plan Alzheimer 2008-2012, renouvelé sur la période 2012-2016). En effet, les patients souffrant d'une pathologie dégénérative de type Alzheimer ont des symptômes dont l'évolution amenuise leur autonomie et leur indépendance. Cette perte d'autonomie place les patients et leurs familles dans des conditions sociales dramatiques. En ce sens, les recherches se sont efforcées de préciser qualitativement et quantitativement les sphères cognitives touchées dans le vieillissement normal aussi bien que dans le vieillissement pathologique, un des enjeux sociétaux majeurs étant celui du diagnostic précoce afin de permettre la prise en soin rapide des patients. En effet, le délai entre l'apparition des premiers troubles et la pose du diagnostic est d'environ 24 mois en France et 40% des patients consultent pour la première fois alors qu'ils sont déjà à un stade de démence légère (Bond, Stave, Sganga, O'Connell, & Stanley, 2005). La partie suivante fera le point sur les critères diagnostics des personnes atteintes de la maladie d'Alzheimer qui ont été développés ces dernières années.

### **3.2. Le cadre de la maladie d'Alzheimer**

Aloïs Alzheimer publia, en 1906 et en 1911, le rapport d'autopsie du cerveau de deux personnes de 51 et 56 ans, qui présentaient une démence sénile caractérisée par la dégénérescence des cellules nerveuses remplacées par une substance amyloïde. Krapelin, psychiatre, nomma cette forme de démence “maladie décrite par Alzheimer”, ce qui est devenu : maladie d'Alzheimer (cité de Whitehouse, George, & Van der Linden, 2009). Les critères proposés conjointement par le *National Institute of Neurological and Communicative Disorders and Stroke* et l'*Alzheimer's Disease and Related Disorders Association* (NINCDS-ADRDA, rapport de la HAS, 2011) sont les plus répandus pour diagnostiquer les différents stades de la maladie d'Alzheimer (Annexe 1). La démence de type Alzheimer serait caractérisée par un déficit d'au moins deux fonctions cognitives (mnésique + aphasie, apraxie, agnosie, et/ou acalculie), une absence de trouble de conscience, une survenue entre 40 et 90 ans, le plus souvent au-delà de 65 ans et l'absence de désordres systémiques ou d'une autre maladie cérébrale pouvant rendre compte par eux-mêmes, des déficits mnésiques et cognitifs progressifs. Ce diagnostic probable est renforcé par la perturbation des activités de la vie quotidienne, la présence de troubles du comportement, une histoire familiale de troubles similaires (surtout si confirmés histologiquement), une normalité du liquide céphalo-rachidien, un EEG normal, la présence d'atrophie cérébrale d'aggravation progressive. Enfin, toujours d'après ces critères, la maladie d'Alzheimer peut être associée à la présence de symptômes tels que dépression, insomnie, incontinence, idées délirantes, illusions, hallucinations, réactions de catastrophe, désordres sexuels et perte de poids.

En conclusion, le diagnostic de la maladie d'Alzheimer reste donc essentiellement basé sur des observations cliniques telles que les troubles de la mémoire. Les capacités sensori-motrices et les fonctions cognitives les sous-tendant n'entrent pas dans les critères diagnostics et ne sont pas évaluées. Pourtant, les couplages perception/action évoluent avec les expériences sensori-motrices et sont basés sur les performances perceptives et motrices de chaque individu. Est-ce que ces performances perceptives et motrices n'évoluent pas au cours du vieillissement sain ou pathologique ? Ou n'ont-elles aucun impact sur la vie des patients ? La partie suivante s'efforcera de répondre à cette question.

### **3.3. Evolution du système perceptivo-moteur au cours du vieillissement**

#### *3.3.1. Aspect Perceptif*

Plusieurs études se sont intéressées à l'évolution des capacités perceptives au cours du vieillissement (Bellgrove et al., 1997; Cooke et al., 1989; Darling et al., 1989; Pohl et al., 1996; Pratt et al., 1994; Seidler-Dobrin & Stelmach, 1998). Il a ainsi été montré que les capacités à intégrer les informations sensorielles étaient affectées (Haaland, Harrington, & Grice, 1993; Pohl et al., 1996; Pratt et al., 1994; Warabi et al., 1986). Entre autres, une réduction de la proprioception (Kaplan, Nixon, Reitz, Rindfleisch, & Tucker, 1985; Aniansson, Hedberg, Henning, & Grimby, 1986; Doherty, Vandervoort, & Brown, 1993; Lexell, 1995; Welford, 1988), ainsi qu'un ralentissement dans le traitement des informations afférentes ont été mis en évidence (Cole & Beck, 1994; Cole, Rotella, & Harper, 1999). Ces déficits seraient notamment dus à une diminution des conceptions neurales périphériques et centrales (Dorfman & Bosley, 1979; Kurokawa et al., 1999; Mackenzie & Phillips, 1981). D'autres auteurs ont également montré des difficultés à intégrer plusieurs modalités à la fois (Chaput & Proteau, 1996). Enfin, il a été montré que ces déficits perceptifs influençaient la sphère motrice. Par exemple, une force musculaire est développée de manière plus importante que nécessaire afin de mieux ressentir leur sens tactile et proprioceptif (Kinoshita & Francis,

1996) et ainsi éviter le risque de laisser tomber un objet (Cole et al., 1998; Gilles & Wing, 2003). En conclusion, des déficits dans les traitements perceptifs semblent se développer au cours du vieillissement à différents plans et, influencent la sphère motrice. Mais qu'en est-il de cette dernière ?

### 3.3.2. *Aspect Moteur*

L'augmentation de l'âge diminuerait les performances motrices (Seidler & Stelmach, 1995; Seidler-Dobrin & Stelmach, 1998; Spirduso, 1980; Welford, 1988). Cela se traduit par une diminution de la régulation de la force (Ketcham, Dounskaia, & Stelmach, 2004; Shinohara, Scholz, Zatsiorsky, & Latash, 2004) expliquée en grande partie par la diminution de la masse musculaire (i.e. sarcopénie, Doherty, 2003; Lexell, 1993). Cette diminution affecterait davantage les mouvements rapides que les mouvements lents (Pousson, Lepers, & Van Hoecke, 2001), et commencerait, en fonction des muscles, à différents âges et avec différentes rapidités de progression (Hunter, White, & Thompson, 1998; Narici, Bordini, & Cerretelli, 1991). Cette diminution de la force musculaire aboutirait à des diminutions de performances motrices comme le maintien de la posture, de l'équilibre et la réalisation de mouvements réguliers (Bellgrove et al., 1997). Concernant les mouvements simples, une augmentation de la durée du mouvement est aussi observée lors du vieillissement (Brogmus, 1991; Stelmach & Hömberg, 1993; Warabi et al., 1986) ainsi qu'une coordination musculaire anormale (Spirduso, 1980) et une cinétique de mouvement par étapes (Galganski, Fuglevand, & Enoka, 1993) avec plusieurs mouvements correctifs (Lyons & Elliott, 1996). En accord avec ces observations, il est possible de s'intéresser aux différentes phases du mouvement en comparant des personnes jeunes et âgées (Cooke et al., 1989; Darling et al., 1989; Pratt et al., 1994). Ces auteurs observent que la cinétique du mouvement peut être divisée en deux phases : une phase primaire (ou balistique) correspondant à l'initiation du mouvement selon le

programme moteur (planification). Et une phase secondaire (ou corrective) correspondant à l'approche de l'état désiré et à la prise en compte des retours sensoriels pour atteindre cet état désiré de manière précise (Carlton, 1980; Elliott, Helsen, & Chua, 2001; Meyer, Abrams, Kornblum, Wright, & Keith, 1988). Des études ont montré une phase secondaire plus longue (Cooke et al., 1989; Darling et al., 1989; Goggin & Meeuwsen, 1992; Rey-Robert, Temprado, Lemaire, & Berton, 2012) avec une variabilité plus importante dans la précision des mouvements pour les participants âgés (Cooke et al., 1989; Darling et al., 1989; Enoka et al., 2003; Seidler & Stelmach, 1995). Cet allongement du mouvement secondaire et cette augmentation dans la précision terminale seraient dus à la diminution de la sensibilité perceptive (proprioception, sensibilité tactile,...) ainsi qu'à l'augmentation du temps de traitements de ces informations perceptives (Bellgrove et al., 1997; Cooke et al., 1989; Darling et al., 1989; Morgan et al., 1994; Pratt et al., 1994; Seidler & Stelmach, 1995). En conclusion, des déficits des capacités motrices sont présentes chez la personne âgée. Ces déficits portent à la fois sur des indicateurs physiques (masse musculaire) et cinétiques (mouvement par étape) liés, entre autres, aux déficits perceptifs. En prenant en considération que les prédictions des conséquences sensorielles sont basées sur les expériences sensori-motrices passées, quelles sont les conséquences de tels déficits des capacités sensori-motrices sur les capacités de prédiction des conséquences sensorielles des actions motrices volontaires chez ces personnes ? C'est la question qui sera traitée dans la partie suivante.

### *3.3.3. Interaction Perception/action et modèles internes*

Comme nous l'avons vu dans les deux parties précédentes, l'évolution des systèmes perceptif et moteur au cours du vieillissement se fait dans le sens d'une dégradation des performances (Bellgrove et al., 1997; Cooke et al., 1989; Darling et al., 1989; Pohl et al., 1996; Pratt et al., 1994; Seidler & Stelmach, 1995; Seidler-Dobrin & Stelmach, 1998;

Spirduso, 1980; Welford, 1988). Cette dégradation des deux systèmes se fait de manière indépendante mais se surajoute lors de performances sensori-motrices. De telle sorte que les dégradations d'un système majorent les baisses de performances de l'autre. Par exemple, les réafférences sensorielles mettant plus de temps à être traitées, la correction du programme moteur qui s'effectue lors du mouvement secondaire prend plus de temps (Pratt et al., 1994; Stelmach & Worringham, 1985). Mais les déficits ne s'arrêtent pas au niveau sensori-moteur. Par exemple, Danion, Descoins, & Bootsma, (2007) ont observé que le contrôle prédictif est moins fonctionnel chez les participants âgés que chez les participants jeunes dans des situations où les personnes doivent synchroniser leurs mouvements avec un signal sonore périodique, suggérant ainsi une dégradation du fonctionnement des modèles internes. Une autre méthode qui peut être utilisée pour tester les déficits sensori-moteurs d'un point de vue cognitif est l'imagerie motrice (Personnier, Paizis, Ballay, & Papaxanthis, 2008; Saimpont, Pozzo, & Papaxanthis, 2009; Skoura, Papaxanthis, Vinter, & Pozzo, 2005; Skoura, Personnier, Vinter, Pozzo, & Papaxanthis, 2008). Dans ces protocoles, le participant s'imagine en train de réaliser une action. Des corrélations plus faibles entre les temps de mouvement réels et les temps de mouvement imaginés sont observées chez les participants âgés par rapport aux participants jeunes. Cette diminution des capacités d'imagerie sensori-motrice seraient précoces dans les démences de types Alzheimer et syndromes apparentés (Cole et al., 1998; Lord & Sturnieks, 2005; Nowak & Hermsdörfer, 2005; Seidler & Stelmach, 1995), et pourraient être à l'origine d'une diminution des interactions avec l'environnement entraînant un isolement de l'individu. Les recherches ont également mises en évidence une diminution des habiletés spatiales et ce, de façon plus marquée chez des personnes présentant un profil cognitif correspondant à une maladie d'Alzheimer débutante (Iachini, Iavarone, Senese, Ruotolo, & Ruggiero, 2009). Par exemple, les personnes âgées présentent des déficits dans la perception des distances. En effet, elles ont plus de difficultés à déterminer si un objet est à

une distance proche ou éloignée d'elles-mêmes (Bian & Andersen, 2008; Gabbard, Caçola, & Cordova, 2011). Cet effet renvoie à la notion de limite d'atteignabilité correspondant à la limite où un individu considère qu'il peut atteindre un objet ou non. Cependant, cette estimation se ferait sur la base des prédictions motrices impliquant les modèles internes (Bourgeois & Coello, 2012). Ainsi, la diminution des capacités d'atteignabilité serait due à une diminution de la précision des prédictions des modèles internes. Evaluer la perception des limites d'atteignabilité permettrait donc de tester la validité des prédictions sensori-motrices. Il est enfin à noter que ces déficits des prédictions sensori-motrices seraient précoces dans la pathologie de type Alzheimer (Pai & Jacobs, 2004), ne seraient pas liés aux déficits cognitifs (Camarda et al., 2007), et qu'ils permettraient d'objectiver la maladie d'Alzheimer dans environ 70% des cas (Werner et al., 2006).

Ainsi, l'étude du vieillissement des capacités sensori-motrices s'est essentiellement centrée sur des indicateurs physiques comme la vitesse des processus de traitement de l'information (Spirduso, 1980). Cependant, les quelques études qui se sont intéressées à l'impact des déficits perceptifs et moteurs sur le couplage perception/action mettent en évidence des déficits majeurs, en particulier dans le cadre de pathologies de type Alzheimer. Comment sont pris en compte ces déficits du couplage perception/action dans la pose du diagnostic et dans la prise en charge de la maladie d'Alzheimer ? Quelles sont les tests utilisés ? La partie suivante tentera de répondre à ces questions.



### **3.4. Evaluation de la cognition motrice dans les pathologies de type Alzheimer**

Même s'il a été montré que les patients diagnostiqués comme souffrant de la maladie d'Alzheimer, présentent un ralentissement moteur et des caractéristiques cinématiques atypiques lors de la production de mouvements intentionnels (Camarda et al., 2007) et malgré les données importantes sur l'évolution des troubles sensori-moteur au cours du vieillissement (Bellgrove et al., 1997; Cooke et al., 1989; Darling et al., 1989; Pohl et al., 1996; Pratt et al., 1994; Seidler & Stelmach, 1995; Seidler-Dobrin & Stelmach, 1998; Spirduso, 1980; Welford, 1988), et les quelques études s'intéressant à l'évolution du couplage perception/actions au cours du vieillissement sain et pathologique (Danion et al., 2007; Personnier, Ballay, & Papaxanthis, 2010; Personnier, Kubicki, Laroche, & Papaxanthis, 2010; Personnier et al., 2008; Skoura et al., 2008), aucune batterie neuropsychologique standardisée n'existe aujourd'hui pour tester les couplages perception/action d'un point de vue cognitif (élaboration des prédictions par exemple) chez toute personne âgée se posant des questions sur ses capacités cognitives. Pourtant, certaines études ont, par exemple, mis en avant que la difficulté à s'orienter, naviguer et se sentir familier avec son environnement pourrait être un signe prédicteur de la maladie d'Alzheimer (Pai & Jacobs, 2004). De plus, le niveau d'aptitude motrice du sujet adulte peut être une bonne prédiction des handicaps futurs (Guralnik et al., 1995; Rantanen et al., 1999). Par conséquent, la prise en compte des déficits des couplages perception/action permettrait peut-être de diagnostiquer de manière plus précoce la pathologie de type Alzheimer, ce qui rendrait possible une prise en soin plus rapide. Mais cette absence de tests empêche les équipes soignantes d'évaluer et de prendre en compte les déficits des relations perception/action de leurs patients au quotidien. En conséquence, aucun atelier thérapeutique non-médicamenteux ne peut avoir pour objectif de stimuler ou de remédier à ces déficits pourtant essentiels à toute interaction de l'individu avec son environnement. La création d'outils, permettant de tester simplement ces capacités de

manière standardisée, semble donc tout à fait pertinente. Pourquoi aucun test évaluant les relations perception/action d'un point de vue cognitif n'existe à ce jour, reste une question ouverte. Au-delà de la récurrence des études s'intéressant aux déficits des modèles internes au cours du vieillissement (Danion et al., 2007; Personnier, Ballay, & Papaxanthis, 2010; Personnier, Kubicki, Laroche, & Papaxanthis, 2010; Personnier et al., 2008; Skoura et al., 2008), le principal obstacle paraissant justifier l'absence de test évaluant les couplages perception/action est la difficulté à mesurer les mouvements des participants sur le terrain. Effectivement, pour étudier les relations perception/action, il faut du matériel permettant de mesurer les actions des participants comme une tablette graphique, un capteur à ultra-son, des caméras infrarouges,.... Cet enregistrement des actions se fait tout en faisant varier des stimuli de l'environnement, bien souvent sur un écran. Cela nécessite donc des interfaces et des logiciels sophistiqués. Or, les psychologues n'ont bien souvent à leur disposition sur le terrain que des tests papier-crayon et un ordinateur. De plus, les populations âgées n'ont pas forcément l'habitude d'utiliser ce type de matériel.

Ainsi, le but de l'étude 5 de cette thèse était double. Il consistait à (1) créer des tests qui évaluent les performances des couplages perception/action d'un point de vue cognitif mais qui (2) nécessitent un matériel simple (ordinateur) afin de permettre leur utilisation par le plus grand nombre, et (3) qui mettent en évidence un pattern de résultats spécifiques entre un groupe de personnes jeunes, âgées saines et âgées ayant un profil cognitif de type Alzheimer ou syndromes apparentés.

### **3.5. La recherche au-delà des contraintes de terrain**

Il est donc important d'utiliser un matériel adapté au terrain et à la pratique de tous les jours (ordinateur) mais également à la population étudiée. Les consignes doivent être simples et répétées régulièrement. La fatigabilité de la population étudiée doit également être prise en compte en prévoyant des tâches courtes comportant de nombreuses pauses. C'est en se basant sur ces contraintes que quatre tâches ont été développées : la tâche d'imagerie motrice, la tâche de rotation mentale, la tâche d'atteignabilité, et enfin la tâche de jugement d'ordre temporel. Comme nous le verrons dans l'introduction de l'étude 5, ces quatre tâches sont d'apparence purement perceptives car elles consistent en la présentation de stimuli sur un écran d'ordinateur auquel le participant doit réagir en appuyant sur un (ou deux) bouton(s) réponse(s) du clavier. Cependant, bien que d'apparence perceptive, ces quatre tâches font appel à des capacités motrices pour être réalisées de manière efficiente.

Les couplages perception/action ne sont donc pas testés chez les personnes âgées. La récurrence des études et le matériel important nécessaire à leur évaluation semblent être à l'origine de cette absence de test. Afin de pallier ce manque, nous proposons de tester les capacités du couplage perception/action lors d'interaction avec l'environnement par l'intermédiaire de quatre tâches expérimentales (étude 5) : une tâche d'imagerie motrice, une tâche de rotation mentale, une tâche d'atteignabilité, et une tâche de TOJ. Chacune de ces tâches est (1) réalisable à partir d'un écran et d'un clavier, (2) avec des consignes simples et répétées régulièrement, (3) courtes et ne devant pas forcément être passée le même jour.

## 4. Problématique Générale

Cette thèse s'inscrit dans l'étude des relations perception/action au cours de vieillissement sain et pathologique. Bien qu'automatiques et inconscients, les traitements des attributs visuels, aboutissant à la perception stable de notre environnement, sont ségrégués spatialement et temporellement. Cette ségrégation des traitements visuels rend nécessaire l'existence d'un mécanisme de liage des informations visuels afin d'aboutir à une perception unifié de notre environnement. En se basant sur les caractéristiques des modèles internes et les capacités à prédire les conséquences sensorielles d'une action motrice, notre première hypothèse était que la production d'une action motrice (et les prédictions sensoriels associées) est un des mécanismes permettant le liage des informations sensorielles (étude 1 et 2). Notre seconde hypothèse était que ce sont les prédictions sensorielles, associées à la production motrice, qui serviraient de signal permettant de réduire les asynchronies. Si tel est le cas, alors, pour observer un liage sensoriel par l'action, les paramètres d'exécution de l'action motrice et les changements perceptifs associés devraient respecter la même contiguïté temporelle et congruence spatiale que les prédictions sensorielles élaborées par les modèles internes (respectivement étude 1, 3 et 4). De plus, comme les prédictions sensorielles sont basées sur les expériences sensori-motrices passées, un apprentissage de nouvelles contingences sensori-motrices pourrait moduler les contraintes spatio-temporelles du liage sensoriel par l'action (étude 3). Enfin, dans le cadre du vieillissement, les couplages perception/action sont peu étudiés alors qu'ils sont à la base de l'efficacité des interactions avec l'environnement. De plus, ces relations perception/action sont fonction des capacités perceptives et motrices. Or ces dernières se dégradent avec l'âge et ce, de manière plus marquée dans le contexte du vieillissement pathologique. C'est pourquoi notre dernière hypothèse est que le test des couplages perception/action chez une population âgée atteinte de démence de type Alzheimer devrait mettre en évidence des déficits plus marqués que chez

une population âgée saine, elle-même plus déficitaire que pour une population jeune. Quatre tâches seront mises en place pour tester cette hypothèse (étude 5). L'objectif est de définir les bases d'une batterie neuropsychologique simple et fonctionnelle permettant de tester, avec un matériel limité, les couplages perception/action de personnes vieillissantes.





**Partie II**  
**ETUDES**  
**EXPERIMENTALES**





## **Partie 2. Etudes expérimentales**

### **1. Préambule**

Les études 1 et 2 ayant été publiées, elles seront présentées dans leur format article qui a été validé par la communauté scientifique.

Les études 3 et 4 sont écrites en format article car elles sont en cours de soumission et devraient être publiées dans une forme similaire.

L'étude 5 est écrite dans un format plus standard de thèse car l'écriture de l'article est en cours.

L'ensemble des études a été réalisé après avoir obtenu de manière libre et éclairée le consentement écrit des participants ; et ce, après qu'ils aient lu la lettre d'information spécifiant le cadre général de l'étude, les conditions de passation et leur droits durant et après cette dernière. Un exemple de consentement et de lettre d'information est disponible en annexe 2 et 3.

Afin de clarifier la lecture du document, chaque étude est précédée d'un avant-propos résumant brièvement le cadre théorique, les hypothèses testées et les résultats obtenus.



## **2. Etude 1 : Effet de l'action motrice sur les asynchronies perceptives**

**Article :** Corveleyn, X., & Coello, Y. (2013). Effet de l'action motrice sur les asynchronies perceptives. *Psychologie Française*.

Cette première étude avait pour but de tester l'hypothèse principale de cette thèse qui est qu'une action motrice volontaire, associée à des changements d'attributs visuels d'un objet, devrait permettre de réduire l'asynchronie temporelle habituellement observée entre ces changements (i. e. couleur et position). Dans le cadre de la théorie des modèles internes, cette réduction de l'asynchronie devrait être observée quand les événements sensoriels coïncident avec l'objectif de l'action motrice. Dans ce contexte, les participants devaient effectuer une tâche de TOJ dans trois tâches. La tâche perceptive, la tâche motrice-intermédiaire et la tâche motrice-fin. Pour les trois tâches, les participants étaient assis confortablement devant un écran sur lequel était affiché un point de départ en bas au centre de l'écran et une cible 24 cm plus haut, représentée par un rond rouge (Figure 13). La tâche perceptive consistait en la présentation d'un changement référent (couleur ou position) 700 ms après un stimulus sonore. Un changement test (position ou couleur) survenait  $\pm 200$  ms autour du changement référent par pas de 50 ms (i. e. 9 SOA). La tâche motrice-intermédiaire consistait à faire pointer au participant la cible visuelle dès qu'un stimulus sonore était émis. Au milieu du transport de la main vers la cible, le changement référent survenait (couleur ou position). Le changement test survenait lui  $\pm 200$  ms autour du changement référent par pas de 50 ms. Enfin, une tâche motrice-fin consistait là aussi à faire pointer au participant la cible dès que le stimulus sonore était émis. Le changement référent survenait en fin de mouvement, au moment du contact du doigt avec la cible. Le changement test survenait  $\pm 200$  ms autour du changement référent par pas de 50 ms (i. e. 9 SOA). Pour les trois tâches, le participant était de dire, après chaque essai, lequel des deux changements (i. e. couleur ou position) était survenu en premier.

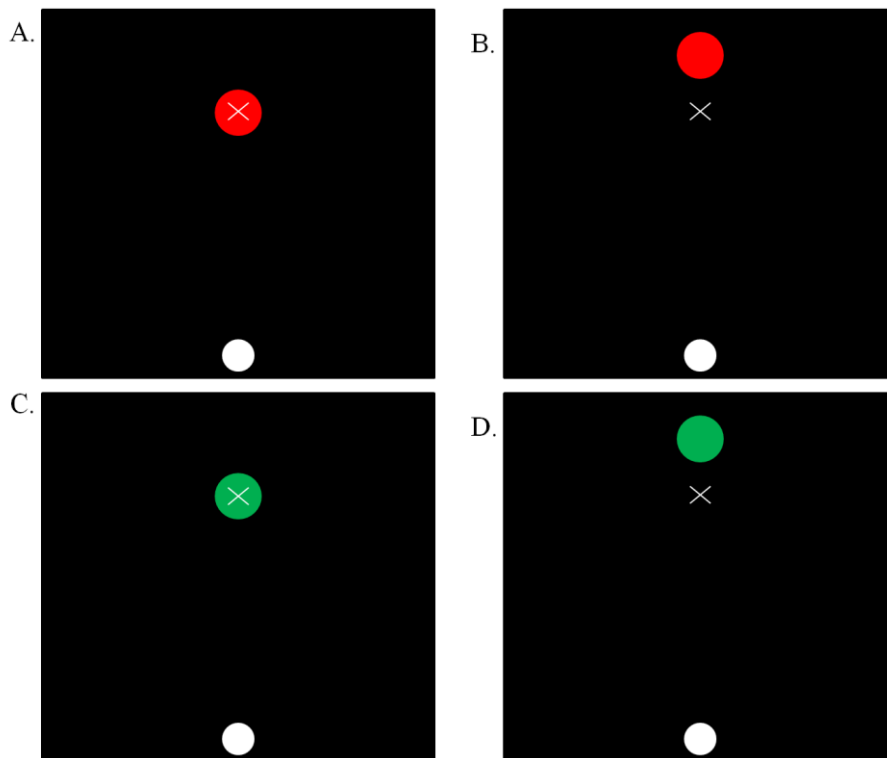


Figure 13. Représentation schématique des 4 images permettant d'aboutir dans les études 1 à 3 aux changements de couleur et de position (Dans l'étude 4, la cible n'est plus sur la croix de fixation). A. Image de départ. Cible rouge 24 cm au-dessus du point de départ. B. Changement de position. C. Changement de couleur. D. Changement de position et de couleur de la cible visuelle.

Un point de simultanéité subjectif (PSS) était ensuite calculé sur la base des réponses des participants. Ce PSS correspond au temps physique qui doit séparer la survenue des deux changements pour que ces derniers soit perçus comme ayant changés simultanément. Les résultats mettent en évidence que l'asynchronie, observée dans la tâche perceptive (PSS = 46,6 ms), est réduite dans la tâche motrice-fin (PSS = 12,4 ms) mais pas dans la tâche motrice intermédiaire (PSS = 40,2 ms). Ces résultats suggèrent que (1) une action motrice volontaire et les signaux endogènes associés réduisent l'asynchronie temporelle habituellement observée entre le changement de couleur et de position d'une cible visuelle. Et que (2) pour observer ce liage sensoriel par l'action, les changements perceptifs doivent survenir temporellement proche de la fin de l'action motrice et non en cours de l'exécution motrice.



Disponible en ligne sur [www.sciencedirect.com](http://www.sciencedirect.com)

SciVerse ScienceDirect

et également disponible sur [www.em-consulte.com](http://www.em-consulte.com)



Article original

## Effet de l'action motrice sur les asynchronies perceptives

### *Role of motor action on perceptual asynchronies*

X. Corveleyn, Y. Coello\*

Unité de recherche en sciences cognitives et affectives, université Lille Nord de France-UDL3, Villeneuve d'Ascq, France

#### INFO ARTICLE

Historique de l'article :

Reçu le 16 décembre 2012

Accepté le 14 juillet 2013

Disponible sur Internet le xxx

Mots clés :

Perception

Liage sensoriel

Asynchronies visuelles

Action

#### R É S U M É

En accord avec l'hypothèse d'un traitement différencié des caractéristiques visuelles intrinsèques (couleur, forme, catégorie...) et extrinsèques (position, orientation...) des objets le long des voies ventrales et dorsales du système visuel (Milner & Goodale, 1995), l'étude des jugements d'ordre temporel (JOT) de la variation de deux attributs visuels a mis en évidence des asynchronies perceptives alors même que ces changements se produisent de manière synchrone. Dans ce contexte, nous nous sommes intéressés au rôle de l'action dans la perception des asynchronies perceptives, plus particulièrement à l'effet d'un mouvement d'atteinte manuelle sur le JOT de changements de la position et de la couleur d'une cible survenant à différents moments de l'exécution motrice. En l'absence d'action volontaire, le point de simultanéité subjective (PSS) montre que le changement de couleur doit intervenir 46,6 ms avant le changement de position pour donner lieu à une perception synchrone de ces deux changements. La présence d'un mouvement d'atteinte manuelle réduit significativement ce PSS (12,4 ms) mais uniquement si les changements surviennent en fin d'exécution motrice. Si les changements interviennent en cours d'exécution, le PSS (40,2 ms) n'est pas différent de celui obtenu en condition perceptive. Ces résultats suggèrent que les signaux endogènes associés aux actes moteurs volontaires contribuent à la réduction des asynchronies perceptives en relation avec le but de l'action. Nous discutons l'hypothèse selon laquelle, dans le contexte de l'action,

\* Auteur correspondant. Cognitive and Affective Sciences Research Unit, université Charles-de-Gaulle-Lille 3, BP 60149, 59653 Villeneuve d'Ascq cedex, France.

Adresse e-mail : [yann.coello@univ-lille3.fr](mailto:yann.coello@univ-lille3.fr) (Y. Coello).

le système moteur contribuerait au liage (*binding*) sensoriel des attributs des objets ainsi qu'au sens d'agentivité.

© 2013 Société française de psychologie. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

#### A B S T R A C T

**Keywords:**  
Perception  
Sensory binding  
Visual asynchronies  
Action

In agreement with the hypothesis of differential treatment of the intrinsic (color, shape, category...) and extrinsic (position, orientation...) visual characteristics along the ventral and dorsal pathways of the visual system (Milner & Goodale, 1995), the study of temporal order judgment (TOJ) of the variation of two visual attributes highlighted the perceptual asynchrony even though these changes occur synchronously. In this context, we investigated the role of action in the perception of perceptual asynchrony, especially the effect of a reaching movement on the TOJ of position and color changes of a target occurring at different times of movement execution. In the absence of voluntary action, the point of subjective simultaneity (PSS) shows that the color changes must occur 46.6 ms before the change of position to give rise to a synchronous perception of these two changes. Performing a reaching movement reduced significantly the PSS (12.4 ms), but only if the changes occur near movement end-point. If changes occur during movement execution, the PSS (40.2 ms) was not different from that obtained in the perceptual condition. These results suggest that endogenous signals associated with voluntary motor action contribute to the reduction of perceptual asynchrony in relation to the goal of the action. We discuss the possibility that, in the context of the action, the motor system contributes to the binding of objects sensory attributes as well as to the sense of agency.

© 2013 Société française de psychologie. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

## 1. Introduction

Les variations occasionnées par les changements d'intensité lumineuse ou les changements de position d'un objet que l'on manipule pose la question du traitement et de l'intégration de ces variations, ainsi que celle de la perception de l'unicité des objets. Sur le plan visuel, les théories dominantes penchent en faveur d'une dissociation des traitements sensoriels associés aux propriétés intrinsèques (couleur, forme, catégorie...) et extrinsèques (position, orientation...) des stimuli visuels (Milner & Goodale, 1995, 2008). Selon ce cadre théorique, les aspects perceptifs permettant l'identification des propriétés des objets telles que la forme, la couleur, la texture, le poids seraient associés aux traitements effectués au sein de la voie ventrale du système visuel (par exemple, Op de Beeck et al., 2008) tandis que la perception des propriétés des objets pour l'action telles que la taille, la position, l'orientation serait dépendante des traitements effectués au sein de la voie dorsale du système visuel (par exemple Pisella et al., 2009). Par ailleurs, les latences d'activations sont plus longues au sein de la voie ventrale (100–150 ms dans les régions temporales) qu'au sein de la voie dorsale (40–80 ms dans les régions pariétales, Tanné et al., 1995), suggérant que les informations pour l'identification sont traitées plus lentement que les informations pour l'action. Cette différence est principalement due au fait que la voie ventrale est majoritairement composée de fibres nerveuses de type parvocellulaire, faiblement myélinisées et caractérisées par un transfert d'informations plus lent que la voie dorsale, composée majoritairement de fibres nerveuses de type magnocellulaire, fortement myélinisées (Nowak & Bullier, 1997).

En accord avec ces variations temporelles au sein du système visuel, des études en psychophysique ont montré que la détection du changement d'une des caractéristiques d'un objet dépend de

Pour citer cet article : Corveleyn, X., & Coello, Y. Effet de l'action motrice sur les asynchronies perceptives. *Psychol. fr.* (2013), <http://dx.doi.org/10.1016/j.psfr.2013.07.004>

l'attribut considéré. Par exemple, le temps de réaction moteur associé au traitement sémantique d'une cible visuelle a été estimé à l'intérieur d'une fenêtre temporelle de 400 à 650 ms (Bartelo et al., 2007 ; Sereno & Rayner, 2003), alors que le temps de réaction moteur associé au traitement du changement positionnel d'une cible visuelle a été estimé à l'intérieur d'une fenêtre temporelle de 350 à 450 ms (Rossetti et al., 1993 ; Tanaka & Shimojo, 1996). Dans le même domaine, en utilisant un paradigme d'adaptation visuo-manuelle, Pisella, Arzi, et Rossetti (1998) ont montré que l'information de couleur est traitée environ 80 ms plus lentement que l'information de position lorsque des ajustements de trajectoire sont requis en cours d'exécution motrice.

Il est toutefois important de noter que les asynchronies dans la perception visuelle ne sont pas toujours conformes aux données de la neurophysiologie. En s'intéressant au jugement d'ordre temporel (JOT) du déplacement et du changement de couleur d'une cible visuelle, plusieurs études ont rapporté une asynchronie couleur-mouvement (ACM) caractérisée par le fait que le temps de traitement de la couleur paraît plus court que celui du mouvement de la cible (Moutoussis & Zeki 1997 ; Nishida & Johnston, 2002 ; Linares & López-Moliner, 2006 ; Viviani & Aymoz, 2001). Cependant, cette inversion de l'asynchronie peut s'expliquer par le fait que la perception du mouvement nécessite un traitement sensoriel de second ordre (intégration du changement de position) alors que la perception du changement de couleur requiert un traitement de premier ordre, par conséquent plus rapide (Arnold et al., 2001 ; Bedell et al., 2003 ; Moutoussis & Zeki, 1997 ; Linares & López-Moliner, 2006). Par ailleurs, l'ACM semble dépendre du paradigme utilisé (paradigme de la détection de simultanéité, temps de réaction ou jugement d'ordre temporel, Adams & Mamassian, 2004 ; Nishida & Johnston, 2002 ; Linares & López-Moliner, 2006 ; Cardoso-Leite, Goréa, & Mamassian, 2007), du moment où le changement de couleur se produit par rapport au déplacement de la cible (Gauch & Kerzel, 2008) ou encore des caractéristiques des stimuli utilisés (l'intensité des stimuli influencerait davantage les tâches de temps de réaction que les tâches de JOT, Miller & Schwarz, 2006).

Outre le débat sur l'origine des asynchronies perceptives, la ségrégation du traitement des propriétés des objets au sein du système visuel, caractérisé par des latences différentes selon la dimension considérée, pose la question de l'intégration de ces propriétés en un percept unique (Malsburg von der, 1995 ; Treisman, 1999 ; Roskies, 1999 ; Schmidt, 2009). Dans le passé, plusieurs cadres théoriques ont été proposés pour rendre compte du liage perceptif des attributs visuels, mettant respectivement l'accent soit sur la synchronisation neuronale (Singer & Gray, 1995 ; Malsburg von der, 1995 ; König & Engel, 1995 ; Engel & Singer, 2001 ; O'Reilly, Busby, & Soto, 2003), soit sur les mécanismes attentionnels (Treisman & Gelade, 1980 ; Treisman, 1996 ; Kahneman, Treisman, & Gibbs, 1992), soit sur les caractéristiques du codage multidimensionnel en mémoire (Fougnie & Marois, 2009 ; Keizer et al., 2008).

En comparant les données perceptives en situation passive ou active, d'autres auteurs ont suggéré que l'activité endogène de l'organisme pourrait également contribuer aux liages des événements sensoriels. En étudiant l'effet de l'occurrence d'un acte moteur volontaire sur la perception d'un son, Haggard, Clark, et Kalogeras (2002) montrent en effet que le déclenchement d'un mouvement de l'index de la main droite conduisait à percevoir les effets sensoriels associés à cette action plus précocement qu'en condition passive. En l'occurrence, la perception d'un son était décalée de 46 ms lorsque son apparition était consécutive à l'exécution d'une action, en comparaison de la condition où le son était présenté seul. Selon les auteurs, cet effet mettrait en évidence une contribution des « modèles prédictifs du contrôle moteur dans la construction de l'expérience consciente de l'action » (Haggard & Clark, 2003, p. 705). Selon cette approche, la planification des actes moteurs volontaires reposerait sur des mécanismes de prédiction permettant d'anticiper les conséquences sensorielles de l'action envisagée afin d'évaluer à l'avance la faisabilité de cette action (Jeannerod, 2001), d'optimiser son exécution par comparaison des effets sensoriels prédits et observés (Wolpert, Ghahramani, & Jordan, 1995 ; Wolpert & Miall, 1996), et de contribuer au sens d'agentivité (Wohlschläger, Engbert, Haggard, Clark, & Kalogeras, 2003 ; Fournieret & Jeannerod, 1998 ; Blakemore, Wolpert, & Frith, 2000). Ces mécanismes de prédiction seraient à la base de la perception temporelle des événements sensoriels liés à l'action (Haggard et al., 2002 ; Stetson, Cui, Montague, & Eagleman, 2006).

En accord avec cette conception, des études antérieures ont montré que les contraintes temporelles liées au traitement des variations de couleur et de position d'un objet sont affectées par le contexte sensorimoteur au sein duquel ces changements sont obtenus. Par exemple, Aymoz et Viviani (2004)

Pour citer cet article : Corveleyn, X., & Coello, Y. Effet de l'action motrice sur les asynchronies perceptives. *Psychol. fr.* (2013), <http://dx.doi.org/10.1016/j.psfr.2013.07.004>



ont observé que lorsque les changements visuels se produisent en lien avec le déplacement d'une main virtuelle, présente dans la scène visuelle, l'asynchronie temporelle habituellement observée entre le mouvement de la cible et son changement de couleur disparaissait. A contrario, l'asynchronie persistait si le mouvement de la cible ne résultait pas d'un déplacement de la main virtuelle mais de la collision de la cible visuelle par un objet naturel. Selon ces auteurs, le mouvement de la main virtuelle, bien que purement visuel, activerait des représentations motrices et les modèles prédictifs associés influencerait en retour les traitements visuels (Grezes, Costes, & Decety, 1998 ; Coello & Delevoye-Turrell, 2007; Rizzolatti et al., 1988). En accord avec cette interprétation, Corveleyn, Lopez-Moliner, et Coello (2012) ont montré, dans une tâche de JOT, que l'asynchronie temporelle observée lors du jugement perceptif du changement de position et de couleur d'une cible visuelle était fortement réduite lorsque les changements résultaient d'un déplacement réel de la main vers la cible visuelle. Toutefois, les changements visuels survenaient systématiquement au moment du contact de la main avec la cible, ce qui ne permet pas de déterminer si la réduction de l'asynchronie perceptive observée provenait des mécanismes associés à la réalisation d'une action volontaire ou à ceux associés à l'anticipation des conséquences motrices au sein d'un modèle prédictif. Afin de dissocier ces deux interprétations, nous avons testé l'effet d'une action motrice volontaire sur la perception du changement de couleur et de position d'une cible visuelle, lorsque ces changements se produisaient soit en cours d'exécution d'une action volontaire, soit autour de la fin de cette action, c'est-à-dire au moment du contact de la main avec la cible visuelle.

## 2. Méthode

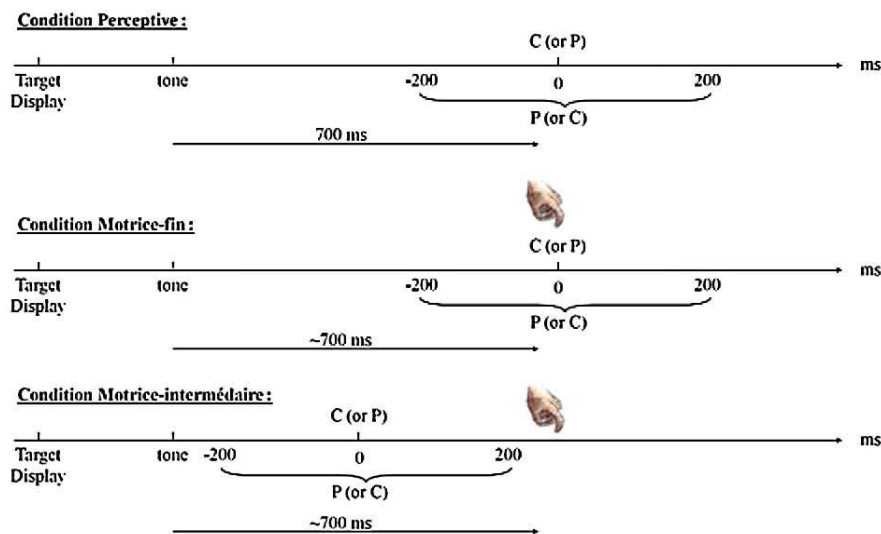
### 2.1. Participants

Dix participants (six femmes) âgés de 18 à 30 ans (moyenne d'âge :  $23,2 \pm 3,9$  ans), volontaires et naïfs concernant les hypothèses de l'étude ont participé aux différentes conditions expérimentales après avoir donné leur consentement éclairé. Aucun d'eux n'a reporté de troubles sensoriels ou moteurs et tous avaient une vision normale ou corrigée. L'expérience a été réalisée en respectant les préconisations du comité d'éthique local et en conformité avec les principes éthiques énoncés dans la déclaration d'Helsinki.

### 2.2. Stimuli et matériel

Les participants étaient assis dans une pièce plongée dans l'obscurité face à un écran d'ordinateur CRT de 22" (Mitsubishi Diamond Pro 2070SB, résolution spatiale :  $1024 \times 768$  pixels, fréquence d'affichage : 100 Hz) placé verticalement à une distance de 30 cm. Un boîtier réponse était disponible sur la table devant le participant de telle sorte que ce dernier pouvait facilement fournir une réponse en appuyant sur un des deux boutons avec sa main gauche. Un programme personnel utilisant des procédures Delphi® a été utilisé pour contrôler la séquence d'affichage des stimuli ainsi que pour enregistrer les positions ( $x, y, z$ ) fournies par le capteur ultrason du système d'enregistrement Zebris 3D® (Zebris Medical GmbH, Isny, résolution temporelle : 100 Hz, résolution spatiale : 0,5 mm). Le capteur ultrason était placé sur l'index droit du participant et utilisé pour déclencher les essais et modifier les stimuli visuels sur l'écran en fonction de sa localisation spatiale. Chaque stimulus visuel était composé, en bas et au centre de l'écran, du point de départ (cercle blanc, diamètre : 1 cm), où le participant devait placer son index droit au début de chaque essai, et de la cible visuelle (cercle rouge, diamètre : 1 cm) positionné 24 cm au-dessus du point de départ. Au cours de chaque essai, la couleur et la position de la cible visuelle changeait selon une séquence temporelle prédéfinie (condition perceptive), ou selon la position de l'index droit au cours de son déplacement vers la cible (condition motrice-fin et motrice-intermédiaire, voir ci-dessous). Le changement de position correspondait à un déplacement de la cible de 1 cm vers le haut. Le changement de couleur correspondait à un changement de la couleur rouge (CIE  $x : 0,413, y : 0,213, z : 0,019$ ) vers la couleur verte (CIE  $x : 0,358, y : 0,715, z : 0,119$ ), les stimuli étant iso-luminant ( $18,8 \text{ cd/m}^2$ ).

Pour citer cet article : Corveleyn, X., & Coello, Y. Effet de l'action motrice sur les asynchronies perceptives. *Psychol. fr.* (2013), <http://dx.doi.org/10.1016/j.psfr.2013.07.004>



**Fig. 1.** Séquence temporelle des changements de l'attribut référent et de l'attribut test dans les conditions perceptive, motrice-fin et motrice-intermédiaire. Le changement de l'attribut test pouvait survenir dans une fenêtre temporelle de  $\pm 200$  ms autour du changement de l'attribut référent. Dans la condition perceptive (panneau supérieur), le changement de l'attribut référent survenait 700 ms après l'émission d'un son. Dans la condition motrice-fin (panneau central), le changement de l'attribut référent survenait lors du contact doigt-cible. Dans la condition motrice-intermédiaire (panneau inférieur), le changement de l'attribut référent survenait au cours du déplacement du doigt vers la cible.

### 2.3. Procédure

La tâche pour le participant était de réaliser un jugement d'ordre temporel (JOT) de deux attributs visuels dans trois conditions : une condition perceptive, une condition motrice-fin et une condition motrice-intermédiaire (Fig. 1). Dans les trois conditions, le participant devait positionner son index droit sur le point de départ affiché sur l'écran et un son était alors émis suite à un délai aléatoire compris entre 500 et 1000 ms. Ce son indiquait le début de l'essai. Dans la condition perceptive, un attribut visuel référent (position ou couleur de la cible) changeait suite à un délai de 700 ms suivant l'émission du son. Dans les conditions motrice-fin et motrice-intermédiaire, le participant devait effectuer un mouvement de pointage en direction de la cible. Les mouvements avaient une durée moyenne de 700 ms (les participants étaient familiarisés avec cette durée avant l'expérience). Un attribut visuel référent (position ou couleur) changeait soit au contact doigt/cible dans la condition motrice-fin, soit à mi-chemin du mouvement de pointage entre le point de départ et la cible dans la condition motrice-intermédiaire. Le changement était effectué sur la base des informations spatiales envoyées par le capteur fixé sur l'index du participant. Dans toutes les conditions, l'attribut visuel test (couleur ou position) changeait dans une fenêtre temporelle comprise entre  $-200$  ms et  $+200$  ms par rapport au changement de l'attribut visuel référent, par pas de 50 ms (cela donnant lieu à neuf Stimuli Onset Asynchrony [SOA]) autour du changement de l'attribut visuel référent (position ou couleur). L'occurrence du changement de l'attribut visuel test suivait un ordre pseudo-aléatoire, avec chaque SOA présenté respectivement dix fois. La tâche pour le participant était d'indiquer lequel des deux attributs (attribut visuel référent ou test, autrement dit position ou couleur) changeait en premier. La réponse était fournie en répondant à l'aide d'un des deux boutons du boîtier réponse (paradigme de choix forcé parmi deux alternatives, 2ACF). Dans chaque condition, les participants réalisaient 180 essais (2 attributs référents [position ou couleur]  $\times$  9 SOA ( $-200$ ;  $-150$ ;  $-100$ ;  $-50$ ;  $0$ ;  $50$ ;  $100$ ;  $150$ ;  $200$  ms)  $\times$  10 essais).

Dans toutes les conditions, les participants devaient répondre aussi précisément et rapidement que possible. Pour estimer les SOA négatifs dans les conditions motrice-fin et motrice-intermédiaire,

Pour citer cet article : Corveleyn, X., & Coello, Y. Effet de l'action motrice sur les asynchronies perceptives. *Psychol. fr.* (2013), <http://dx.doi.org/10.1016/j.psfr.2013.07.004>

le système d'enregistrement des mouvements calculait en temps réel les coordonnées spatiales des positions du capteur à ultrason. Pour un mouvement d'une durée d'environ 700 ms, ces positions spatiales correspondaient à des SOA de -50, -100, -150, -200 ms pour la condition motrice-fin et à -150, -200, -250, -300, -350, -400, -450, -500, -550 ms pour la condition motrice-intermédiaire.

#### 2.4. Analyse des données

Dans chaque condition, les réponses des participants étaient représentées par la distribution de la proportion d'essai pour lesquels le changement de l'attribut test était perçu plus tard que le changement de l'attribut référent. En fonction des essais, l'attribut référent pouvait être soit la couleur, soit la position. Ainsi, par convention nous avons normalisé les réponses en utilisant systématiquement le changement de position comme référence (changement de position : 0 ms). Les données ont été modélisées pour chaque participant à partir d'une fonction gaussienne cumulée dont les paramètres ont été estimés par une procédure de maximum de vraisemblance. Le point de simultanéité subjective (PSS) correspondait à la moyenne de la distribution et représentait l'asynchronie temporelle physique nécessaire entre l'occurrence du changement de couleur et celui de la position pour que les participants perçoivent les deux changements comme synchrones. La variabilité des estimations perceptives (VE) était évaluée à partir de la distance entre le PSS et le point sur la fonction gaussienne cumulée correspondant à une densité de 0,84 (c'est-à-dire correspondant à un écart-type). Cet indice renseignait sur l'imprécision autour du PSS et donc sur la difficulté de la tâche de jugement perceptif. Si les changements étaient perçus de manière synchrone quand ils étaient présentés simultanément, alors la distribution était centrée sur 0. Un PSS positif (déplacement de la courbe sur la droite) indiquait que le changement de position devait survenir avant celui de la couleur pour que les deux changements soient perçus comme synchrones et un PSS négatif indiquait l'inverse. Afin de vérifier la qualité de notre ajustement, nous avons calculé dans un premier temps le  $r^2$  moyen et l'écart-type (ET) des  $r^2$  individuels pour chaque condition. Respectivement, nous obtenons un  $r^2 = 0,97$  (ET = 0,09) pour la condition perceptive, un  $r^2 = 0,96$  (ET = 0,17) pour la condition motrice-fin et un  $r^2 = 0,98$  (ET = 0,15) pour la condition motrice-intermédiaire.

### 3. Résultats

#### 3.1. Jugement d'ordre temporel du changement de la couleur et de la position dans la condition perceptive

Dans la condition perceptive, le PSS moyen était égal à -46,4 ms (ET = 25,9 ms) indiquant que le changement de couleur devait être présenté en moyenne 46,4 ms avant le changement de position pour que les participants perçoivent ces deux changements comme synchrones. Ce PSS moyen est significativement différent de 0 ( $t_9 = 5,69$ ;  $p < 0,001$ ). Ce résultat indique que la détection du changement de position est plus rapide que la détection du changement de couleur, donnant lieu à la perception d'une asynchronie temporelle lorsque les deux changements surviennent simultanément. La VE moyenne est égale à 67,2 ms (ET = 39,2 ms) (Fig. 2).

#### 3.2. Jugement d'ordre temporel du changement de la couleur et de la position dans la condition motrice-fin

Lorsque nous avons testé l'effet de la réalisation d'une action motrice sur le JOT d'un changement de position et de couleur, quand ces derniers survenaient autour de la fin de l'action motrice, le PSS moyen était égal à -12,6 ms (ET = 18,7 ms). La VE moyenne était égale à 58 ms (ET = 36,4 ms). Le PSS moyen dans la condition motrice-fin n'était pas significativement différent de 0 ( $t_9 = 2,09$ ;  $p > 0,05$ ) mais était significativement différent du PSS moyen de -46,4 ms obtenu dans la condition perceptive ( $t_9 = 4,68$ ;  $p < 0,01$ ). Ce résultat montre que l'asynchronie temporelle observée dans la condition perceptive était fortement réduite, voir absente, dans la condition motrice-fin. Ainsi, la détection du changement de couleur serait aussi rapide que la détection du changement de position, dès lors que ces changements sont consécutifs à l'exécution d'un acte moteur volontaire. Par ailleurs, la VE moyenne

Pour citer cet article : Corveleyn, X., & Coello, Y. Effet de l'action motrice sur les asynchronies perceptives. *Psychol. fr.* (2013), <http://dx.doi.org/10.1016/j.psfr.2013.07.004>

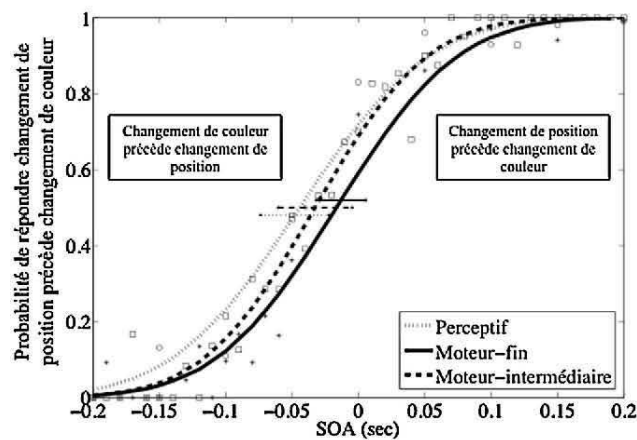


Fig. 2. Proportion des changements de position perçus comme étant survenu avant le changement de couleur dans la tâche de jugement d'ordre temporel, en fonction du Stimuli Onset Asynchrony (SOA), dans les conditions perceptives (trait continu), motrice-fin (trait épais pointillé) et motrice-intermédiaire (trait fin pointillé). Pour simplifier la représentation graphique, nous avons normalisé les réponses en utilisant par convention le changement de position comme index de référence (valeur 0 ms). Dans le même but de simplifier la représentation graphique, les données ont été modélisées à partir d'une fonction gaussienne cumulée prenant en compte les données de l'ensemble des participants. Les barres situées à  $y=0,48$ ,  $y=0,52$ ,  $y=0,50$  représentent l'écart-type des PSS individuels, respectivement pour les conditions perceptives, motrice-fin et motrice-intermédiaire.

ne différaient pas statistiquement dans les conditions motrice-fin (58 ms) et perceptive (67,2 ms,  $t_9=0,98$ ;  $p=0,35$ ). Ce résultat amène à penser que les jugements dans les conditions motrice-fin et perceptive présentaient la même difficulté.

### 3.3. Jugement d'ordre temporel du changement de couleur et de position dans la condition motrice-intermédiaire

Lorsque nous avons testé l'effet de la réalisation d'une action motrice sur le JOT du changement de position et de couleur d'une cible visuelle, quand ces derniers survenaient en cours de réalisation de l'action, le PSS moyen était de  $-40,2$  ms ( $ET=27,8$  ms). La VE moyenne était de 96,5 ms ( $ET=32,8$  ms). Le PSS moyen dans la condition motrice-intermédiaire était significativement différent de 0 ( $t_9=4,58$ ;  $p<0,01$ ) et du PSS moyen obtenu dans la condition motrice-fin ( $t_9=4,61$ ;  $p<0,01$ ) mais n'était pas significativement différent du PSS moyen obtenu dans la condition perceptive ( $t_9=0,71$ ;  $p=0,49$ ). Cette analyse statistique montre que l'asynchronie temporelle observée dans la condition perceptive restait présente dans la condition motrice-intermédiaire. Ainsi, la détection du changement de couleur serait moins rapide que la détection du changement de position, suggérant l'absence d'influence de l'action motrice sur le temps de traitement des informations sensorielles lorsque celles-ci surviennent au cours de son exécution. Par ailleurs, la VE moyenne dans les conditions perceptive (67,2 ms) et motrice-fin (58 ms) ne différaient pas statistiquement de la VE moyenne de la condition motrice-intermédiaire (96,5 ms, respectivement :  $t_9=1,1$ ;  $p=0,30$  et  $t_9=1,54$ ;  $p=0,15$ ), suggérant que les jugements réalisés lors des conditions perceptive, motrice-fin et motrice-intermédiaire présentaient la même difficulté.

## 4. Discussion

Le but de cette étude était de tester, dans un premier temps, l'existence d'une asynchronie temporelle entre la perception d'un changement de couleur et de position d'une cible visuelle pour que ces deux changements soient perçus comme synchrones par les participants (condition perceptive). Un second objectif était de tester l'effet d'une action motrice sur cette asynchronie temporelle lorsque les

Pour citer cet article : Corveleyn, X., & Coello, Y. Effet de l'action motrice sur les asynchronies perceptives. *Psychol. fr.* (2013), <http://dx.doi.org/10.1016/j.psfr.2013.07.004>



changements perceptifs surviennent proche de la fin de l'action motrice (condition motrice-fin) ou en cours d'exécution de celle-ci (condition motrice-intermédiaire).

Le PSS moyen obtenu dans la condition perceptive ( $-46,6$  ms), va dans le sens de l'existence d'une asynchronie temporelle entre le traitement du changement de couleur et de position. La valeur négative du PSS indique une identification plus rapide du changement de position que du changement de couleur. Ce résultat est cohérent avec la littérature relative aux caractéristiques neurophysiologiques du système visuel (Nowak & Bullier, 1997) et aux contraintes temporelles associées à la perception des variations de couleur et de position d'un stimulus visuel (Pisella, Arzi, & Rossetti, 1998). En effet, les voies ventrales et dorsales du système visuel, impliquées respectivement dans le traitement des propriétés intrinsèques (par exemple couleur) et extrinsèques (par exemple position) des stimuli visuels ont des latences de traitement différentes. Les contraintes temporelles associées au traitement des informations visuelles au sein de la voie ventrale sont environ de 40 à 80 ms supérieures à celles associées au traitement des informations visuelles au sein de la voie dorsale (Nowak & Bullier, 1997). L'asynchronie temporelle dans la condition perceptive serait ainsi directement dépendante des latences de traitement au sein des voies ventrale et dorsale du système visuel (voir également Bartelo et al., 2007 ; Coello & Bartolo, 2012). Toutefois, le fait que le PSS moyen dans la condition motrice-fin ( $-12,6$  ms) ne soit pas statistiquement différent de 0 mais statistiquement différent du PSS obtenu dans la condition perceptive suggère que la réalisation d'une action motrice volontaire peut influencer les latences des traitements sensoriels et contribuer à diminuer l'asynchronie temporelle habituellement observée lors du traitement des changements de couleur et de position (Pisella, Arzi, & Rossetti, 1998). Ainsi, la production d'une action motrice volontaire contribuerait à l'intégration multidimensionnelle des propriétés des éléments de l'environnement et des changements qui les concernent. Cet effet de l'action pourrait contribuer à une meilleure perception de l'unicité des objets notamment lors de leur manipulation. L'interprétation que nous pouvons faire de cet effet est que la production d'un acte moteur volontaire et la prédiction des effets sensoriels associés à cet acte moteur agiraient sur les traitements sensoriels relatifs au but de l'action afin de réduire les asynchronies dans le traitement des attributs visuels inhérents aux caractéristiques neurophysiologiques du système visuel. Cette interprétation est cohérente avec les effets observés des mouvements volontaires sur les traitements perceptifs. Sur cette question, Haggard et al. (2002) ont montré que réaliser une action volontaire produit une contraction du temps conduisant à un liage temporel entre la perception du déclenchement d'une action volontaire et la perception de ses effets dans l'environnement (liage intentionnel). Des résultats similaires ont été observés en oculomotricité (Lavergne et al., 2012). Selon cette approche, si la prédiction des conséquences sensorielles associées à un acte moteur volontaire est à l'origine de la réduction de l'asynchronie temporelle, telle que nous l'observons dans la condition motrice-fin, alors l'effet de l'action motrice devrait être présent principalement lorsque les variations visuelles étudiées se situent dans une fenêtre spatio-temporelle centrée sur la partie finale de l'action. En accord avec cette hypothèse, plusieurs auteurs ont montré que lorsque le délai ou l'écart spatial augmente entre la fin d'une action motrice et les effets sensoriels résultant de cette action, le phénomène d'atténuation sensorielle propre aux actes moteurs intentionnels diminue (Blakemore, Frith, & Wolpert, 1999 ; Blakemore, Wolpert, & Frith, 2000). Cet effet d'atténuation sensorielle correspondrait au fait qu'une stimulation sensorielle (tactile par exemple) résultant d'une action volontaire serait perçue comme moins intense que lorsque le même stimulation est le résultats de l'action d'un agent externe. Cet effet d'atténuation sensorielle serait sous-tendu par la prédiction d'effets sensoriels associés aux actes moteurs intentionnels. Par conséquent, si le modèle prédictif, reliant les actions volontaires à l'anticipation des conséquences de ces actions dans l'environnement, est à l'origine de la modulation des asynchronies perceptives, alors effectuer un jugement d'ordre temporel sur la variation de couleur et de position d'une cible visuelle, alors que l'effecteur moteur est encore loin de la cible, devrait avoir peu d'impact sur l'asynchronie perceptive. En accord avec cette hypothèse, nous avons observé que le PSS dans la condition motrice-intermédiaire ( $-40,2$  ms) n'est pas différent de celui observé dans la condition perceptive ( $-46,6$  ms), mais est significativement supérieur à celui observé dans la condition motrice-fin ( $-12,6$  ms). Aucune réduction de l'asynchronie dans la tâche de JOT n'est ainsi observée quand le changement des attributs considérés survient en cours de réalisation d'une action et non dans la phase terminale de cette action. Ce résultat est important, car il montre que ce n'est pas le fait de planifier ou de produire une action motrice volontaire qui induit une réduction

Pour citer cet article : Corveleyn, X., & Coello, Y. Effet de l'action motrice sur les asynchronies perceptives. *Psychol. fr.* (2013), <http://dx.doi.org/10.1016/j.psfr.2013.07.004>

de l'asynchronie perceptive, mais c'est le fait de juger de la variation d'attributs visuels au moment où l'action est censée produire ces effets sur l'environnement.

Une autre interprétation possible des effets de l'action motrice sur les traitements visuels est que l'action modifie la manière dont les ressources attentionnelles sont allouées à la cible (Roskies, 1999 ; Whitney, 2009), avec une conséquence directe sur la manière dont les informations sensorielles seraient traitées et intégrées (Treisman & Gelade, 1980 ; Posner & Dehaene, 1994 ; Treisman, 1996 ; Treisman, 1999 ; Wolfe & Cave, 1999 ; Holcombe & Cavanagh, 2008). C'est en effet ce que suggère la théorie prémotrice de l'attention qui considère que la programmation d'une action (de l'œil ou de la main) vers une cible visuelle et l'orientation de l'attention vers la cible représente un processus unique favorisant la perception visuelle des propriétés de la cible et éventuellement de ses variations (Rizzolatti, Riggio, Dascola, & Umiltà, 1987 ; Deubel & Schneider, 1996 ; Rizzolatti & Craighero, 1998). En lien avec cette interprétation, Holcombe et Cavanagh (2008) ont montré que l'asynchronie perçue entre un changement de couleur et un changement de la direction du mouvement d'une cible visuelle est réduite lorsque les changements sont synchronisés avec la présentation d'un indice externe. On pourrait ainsi envisager que, dans la condition motrice, l'approche du doigt du participant de la cible visuelle joue un rôle d'indice exogène affectant la perception du temps relatif entre le changement de la couleur et celui de la position. L'hypothèse du statut d'indice exogène du doigt au cours de l'action a été récemment mise à l'épreuve par Corveleyn, Lopez-Moliner, et Coello (2012). Ces auteurs ont montré qu'aucune diminution de l'asynchronie temporelle entre les changements de couleur et de position n'était observée lorsque le doigt était présent au niveau de la cible au moment de la production des changements visuels, même lorsque l'on ajoute une stimulation tactile simulant le contact du doigt avec la cible. En outre, le fait que la variabilité des jugements perceptifs estimée à partir de la fonction gaussienne cumulée ne soit pas statistiquement différente entre les trois conditions (perceptive, motrice-fin et motrice-intermédiaire) suggère également une absence de variation de la sensibilité du système visuel d'origine attentionnelle dans le traitement des propriétés de la cible. Enfin, les études antérieures sur le liage intentionnel ont montré que l'effet des actes moteurs intentionnels sur les traitements sensoriels ne dépend pas exclusivement de mécanismes attentionnels. Ainsi, quand une information préalable est fournie aux participants relative à un événement sensoriel spécifique, un effet de liage intentionnel est observé même pour les événements qui ne reçoivent pas une attention spécifique (Haggard & Cole, 2007). Ces résultats renforcent ainsi l'idée selon laquelle l'organisation d'une réponse motrice faciliterait l'intégration des différents traitements sensoriels et favoriserait le liage perceptif en modulant l'asynchronie dans les aires de traitement visuel, mais dans un espace-temps dépendant de la proximité entre l'effecteur moteur et la cible à atteindre.

Les effets de la réalisation d'une action volontaire sur la perception des conséquences de cette action ne semblent toutefois pas dépendre d'un registre temporel strict. En effet, dans l'étude expérimentale décrite ici, la fin de l'action motrice et les changements des attributs visuels survenaient dans une fenêtre temporelle de  $\pm 200$  ms. La réduction de l'asynchronie s'observe ainsi sans qu'il n'y ait de relation temporelle stricte et stable entre l'action motrice et les changements visuels. Cette observation peut être mise en relation avec certaines études antérieures ayant montré que le liage des attributs d'un objet est intrinsèquement lié aux actions motrices et que ce liage survient quand une contiguïté temporelle non stricte existe entre l'action motrice et ses effets sensoriels (Cravo, Claessens, & Baldo, 2011 ; Haggard et al., 2002 ; Engbert & Wohlschläger, 2007 ; Engbert, Wohlschläger, & Haggard, 2008 ; Wohlschläger, Engbert & Haggard, 2003). Sur cette question, Blakemore et al. (2000) ont montré que l'on peut observer un effet des modèles prédictifs lorsque les événements sensoriels surviennent jusqu'à 300 ms après l'action. Dans notre étude, on peut alors penser que la faible durée séparant l'action motrice des changements perceptifs en fin d'action (inférieur à 300 ms) permettent aux participants de se sentir agents des changements environnementaux constatés.

Enfin, les effets de la réalisation d'une action volontaire sur la perception visuelle semblent dépendre de l'existence d'un lien de causalité entre la production d'une action volontaire et les conséquences sensorielles attendues. À ce sujet, Buehner et Humphreys (2009) ont montré qu'une relation de causalité entre l'action et ses conséquences sensorielles était nécessaire pour que le liage intentionnel, tel que décrit précédemment, soit observé. Cette relation de causalité n'est pas explicite dans la condition motrice-fin. Toutefois, Engbert, Wohlschläger, et Haggard (2008) ont montré que le liage intentionnel n'est pas seulement lié aux mouvements et aux effets qu'ils produisent réellement mais

Pour citer cet article : Corveleyn, X., & Coello, Y. Effet de l'action motrice sur les asynchronies perceptives. *Psychol. fr.* (2013), <http://dx.doi.org/10.1016/j.psfr.2013.07.004>

aussi aux effets que les participants s'attendaient à produire. De plus, Desantis et al. (2011) ont récemment mis en évidence le caractère subjectif de la causalité sur ce phénomène de liage en montrant que le simple fait de croire que des effets sensoriels étaient la conséquence d'une action motrice volontaire augmentait le degré de liage intentionnel. La fenêtre temporelle restreinte entre les changements de la cible et la fin de l'acte moteur dans la condition motrice-fin laisse ainsi penser que les participants ont facilement pu se sentir responsable des changements affectant les caractéristiques de la cible visuelle.

En conclusion, les signaux endogènes associés à un acte moteur volontaire permettant d'anticiper les effets attendus de cet acte moteur semblent contribuer à l'intégration des événements sensoriels survenant spatialement et temporellement proche de la fin d'une action. Cette fenêtre spatiale et temporelle devra donner lieu à une étude approfondie lors de futures recherches. En effet, l'étude réalisée ici montre que l'influence des anticipations motrices sur notre perception de l'environnement est fortement dépendante de la congruence entre la prédiction spatiale des effets sensoriels associés à une action et la localisation spatiale des effets constatés (voir également Blakemore, Frith, & Wolpert, 1999). À cela s'ajoute la question de l'effet de la motricité sur le traitement perceptif lorsque les attributs manipulés concernent deux modalités sensorielles différentes (e.g. tactile versus visuelle). Enfin, un enjeu théorique important est celui du rôle de cette influence motrice de la perception dans l'émergence de l'agentivité. De Vignemont et Fourneret (2004) définissent cette notion comme « la capacité à se référer à soi comme l'auteur de sa propre action ». Deux types d'agentivité peuvent alors être envisagés. Une agentivité primaire qui serait la capacité que possède tout organisme vivant de considérer ses actions comme siennes et une agentivité secondaire qui serait la capacité d'un organisme vivant à catégoriser les événements perceptivo-moteurs en fonction de l'agent qui en est à l'origine. Cette dernière forme d'agentivité serait sous-tendue par les « connaissances anticipées des effets causés par nos propres actions dans le monde externe » (Haggard, 2005). Notre étude suggère ainsi que non seulement les signaux endogènes associés à la motricité volontaire participent au sentiment d'agentivité, mais qu'ils permettent également une optimisation du traitement des variations sensorielles considérées non pas comme simplement co-occurentes à l'exécution d'acte moteur intentionnel, mais comme déterminées par lui.

### Déclaration d'intérêts

Les auteurs déclarent ne pas avoir de conflits d'intérêts en relation avec cet article.

### Références

- Adams, W. J., & Mamassian, P. (2004). The effects of task and saliency on latencies for colour and motion processing. *Proceedings of the Royal Society Series B: Biological Sciences*, 271(1535), 139–146.
- Arnold, D. H., Clifford, C. W., & Wenderoth, P. (2001). Asynchronous processing in vision: Color leads motion. *Current Biology*, 11(8), 596–600.
- Aymoz, C., & Viviani, P. (2004). Perceptual asynchronies for biological and non-biological visual events. *Vision Research*, 44(13), 1547–1563.
- Bartolo, A., Weisbecker, A., & Coello, Y. (2007). Linguistic and spatial information for action. *Behavioural Brain Research*, 184(1), 19–30.
- Bedell, H. E., Chung, S. T. L., Ogmen, H., & Patel, S. S. (2003). Color and motion: Which is the tortoise and which is the hare? *Vision Research*, 43(23), 2403–2412.
- Blakemore, S. J., Frith, C. D., & Wolpert, D. M. (1999). Spatio-temporal prediction modulates the perception of self-produced stimuli. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 11(5), 551–559.
- Blakemore, S. J., Wolpert, D., & Frith, C. (2000). Why can't you tickle yourself? *Neuroreport*, 11(11), R11–R16.
- Buehner, M. J., & Humphreys, G. R. (2009). Causal binding of actions to their effects. *Psychological Science: A Journal of the American Psychological Society/APS*, 20(10), 1221–1228.
- Cardoso-Leite, P., Gorea, A., & Mamassian, P. (2007). Temporal order judgment and simple reaction times: Evidence for a common processing system. *Journal of Vision*, 7(6), 11.
- Coello, Y., & Bartolo, A. (2012). Contribution of the action system to language perception and comprehension: Evidence and controversies. In Y. Coello, & A. Bartolo (Eds.), *Language and action in cognitive neuroscience*. London: Psychology Press.
- Coello, Y., & Delevoeye-Turrell, Y. (2007). Embodiment, spatial categorisation and action. *Consciousness and Cognition*, 16(3), 667–683.
- Corveleyn, X., López-Moliner, J., & Coello, Y. (2012). Motor action reduces temporal asynchrony between perceived visual changes. *Journal of Vision*, 12(11), 1–16.
- Cravo, A. M., Claessens, P. M. E., & Baldo, M. V. C. (2011). The relation between action, predictability and temporal contiguity in temporal binding. *Acta Psychologica*, 136(1), 157–166.

Pour citer cet article : Corveleyn, X., & Coello, Y. Effet de l'action motrice sur les asynchronies perceptives. *Psychol. fr.* (2013), <http://dx.doi.org/10.1016/j.psfr.2013.07.004>

- De Vignemont, F., & Fourneret, P. (2004). The sense of agency: A philosophical and empirical review of the “Who” system. *Consciousness and Cognition, 13*(1), 1–19.
- Deubel, H., & Schneider, W. X. (1996). Saccade target selection and object recognition: Evidence for a common attentional mechanism. *Vision Research, 36*(12), 1827–1837.
- Desantis, A., Roussel, C., & Waszak, F. (2011). On the influence of causal beliefs on the feeling of agency. *Consciousness and Cognition, 20*(4), 1211–1220.
- Engbert, K., & Wohlshläger, A. (2007). Intentions and expectations in temporal binding. *Consciousness and Cognition, 16*(2), 255–264.
- Engel, A. K., & Singer, W. (2001). Temporal binding and the neural correlates of sensory awareness. *Trends in Cognitive Sciences, 5*(1), 16–25.
- Fougnie, D., & Marois, R. (2009). Attentive tracking disrupts feature binding in visual working memory. *Visual Cognition, 17*(1–2), 48–66.
- Fourneret, P., & Jeannerod, M. (1998). Limited conscious monitoring of motor performance in normal subjects. *Neuropsychologia, 36*(11), 1133–1140.
- Gauch, A., & Kerzel, D. (2008). Perceptual asynchronies between color and motion at the onset of motion and along the motion trajectory. *Perception and Psychophysics, 70*(6), 1092–1103.
- Grezes, J., Costes, N., & Decety, J. (1998). Top down effect of strategy on the perception of human biological motion: A pet investigation. *Cognitive Neuropsychology, 15*(6), 553–582.
- Haggard, P. (2005). Conscious intention and motor cognition. *Trends in Cognitive Sciences, 9*(6), 290–295. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tics.2005.04.012>
- Haggard, P., & Clark, S. (2003). Intentional action: Conscious experience and neural prediction. *Consciousness and Cognition, 12*(4), 695–707.
- Haggard, P., Clark, S., & Kalogeras, J. (2002). Voluntary action and conscious awareness. *Nature Neuroscience, 5*(4), 382–385.
- Haggard, P., & Cole, J. (2007). Intention, attention and the temporal experience of action. *Consciousness and Cognition, 16*(2), 211–220.
- Holcombe, A. O., & Cavanagh, P. (2008). Independent, synchronous access to color and motion features. *Cognition, 107*(2), 552–580.
- Jeannerod, M. (2001). Neural simulation of action: A unifying mechanism for motor cognition. *NeuroImage, 14*, S103–S109.
- Kahneman, D., Treisman, A., & Gibbs, B. J. (1992). The reviewing of object files: Object-specific integration of information. *Cognitive Psychology, 24*(2), 175–219.
- Keizer, A. W., Colzato, L. S., & Hommel, B. (2008). Integrating faces, houses, motion, and action: Spontaneous binding across ventral and dorsal processing streams. *Acta Psychologica, 127*(1), 177–185.
- König, P., & Engel, A. K. (1995). Correlated firing in sensory-motor systems. *Current Opinion in Neurobiology, 5*(4), 511–519.
- Lavergne, L., Doré-Mazars, K., Lappe, M., Lemoine, C., & Vergilino-Perez, D. (2012). Peri-saccadic compression in two-saccade sequences. *Journal of Vision, 12*(6), 6. <http://dx.doi.org/10.1167/12.6.6>
- Linares, D., & López-Moliner, J. (2006). Absence of flash-lag when judging global shape from local positions. *Vision Research, 47*(3), 357–362.
- Malsburg, C., von der. (1995). Binding in models of perception and brain function. *Current Opinion in Neurobiology, 5*(4), 520–526.
- Miller, J., & Schwarz, W. (2006). Dissociations between reaction times and temporal order judgments: A diffusion model approach. *Journal of Experimental Psychology, Human Perception and Performance, 32*(2), 394–412.
- Milner, A. D., & Goodale, M. A. (1995). *The Visual Brain in Action*. Oxford University Press.
- Milner, A. D., & Goodale, M. A. (2008). Two visual systems re-viewed. *Neuropsychologia, 46*(3), 774–785.
- Moutoussis, K., & Zeki, S. (1997). A direct demonstration of perceptual asynchrony in vision. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, 264*(1380), 393–399.
- Nishida, S., & Johnston, A. (2002). Marker correspondence, not processing latency, determines temporal binding of visual attributes. *Current Biology, 12*(5), 359–368.
- Nowak, L. G., & Bullier, J. (1997). The timing of information transfer in the visual system. In J. H. Kaas, K. Rockland, & A. Peters (Eds.), *Cerebral cortex* (pp. 205–241). New York: Plenum Press.
- Op de Beeck, H. P., Haushofer, J., & Kanwisher, N. G. (2008). Interpreting fMRI data: Maps, modules and dimensions. *Nature Review Neuroscience, 9*(2), 123–135.
- O’Reilly, R. C., Busby, R. S., & Soto, R. (2003). Three forms of binding and their neural substrates: Alternatives to temporal synchrony. In A. Cleeremans (Ed.), *The Unity of Consciousness: Binding, Integration, and Dissociation* (pp. 168–192). Oxford: Oxford University Press.
- Pisella, L., Arzi, M., & Rossetti, Y. (1998). The timing of color and location processing in the motor context. *Experimental Brain Research, 121*(3), 270–276.
- Pisella, L., Sergio, L., Blangero, A., Torchin, H., Vighetto, A., & Rossetti, Y. (2009). Optic ataxia and the function of the dorsal stream: Contributions to perception and action. *Neuropsychologia, 47*(14), 3033–3044.
- Posner, M. I., & Dehaene, S. (1994). Attentional networks. *Trends in Neurosciences, 17*(2), 75–79.
- Rizzolatti, G., Camarda, R., Fogassi, L., Gentilucci, M., Luppino, G., & Matelli, M. (1988). Functional organization of inferior area 6 in the macaque monkey. II. Area F5 and the control of distal movements. *Experimental Brain Research, 71*(3), 491–507.
- Rizzolatti, G., & Craighero, L. (1998). Spatial attention: Mechanisms and theories. In M. Sabourin, F. Craik, & M. Robert (Eds.), *Advances in psychological science, Vol. 2. Biological and cognitive aspects* (pp. 171–198). Hove, England: Taylor & Francis.
- Rizzolatti, G., Riggio, L., Dascola, I., & Umiltà, C. (1987). Reorienting attention across the horizontal and vertical meridians: evidence in favor of a premotor theory of attention. *Neuropsychologia, 25*(1A), 31–40.
- Roskies, A. L. (1999). The binding problem. *Neuron, 24*(1), 7–9.
- Rossetti, Y., Koga, K., & Mano, T. (1993). Prismatic displacement of vision induces transient changes in the timing of eye-hand coordination. *Perception & Psychophysics, 54*(3), 355–364.
- Schmidt, T. (2009). Perception: The binding problem and the coherence of perception. In *Encyclopedia of consciousness*. Oxford: Academic Press.

Pour citer cet article : Corveleyn, X., & Coello, Y. Effet de l’action motrice sur les asynchronies perceptives. *Psychol. fr.* (2013), <http://dx.doi.org/10.1016/j.psfr.2013.07.004>



- Sereno, S. C., & Rayner, K. (2003). Measuring word recognition in reading: Eye movements and event-related potentials. *Trends in Cognitive Sciences*, 7(11), 489–493.
- Singer, W., & Gray, C. M. (1995). Visual feature integration and the temporal correlation hypothesis. *Annual Review of Neuroscience*, 18, 555–586.
- Stetson, C., Cui, X., Montague, P. R., & Eagleman, D. M. (2006). Motor-sensory recalibration leads to an illusory reversal of action and sensation. *Neuron*, 51(5), 651–659.
- Tanaka, Y., & Shimojo, S. (1996). Location vs feature: Reaction time reveals dissociation between two visual functions. *Vision Research*, 36(14), 2125–2140.
- Tanné, J., Boussoaud, D., Boyer-Zeller, N., & Rouiller, E. M. (1995). Direct visual pathways for reaching movements in the macaque monkey. *Neuroreport*, 7(1), 267–272.
- Treisman, A. (1996). The binding problem. *Current Opinion in Neurobiology*, 6(2), 171–178.
- Treisman, A. (1999). Solutions to the binding problem: Progress through controversy and convergence. *Neuron*, 24(1), 105–125.
- Treisman, A. M., & Gelade, C. (1980). A feature-integration theory of attention. *Cognitive Psychology*, 12(1), 97–136. [http://dx.doi.org/10.1016/0010-0285\(80\)90005-5](http://dx.doi.org/10.1016/0010-0285(80)90005-5)
- Viviani, P., & Aymoz, C. (2001). Colour, form, and movement are not perceived simultaneously. *Vision Research*, 41(22), 2909–2918.
- Whitney, D. (2009). Neuroscience: Toward unbinding the binding problem. *Current Biology*, 19(6), R251–R253.
- Wohlschläger, A., Engbert, K., & Haggard, P. (2003). Intentionality as a constituting condition for the own self – and other selves. *Consciousness and Cognition*, 12(4), 708–716.
- Wolfe, J. M., & Cave, K. R. (1999). The psychophysical evidence for a binding problem in human vision. *Neuron*, 24(1), 11–17.
- Wolpert, D. M., & Miall, R. C. (1996). Forward models for physiological motor control. *Neural Networks*, 9(8), 1265–1279.
- Wolpert, D. M., Ghahramani, Z., & Jordan, M. (1995). An internal model for sensorimotor integration. *Science*, 269(5232), 1880–1882. <http://dx.doi.org/10.1126/science.7569931>

Pour citer cet article : Corveleyn, X., & Coello, Y. Effet de l'action motrice sur les asynchronies perceptives. *Psychol. fr.* (2013), <http://dx.doi.org/10.1016/j.psfr.2013.07.004>

### 3. Etude 2: Rôle de l'efférence motrice et des informations somesthésiques dans le liage sensoriel par l'action

**Article :** Corveleyn, X., López-Moliner, J., & Coello, Y. (2012). Motor action reduces temporal asynchrony between perceived visual changes. *Journal of Vision*, 12(11).

L'étude 1 a permis de mettre en évidence le liage sensoriel de deux événements sensoriels dont l'occurrence est proche de la fin d'une action motrice. Toutefois, à chaque essai de la tâche motrice, au moins un des changements visuels (couleur ou position) coïncidait avec le contact du doigt du participant avec l'écran. Cette répétition au cours des essais a pu aboutir à un apprentissage de nouvelles contingences sensori-motrices qui pourrait être à l'origine de la réduction de l'asynchronie (Stetson et al., 2006). Afin de palier à cette limite méthodologique, le moment du contact doigt/cible a été dissocié temporellement du moment des changements de couleur et de position dans cette nouvelle étude. Nous nous sommes également intéressés aux rôles des indices exogènes, tels que la stimulation tactile lors du contact avec l'écran en fin de mouvement, sur la réduction de l'asynchronie (Holcombe & Cavanagh, 2008). Cette stimulation tactile pourrait servir de signal de référence dans le traitement des attributs visuels. Une tâche tactile a ainsi été proposée dans laquelle les changements de position et de couleur survenaient de manière aléatoire  $\pm 200$  ms autour d'une stimulation tactile du doigt du participant générée à l'aide d'un stimulateur tactile.

Les résultats obtenus ont mis en évidence un liage sensoriel par l'action malgré l'absence apparente de recalibration sensori-motrice entre le contact doigt/cible et les changements visuels (PSS = -3,3 ms). De plus, aucune réduction de l'asynchronie n'était présente dans la tâche tactile (PSS = -36 ms), ce qui laisse à penser que c'est bien l'action motrice et les signaux endogènes associés (i. e. copie d'efférence) qui seraient à l'origine de la réduction de l'asynchronie et non pas les effets somesthésiques de l'action.

Dans une seconde expérience, nous nous sommes intéressés à l'asynchronie entre un attribut lié à la cible (couleur ou position) et un attribut indépendant de la cible (stimulation tactile). Dans cette expérience, le TOJ s'effectuait entre (1) le contact du doigt avec l'écran et le changement soit de la couleur, soit de la position ou (2) entre une stimulation tactile et le changement de couleur ou de position. En comparant les deux PSS dans chacune des conditions (1.  $PSS_{(\text{contact doigt}/\text{couleur})} - PSS_{(\text{contact doigt}/\text{position})}$ , 2.  $PSS_{(\text{stimulation tactile}/\text{couleur})} - PSS_{(\text{stimulation tactile}/\text{position})}$ ), les résultats montrent que l'asynchronie temporelle entre la présentation du changement de la couleur et celui de la position est toujours présente même en présence d'une action motrice (1.  $PSS = -33,5\text{ms}$ ) ou d'une stimulation tactile (2.  $PSS = -27,8\text{ms}$ ). Par conséquent le phénomène de liage sensoriel par l'action ne semble pas s'appliquer aux attributs non spécifiques à l'objet visé par l'action motrice.

# Motor action reduces temporal asynchrony between perceived visual changes

**Xavier Corveleyn**

Research Unit on Cognitive and Affective Sciences,  
University Lille Nord de France,  
Villeneuve d'Ascq, France



**Joan López-Moliner**

Grup Visió i Control de l'Acció, and Institute for Brain  
Cognition and Behavior (IR3C), Universitat de Barcelona,  
Catalonia, Spain



**Yann Coello**

Research Unit on Cognitive and Affective Sciences,  
University Lille Nord de France,  
Villeneuve d'Ascq, France



Perceiving a visual object requires binding sensory estimates of its various physical attributes. This process can be facilitated if changes of different attributes are perceived with little asynchronies when they are physically aligned, which is not always the case as revealed by temporal order judgment or perceptual synchronization tasks of visual attributes changes. In this study, we analyzed the effect of performing a motor action on the perceived relative timing between changes of position and color of a visual target by using a temporal order judgment (TOJ) task. Results showed that in the perceptual condition, the change of color must precede (−37.9 ms) the change of position in order to perceive a synchronous change of both target's visual attributes. This physical asynchrony vanished when the same changes took place near the end of a manual reaching action executed towards the visual target (−3.3 ms). The reduction of asynchrony was, however, not observed when participants performed TOJ of visual attributes change in the presence of concomitant tactile information (−36 ms) but with no action. The perceptual relative timing between visual changes was also unaffected when the timing was obtained by comparing each visual change to tactile information resulting from motor action (−33.5 ms) or external stimulation (−27.8 ms). Altogether, these results suggest that signals associated with the organization of a motor action, but not sensory information itself, contribute to reduce the differential delays when processing visual attributes of a single object. Furthermore, the effect of action was not observed when judging relative timing of object-related (visual) versus object-unrelated (tactile) sensory information.

**Keywords:** object perception, relative timing, voluntary action, temporal order judgment, motor intention

**Citation:** Corveleyn, X., López-Moliner, J., & Coello, Y. (2012). Motor action reduces temporal asynchrony between perceived visual changes. *Journal of Vision*, 12(11):20, 1–16, <http://www.journalofvision.org/content/12/11/20>, doi:10.1167/12.11.20.

## Introduction

Maintaining a unitary percept of a visual object, despite the constant variation of its characteristics (position, color, shape) over time, requires continuously binding the various sensory estimates of its physical attributes. We know that different parts of the brain process different aspects of sensory information, though we still have a unitary conscious experience of external stimuli. Concerning the visual system, the dominant view is that there is a sharp division of labor between a visuo-motor system processing visual information through the dorsal pathway from the primary visual cortex (V1) to the posterior parietal cortex and a visuo-semantic system processing visual information

through the ventral pathway from the primary visual cortex (V1) to the inferotemporal cortex (Milner & Goodale, 1995, 2008). Accordingly, components of sensory processing are considered as being dependent on behavioral purpose. Within this theoretical framework, action-related parameters such as size, location, and orientation are thought to be processed through the dorsal stream of the visual system (e.g., Pisella et al., 2009), whereas perceptual aspects for object identification such as shape, color, texture, and weight are thought to be processed through the ventral stream of the visual system (e.g., Op de Beeck, Haushofer, & Kanwisher, 2008). However, latencies in processing sensory information within the visual system are lower within the dorsal stream (around 40–80 ms within parietal areas) than within the ventral stream (around

100–150 ms within temporal areas, Tanné, Boussaoud, Boyer-Zeller, & Rouiller, 1995) depending mainly on whether cortical areas are activated by heavily myelinated, fast conducting magnocellular fibers or parvocellular fibers characterized by slower transfer of information (Nowak & Bullier, 1997). In agreement with these differential neural delays, psychophysical experiments have shown that the perception of stimuli changes is dependent on the estimated attributes. For instance, reaction times in a location discrimination task were reported to be within the range of 350–450 ms (Rossetti, Koga, & Mano, 1993; Tanaka & Shimojo, 1996), whereas reaction times to discriminate stimuli on the basis of semantic information were found to be within the range of 400–650 ms (Bartolo, Weisbecker, & Coello, 2007; Sereno & Rayner, 2003). In the same vein, Pisella, Arzi, and Rossetti (1998) showed that color information is processed about 80 ms slower than position information in a task where participants were instructed to interrupt their motor action when the target changed location or color.

The direction of the perceived asynchrony does not always conform to the neurophysiological data. When pairing direction of motion with color many studies have found a color-motion asynchrony (CMA) in which color leads motion (e.g., Linares & López-Moliner, 2006; Moutoussis & Zeki, 1997; Nishida & Johnston, 2002; Viviani & Aymoz, 2001). However, an explanation of the illusion invoking an extra delay for processing the direction of motion has been proposed by some authors (Arnold, Clifford, & Wenderoth, 2001; Bedell, Chung, Ogmen, & Patel, 2003; Moutoussis & Zeki, 1997). Furthermore, the CMA has been shown to be task-dependent (e.g., whether color change occurred simultaneous or after motion onset, Gauch & Kerzel, 2008; see also Linares & López-Moliner, 2006; Nishida & Johnston, 2002) and these temporal variations in processing visual attributes might be related to the paradigms used (e.g., reaction time versus temporal order judgment, see Cardoso-Leite, Gorea, & Mamassian, 2007 for a discussion) or stimuli characteristics (e.g., stimuli saliency, Adams & Mamassian, 2004; Miller & Schwarz, 2006).

Beside the discussion about the causal role of differential delays in the explanation of the CMA or related asynchronies, the parallel processing of separate attributes naturally raises the issue of their integration, i.e., how the independent attributes are bound together through an active process providing a unitary percept of visual objects (von der Malsburg, 1995; Roskies, 1999; Schmidt, 2009; Treisman, 1999). Several mechanisms have been proposed to account for sensory binding, focusing either on neural synchronization or temporal constraint associated with cognitive functions. At the neuronal level, integration could emerge from the temporal synchronization of neural activities that, in

different networks, signal the processing of different attributes of the same event (König & Engel, 1995; Singer & Gray, 1995; von der Malsburg, 1995) using neural oscillations as binding mechanism (Engel & Singer, 2001). Another possibility would be to use conjunctive neural representations involving persistent patterns of weight strengths between neural units, so that different neural units are activated for different combinations of input features (O'Reilly, Busby, & Soto, 2003). At the functional level, theories have mainly focused on memory (Fougnie & Marois, 2009; Keizer, Colzato, & Hommel, 2008), attention (Kahneman, Treisman, & Gibbs, 1992; Treisman & Gelade, 1980) mechanisms, or time perception (Wenke & Haggard, 2009) to account for sensory or features binding.

Despite the existence of different theoretical frameworks, the common idea is that attributes of the relevant events in the visual scene depend on a specific, though context dependent, time register before reaching consciousness (Aymoz & Viviani, 2004). By contrasting passive and active conditions, other authors have suggested that endogenous activity may also contribute to sensory binding. Haggard, Clark, and Kalogeras (2002), for instance, showed that performing a voluntary action influences the temporal perception of sensory events associated with that action. In their study, the perception of a sound was shifted 46 ms earlier in time relative to a baseline condition when it was preceded by a voluntary motor action. Interpreted within the framework of intentional binding by the authors, this effect underlines a contribution of “predictive models of motor control in constructing conscious experience of action.” Indeed, voluntary actions imply predictive mechanisms which are used to anticipate expected sensory consequences of acting, evaluate action feasibility (Jeannerod, 2006), and also guide actual motor behavior (Wolpert, Ghahramani, & Jordan, 1995). These predictive mechanisms are thought to influence the temporal perception of sensory and motor events (Haggard et al., 2002; Stetson, Cui, Montague, & Eagleman, 2006; Wenke & Haggard, 2009). Consequently, the perception of different object attributes is also expected to be influenced by whether or not these attributes vary in relation to voluntary motor action, particularly when they are processed with different latencies (Nowak & Bullier, 1997). In agreement with this, previous studies have shown that the temporal constraints associated with object color and position processing are affected by the observational context. For instance, Aymoz and Viviani (2004) showed that when embedding visual changes into an observed biological movement, the perception of object displacement did not lag the perception of color change as it is usually found in perceptual tasks. Thus, in the action condition the perceived temporal synchronization of attribute changes may not exclusively result



from relative time delays associated with the neural organization of the visual system (Nowak & Bullier, 1997) or perceptual anticipation due to prediction of the visual event since the reduction of temporal asynchrony was not observed when the object displacement resulted from the impact of a nonbiological stimulus (Aymoz & Viviani, 2004). The authors' interpretation of this effect was that the moving hand calls into play the interaction between the visual and the motor system. It is indeed acknowledged that observed human actions are usually interpreted within a neural network similar to the one used for planning and executing actual motor actions (Grezes, Costes, & Decety, 1998). Generating a reliable representation of a human action may then provide an access to predicted sensory consequences of acting, and thus may contribute to the binding mechanism whereby all attributes of the relevant events in the visual scene are set into strict time register before reaching consciousness (Moore & Haggard, 2008). As a consequence of predictive motor mechanisms, the neural timing mechanism could be modulated during the action execution period in order to facilitate the processing and integration of action-related sensory signals (Wenke & Haggard, 2009). In case of variable delays in sensory and motor pathways, the temporal relationship between action and sensations is thought to be recalibrated to overcome changing latencies and to restore both the perception of object unity (Yarrow, Haggard, Heal, Brown, & Rothwell, 2001) and perceived events causality (Stetson et al., 2006) or agency (Haggard et al., 2002).

However, the effect of an actual motor action on the perceived differential delays between changes of different sensory attributes has never been tested and this represents the aim of the present study. We initially used a temporal order judgment task of changes of color and position attributes of a visual target in a manual reaching task. As mentioned above, there is some consensus that in the context of action, perception of visual events obeys some principle of temporal predictability. In real life, our actions and the following expected sensory consequences are already calibrated so that we perceive this sequence without any conspicuous delay despite the neural delays inherent in the nervous system. For example, the retinal flow while moving our head or the visual detection of the effects of our hand actions are perceived without any apparent delay. Then, we tested in [Experiment 1](#) whether the physical asynchrony between color and position changes expected in a perceptual condition was reduced when articulating the same changes with a motor action due to prediction mechanisms. However, reaching tasks imply also tactile information around the movement end-point which is known to contribute to the spatio-temporal aspects of sensorimotor performances. Indeed, signals from tactile receptors partici-

pate in encoding the position sense of the fingers (Gentilucci, Toni, Daprati, & Gangitano, 1997; Gordon & Soechting, 1995; Rabin & Gordon, 2004) and contribute to the timing control in sensorimotor synchronization tasks (Aschersleben, 2002; Billon, Semjen, Cole, & Gauthier, 1996; Stenneken, 2006). Furthermore, tactile information was found to be as accurate as the other sensory information (visual or auditory) in temporal order judgment (TOJ) tasks (Gallace & Spence, 2008; Hirsh & Sherrick, 1961). Then, to show that action-related information (internally predicted) and not subsequent tactile information is crucial for reducing perceptual asynchrony of visual attribute changes, we also tested whether the mere presence of tactile information without performing any action (not internally predicted) influences the perceived differential delays between color and position changes. Finally, cross-modal information can be affected differently by voluntary action. Tactile information, for instance, does not always vary congruently with visual information depending on object (soft or rigid) or action (touching, grasping, pulling, etc.) properties and is subjected to sensory attenuation effect when contingent to intentional motor productions (Blakemore, Frith, & Wolpert, 1999). We then tested in [Experiment 2](#) whether the effect of voluntary action on sensory processing is still preserved when comparing cross-modal information (i.e., visual and tactile information) in a TOJ task involving or not intentional action.

## Experiment 1: Effect of motor action on perceived relative timing between position and color information

This experiment was designed to test the effect of performing an intentional action on the temporal order judgments of changes of position and color attributes of a visual target (motor condition) compared to a passive condition where no action was performed and the participant received (tactile condition) or not (perceptual condition) a tactile stimulation on the forefinger around the time position and color attributes of the visual target changed.

### Method

#### Participants

Ten participants (six females) aged between 21 and 32 years (mean age: 25.8 years  $\pm$  3.4 years) participated in the two experiments. None of them reported any

sensory or motor deficits and all had normal or corrected-to-normal vision. They were recruited as volunteers and all were naïve to the purpose of the experiment (except for one participant who was one of the authors). Participants gave their informed agreement and were volunteers to take part to the experiment, which was performed in agreement with the local ethical committee guidelines and in accordance with the declaration of Helsinki.

### **Stimuli and apparatus**

Participants sat in a dimly lighted room in front of a 22-in CRT computer screen (Mitsubishi Diamond Pro 2070 SB, spatial resolution:  $1024 \times 768$  pixels, sampling rate: 100 Hz) at a viewing distance of 30 cm. A response box was positioned on the table close to the body so that the participant could easily provide a response by pressing one of the two buttons. Custom software using Delphi routines was used to control the sequence of displayed images and to record the position of an ultrasonic marker for which the ( $x, y, z$ ) coordinates were provided by a ZEBRIS 3D recording system (Zebris Medical GmbH, Isny, temporal resolution: 100 Hz, spatial resolution: 0.5 mm). The ultrasonic marker was placed on the participant's right forefinger and was used to trigger the trial and to change the image on the computer screen depending on its location in space. Each image contained on the lower part of the screen a starting location for the right forefinger (white circle, diameter: 0.5 cm) and a target on the upper part of the screen (red circle, diameter: 1 cm) distant by 24 cm. During the trial, the color and position of the target changed according to a predefined temporal sequence (perceptual condition), according to the position of the right forefinger during action (motor condition), or, finally, according to the time a tactile stimulus was delivered to the participant's forefinger (tactile condition, see below). Position change corresponded to a sudden 1 cm displacement of the target upwards. Color change corresponded to a sudden change from red (International Commission on Illumination-CIE  $x$ : 0.413,  $y$ : 0.213,  $z$ : 0.019) to green (CIE  $x$ : 0.358,  $y$ : 0.715,  $z$ : 0.119). The stimuli were isoluminant ( $18.8 \text{ cd/m}^2$ ).

In the tactile condition, the experimental setup was similar to the one described above for the perceptual and motor conditions except that instead of being initially positioned at the bottom of the computer screen, the participant's forefinger was positioned at the center of a computer loudspeaker (diameter 3.5 cm, frequency: 100 Hz, period: 5 ms) placed just beside target location on the computer screen. Without applying any particular pressure on the loudspeaker's membrane, tactile stimulation was provided by the deformation of the speaker membrane in response to a

single electrical signal sent by the computer. In order to remove any auditory signal due to the activation of the loudspeaker, participants wore hearing protectors. A pre-experiment test revealed that while wearing hearing protectors, the snapping sound coming from the loudspeaker was not detected by the participant.

### **Procedure**

The task for the participants was to perform temporal order judgments in three conditions: a perceptual, a motor, and a tactile condition. In the perceptual and motor conditions, the participant positioned their right forefinger at the starting location on the screen and an auditory tone was provided between 500 and 1000 ms after the right forefinger reached the starting location, indicating the beginning of the trial. In the perceptual condition, the reference target attribute (position or color, in block sessions) changed following a delay of 700 ms after the tone. In the motor condition, following the tone the participants had to manually reach the target in about 700 ms (participants were familiarized with this movement duration before the experiment) and the reference target attribute (position or color) change occurred 100 ms before or after finger-target contact. We did so in order to avoid any interference of a concomitant tactile event with the reference visual change.

In the tactile condition, the task for the participants was to perform temporal order judgments between color and position attributes changes of a visual target while receiving a concurrent tactile stimulation (see Figure 1). The participant positioned their right forefinger at the center of the loudspeaker fastened on the computer screen. In each trial, the beginning of the trial corresponded to the appearance of the target on the screen and the tactile stimulation was provided following a delay of 700 ms. The reference target attribute change (position or color) occurred 100 ms before or after the tactile stimulation.

In all conditions, a test target attribute (color or position) change occurred from  $-200$  ms up to  $200$  ms relative to the reference change, by steps of 50 ms (resulting in nine possible stimuli onset asynchrony, SOA). The occurrence of the test target attribute change was selected according to a pseudorandom order, with each SOA value being presented 10 times. The task for the participants was to indicate which attribute (position or color) changed first using one of the two buttons of the response box (two-alternative forced choice [AFC] paradigm). In the perceptual condition, participants performed 180 trials, Reference Target Attribute (position or color)  $\times$  SOA ( $-200$ ;  $-150$ ;  $-100$ ;  $-50$ ;  $0$ ;  $50$ ;  $100$ ;  $150$ ;  $200$  ms)  $\times$  10 Trials). In the motor and tactile conditions, participants performed 360 trials, Reference Target Attributes



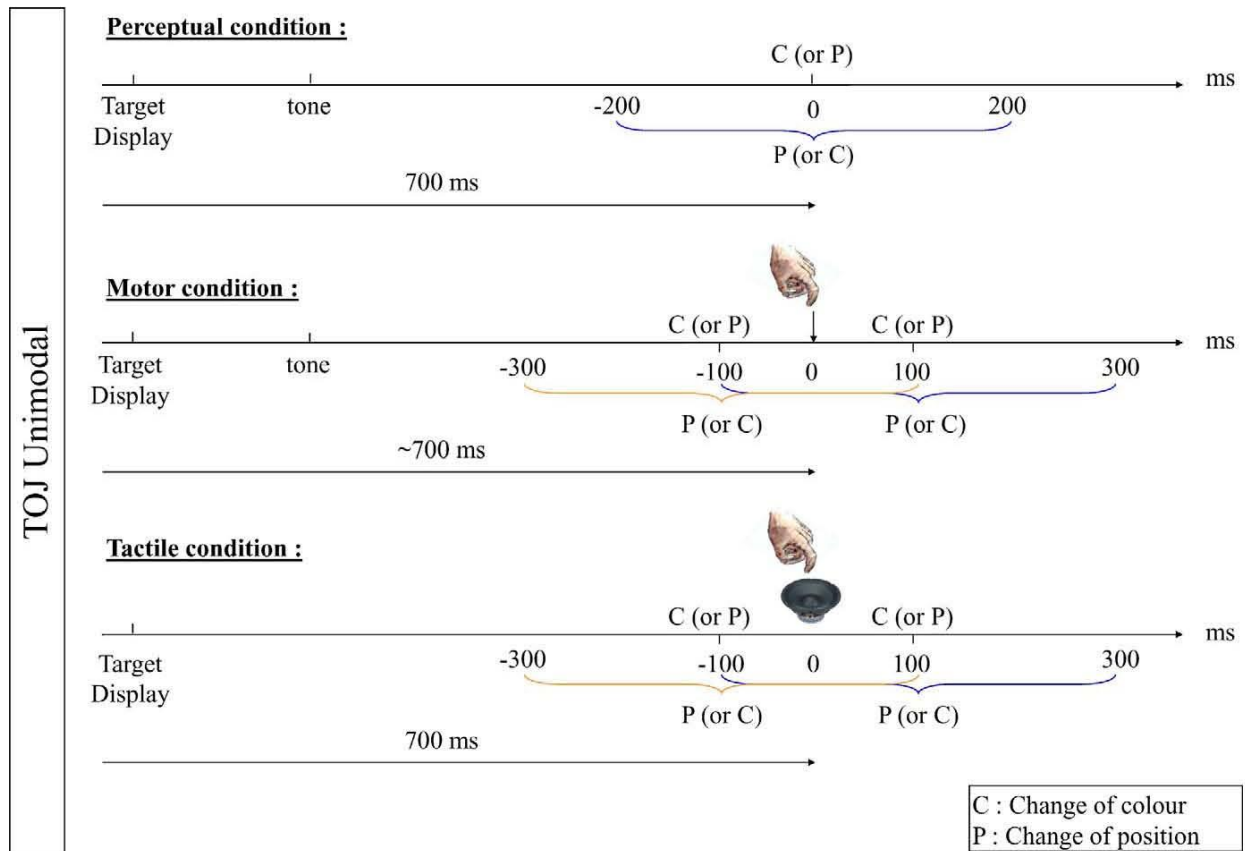


Figure 1. Time sequence of reference attribute (color or position) and test attribute (color or position) change in the perceptual, motor, and tactile conditions. The change of test attribute could occur within the time window of  $\pm 200$  ms according to the occurrence of the reference attribute change. In the motor condition (middle panel), reference attribute change occurred at  $\pm 100$  ms according to the movement end-point and for the tactile condition (lower panel), reference attribute change occurred at  $\pm 100$  ms according to tactile stimulation.

(position or color)  $\times$  Time for Change of Reference Target Attribute ( $\pm 100$  ms according to the occurrence of tactile information)  $\times$  SOA ( $-200$ ;  $-150$ ;  $-100$ ;  $-50$ ;  $0$ ;  $50$ ;  $100$ ;  $150$ ;  $200$  ms)  $\times$  10 Trials. The task for the participants was to indicate which attribute (position or color) changed first using one of the two buttons of the response box (two-AFC paradigm) while ignoring the tactile stimulation.

In all conditions, the participant had to respond as quickly and precisely as possible. To estimate the negative SOA in the condition involving a motor action, we derived the temporal value from the spatial location of the ultrasound marker computed online. These spatial locations were estimated from a pilot study, which revealed that spatial coordinates on average corresponding to  $-300$  ms,  $-250$  ms,  $-200$  ms,  $-150$  ms,  $-100$  ms, and  $-50$  ms were, respectively, 80 mm, 70 mm, 60 mm, 45 mm, 30 mm, and 15 mm from the target location along the vertical  $z$  axis of the computer screen. Assuming that movements were executed in about 700 ms, expected average negative

SOA between change of test target attribute and finger contact was  $-150$  ms and  $-50$  ms, respectively, when the change of referent target attribute was fixed at either  $-100$  ms (SOA:  $-300$ ,  $-250$ ,  $-200$ ,  $-150$ ,  $-100$ ,  $-50$ ,  $0$  ms) or  $100$  ms (SOA:  $-100$ ,  $-50$ ,  $0$ , ms). Postexperiment analysis revealed that averaged SOA before finger contact was  $-129.9$  ms ( $SD$ : 36.6 ms) and  $-58.86$  ms ( $SD$ : 16.7 ms), respectively, when the change of the referent target attribute was fixed at  $-100$  ms and  $100$  ms, these two values being not statistically different from the expected values,  $t(9) = 1.66$ ,  $p = 0.13$  and  $t(9) = 1.76$ ,  $p = 0.11$ .

#### Data analysis

In each condition, the set of data for each participant was the distribution of the proportion of trials in which the test change was perceived later than the reference change. Depending on the session, the reference attribute could be either position or color. For the



sake of simplifying the graphical presentation, we normalized the responses and used position change as a reference (position change = zero). We thus plotted the proportion of time in which position was perceived as changing before color irrespective of the time-locked attribute. We applied this procedure to the perceptual, motor, and tactile conditions. In addition to this, we analyzed separately the two distributions coming from the two different locked attributes in order to compare them. Data were pooled over participants and the parameters (mean and standard deviation) of a cumulative Gaussian were estimated using maximum likelihood procedure. The point of subjective simultaneity (PSS) corresponded to the mean of the distribution, which served as a measure of the perceptual asynchrony between color and position change. If the changes were perceived synchronously when presented at the same time, the distribution would be centered on the value zero. In the three conditions, a positive PSS value (curve shifted to the right) denoted that position change must occur before color change for perceiving the two changes in synchrony (i.e., processing of position lagging processing of color) and a negative PSS value would imply the opposite. The standard deviation of the data estimated from the cumulative Gaussian (*SD*) expressed the sensitivity of the perceptual system, with a higher standard deviation indicating more variable perceptual judgments. We used parametric bootstrap method (Efron & Tibshirani, 1993) to obtain the 95% confidence intervals of the two parameters of the cumulative Gaussian functions after running 2000 simulations. By running simulations, we take into account the nonuniform sampling of data points to estimate the variability of the parameters of the fitted curve. This is important because data points are not equally spaced before and after the finger has touched the screen.

## Results

### **Temporal order judgment of color and position change in the perceptual condition**

When comparing color change and position change in a temporal order judgment task, we found a mean PSS of  $-37.9$  ms, 95% CI ( $-46/-30.5$ ) and *SD* =  $63.5$  ms, 95% CI ( $48.3/75.6$ ) indicating that color had to change before position in order to be considered as synchronous (see Figure 2). This effect was not affected by the fact that color change was fixed and position change variable, PSS =  $-36.0$  ms, 95% CI ( $-47.5/-24.9$ ) or the opposite, PSS =  $-39.9$  ms, 95% CI ( $-50.6/-28.6$ ). The same observation was made relating to the *SD* of the function, which was not affected by the fact that the color change was fixed and position change occurred  $\pm 200$  ms around position change *SD* =  $66.4$  ms, 95% CI ( $57.8/75.1$ ) or the opposite *SD* =

$60.6$  ms, 95% CI ( $35.3/77.7$ ). Consequently, these results indicate that time processing for detecting position change was shorter than time processing for detecting color change, leading to the perception of asynchrony when both changes occurred simultaneously. The direction of this effect was very consistent across participants (when considering individual PSS differences between-participants, standard deviation was  $25.07$  ms).

### **Temporal order judgment of color and position change in the motor condition**

When testing the effect of performing a motor action on the temporal order judgment of color and position changes, the mean estimated PSS was  $-3.3$  ms, 95% CI ( $-8.9/2.6$ ), and *SD* =  $69.6$  ms, 95% CI ( $60.5/78.3$ ). Therefore, position change had to occur about 3 ms after color change for perceiving synchrony. A 95% confidence interval indicated that this value was not different from zero, suggesting that the asynchrony observed in the perceptual condition virtually disappeared in the motor condition. As a consequence, the PSS in the motor condition was significantly different from the PSS in the perceptual condition (as indicated by the absence of overlap between the 95% confidence intervals in perceptual and motor conditions, see Figure 2). The direction of this effect was very consistent across participants (when considering individual PSS differences between-participants, standard deviation was  $19.7$  ms).

Considering separately the color fixed block and position fixed block, we found that the PSS was, respectively,  $3$  ms, 95% CI ( $-5.4/10.8$ ) with *SD* =  $66.5$  ms, 95% CI ( $58.2/75.5$ ) and  $-9.6$  ms, 95% CI ( $-18.3/-1.1$ ) with *SD* =  $71.8$  ms, 95% CI ( $57.2/85.9$ ). These PSSs were significantly different from the average PSS found in the perceptual condition (as indicated by the 95% confidence interval in the perceptual condition). Considering the  $-100$  ms and  $+100$  ms blocks separately, we found that the PSS was, respectively,  $-8.9$  ms, 95% CI ( $-17.4/-0.6$ ) with *SD* =  $77.4$  ms, 95% CI ( $57.9/94.7$ ) and  $2.3$  ms, 95% CI ( $-6.1/10.8$ ) with *SD* =  $62.8$  ms, 95% CI ( $55.4/69.8$ ). These PSSs were also significantly different from the average PSS found in the perceptual condition (as indicated by the 95% CI [ $-46/-30.5$ ] in the perceptual condition). Interestingly, the *SD* of the distributions of the data in the perceptual and motor conditions were not statistically different in the perceptual and motor tasks as shown by the lack of overlap between the two 95% confidence intervals. This indicates that the motor action did not make the task more difficult and is consistent with the fact that participants judged the same sensory information in the motor condition as in the perceptual one.

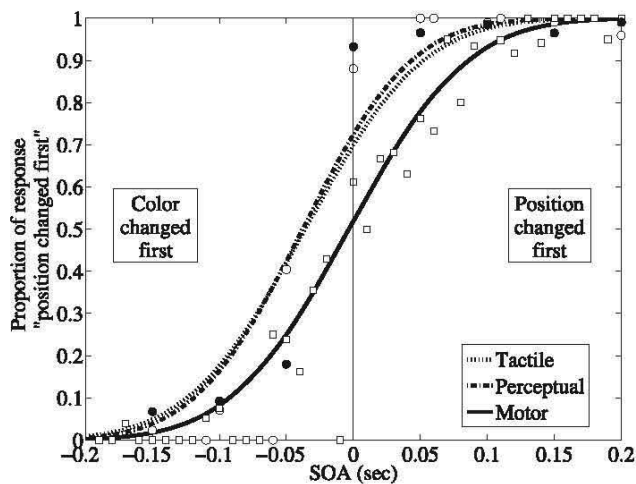


Figure 2. Proportion of position change perceived as the first change in the temporal order judgment task as a function of SOA, when comparing position and color change in the motor (plain line), tactile (dashed grey line), and perceptual (dashed black line) conditions. For the sake of simplifying graphical presentation, we normalized the responses and used position change as a time-marker (zero value).

#### Temporal order judgment of color and position change in the tactile condition

When performing the TOJ task between changes of color and position visual attributes in the presence of tactile stimulation, participants' performances revealed a mean PSS of  $-36$  ms, 95% CI ( $-39.9/-31.9$ ); with  $SD = 68.9$  ms, 95% CI ( $63.4/73.9$ ). Therefore, color change had to occur about 36 ms earlier than position change in order for the participant to perceive the two changes simultaneously. Confidence intervals indicated that this value was significantly different from 0 ms but not significantly different from the PSS found in the perceptual condition, 37.9 ms, 95% CI ( $-46/-30.5$ ), see Figure 2. The direction of this effect was very consistent across participants (when considering individual PSS, between-participants standard deviation was 13 ms).

When considering separately color fixed block and position fixed block, we found a PSS of, respectively,  $-36.1$  ms, 95% CI ( $-41.6/-30.5$ ); with  $SD = 63.4$  ms, 95% CI ( $54.4/71.1$ ) and  $-36$  ms, 95% CI ( $-42.1/-30.3$ ); with  $SD = 71.8$  ms, 95% CI ( $66.1/81.6$ ). These PSSs were not significantly different from the average PSS found in the perceptual condition, as indicated by the confidence intervals, 95% CI ( $-46/-30.5$ ). Considering the  $-100$  ms and  $+100$  ms blocks separately, we found that the PSS was, respectively,  $-32.9$  ms, 95% CI ( $-38.6/-27.3$ ); with  $SD = 71$  ms, 95% CI ( $62.5/78.7$ ) and  $-39.1$  ms, 95% CI ( $-44.5/-33.2$ ); with  $SD = 66.5$  ms, 95% CI ( $58.5/73.7$ ). These PSSs were also not significantly different from the average PSS found in

the perceptual condition as indicated by the confidence intervals, 95% CI ( $46/-30.5$ ). Interestingly, the standard deviations of the distributions in the perceptual, motor, and tactile conditions were not statistically different, as revealed by the 95% confidence interval. This indicates that the tactile stimulation did not make the task less or more difficult and seems to confirm the fact that participants have judged the visual information similarly in the tactile condition as in the perceptual and motor conditions. The presence of the tactile stimulation did not reduce the asynchrony observed in the perceptual condition, suggesting that it weakly contributed to the reduction of asynchrony in the motor task ( $-3.3$  ms).

#### Discussion

The aim of the present study was to evaluate the effect of performing a manual reaching task on the temporal order judgments of position and color changes of a visual target. We tested in particular whether the perceived relative timing of sensory events was modified when timely locked to a self-generated action compared to a baseline perceptual condition or a condition where tactile stimulation was provided around the time visual attributes changed but in the absence of any intentional motor action. When perceptually judging the relative change between position and color attributes of a visual object, temporal order judgments showed that color change must precede position change by 37.9 ms in order for the participant to perceive a simultaneous change of the two attributes. This finding is in line with previous studies that have reported asynchrony in TOJ tasks when estimating variations of color and position attributes of a visual stimulus (Pisella, Arzi, & Rossetti, 1998; Tanaka & Shimojo, 1996), suggesting different integration times of these attributes to form a single percept. These observed asynchronies could be accounted for by the differential delays characterizing the visual neural pathways associated with color and position processing (Nowak & Bullier, 1997). Indeed, color is thought to be processed within the ventral stream of the visual system, which received the visual inputs with a delay of at least 40 ms compared to the dorsal stream of the visual system responsible for processing position and movement changes (Nowak & Bullier, 1997; Tanné et al., 1995). Contrary to our findings in which color lags change of position, color has been reported to lead motion in the context of the CMA (e.g., Nishida & Johnston, 2002). This clear discrepancy is not easy to reconcile by invoking ventral and dorsal differences as both position change and movement direction change are arguably dorsally processed. Neither can the time marker model pro-

posed in Nishida and Johnston (2002) easily accommodate our results as both color and position changes would correspond to first-order temporal changes (i.e., the change is ascertained by comparing two samples). However the CMA arises when direction has to be paired with color. In this context, direction needs integration time and realizing the direction of a movement might involve different processing than ascertaining a change of position. For example, in hitting movements, direction has been found to be perceived separately than motion (Brouwer, Middelburg, Smeets, & Brenner 2003). Admittedly, we used a change of position instead of smooth motion. Nevertheless, our change of position could have activated motion areas just as if it was apparent motion (Maffei, Macaluso, Indovina, Orban, & Lacquaniti, 2010). Furthermore, it is worth noting that previous studies have reported longer asynchrony in the perception of color and position changes. Pisella et al. (1998), for instance, found that color information was processed about 80 ms slower than position information. However, this result was obtained in a visuo-manual adaptation task where participants were requested to prevent from responding when either the color or the position of the target changed at movement onset. The task thus evaluated visuo-motor delays as well as timing of inhibition processes which may explain the longer asynchrony that we found in our task, which focused essentially on perceptual processes.

Importantly, the pattern of results in the TOJ task was different when the participants estimated the temporal order of color and position changes while performing a voluntary motor action. In the action condition, the asynchrony reported above nearly vanished and simultaneous changes were perceived when the two changes occurred while separated by only 3.3 ms, a value not statistically different from 0 ms. Then, self-generated signals, associated with the production of a voluntary motor action, seem to have contributed to the performance in the TOJ task with the effect of reducing the relative timing between the perception of position and color changes of visual objects when occurring near a movement end-point. This effect cannot be accounted for by tactile feedback experienced at the movement end-point, since asynchrony between perceived position and color change was 36 ms in the tactile condition, a value close to the one observed in the perceptual condition (39.7 ms). Consequently, tactile information did not seem to play a crucial role in the perception of relative change of position and color attributes of a visual target when executing an intentional motor action. The reduction of asynchrony between perceived color change and perceived position change in the motor condition was then probably more dependent on a motor-related signals and predictive mechanisms rather than sensory-

related signals resulting from the production of intentional action. This finding corroborates the previous observations that performing a voluntary action influences the temporal perception of action consequences in the environment (Haggard et al., 2002; Stetson et al., 2006). As a whole, these experiments have suggested that the perception of sensory events (e.g., a sound) occurs earlier in time (about 50 ms) when its occurrence is preceded by a manual reaching action (Haggard et al., 2002). Furthermore, the perceptual temporal discrimination threshold when judging the occurrence of two stimuli increased when associated with an intentional action (Wenke & Haggard, 2009). This natural variation of the temporal relationship between action parameters and action-related sensory effects was interpreted within the framework of intentional binding, suggesting that delays in sensory and motor signals processing are reduced (Haggard et al., 2002) or recalibrated (Stetson et al., 2006). However the reduction of delays due to recalibration cannot explain the reported pattern. We could initially consider two possibilities: Either the time processing for color was shortened for the action or lengthened for position changes. The first one, although a possibility, is more difficult to interpret. However, position is much more relevant for goal-directed actions. This could imply that a change of position requires the visuo-motor system to further update or remap the new position, while this would not be mandatory for a color change.

In the following experiment, we tested whether asynchrony while performing an action also reduces when performing a TOJ task involving cross-modal stimuli, i.e., when judging the relative timing between a visual attribute change and tactile stimulation. In the context of intentional action, the relation between visual and tactile information is thought to be less predictable than the relation between various visual attributes. Indeed, tactile information in intentional action does not always vary congruently with visual information depending on object (soft or rigid) or action (touching, grasping, pulling, etc.) properties. In agreement with this, previous studies have shown that the effect of action on estimation of time intervals (Morrone, Ross, & Burr, 2005) or sensory recalibration in temporal order judgment tasks (Fujisaki, Shimojo, Kashino, & Nishida, 2004; Stetson et al., 2006; Vroomen, Keetels, de Gelder, & Bertelson, 2004) is weaker when involving cross-modal instead of unimodal sensory information. Furthermore, voluntary action produces an attenuation of body-related sensory information (Blakemore et al., 1999) which renders the processing of tactile information less accurate (Shergill, Bays, Frith, & Wolpert, 2003). We then tested in the following study whether asynchrony in the temporal order judgment task also reduced while



performing an action (motor condition) and comparing cross-modal, i.e., visual and tactile, sensory information. In the tactile condition, judgments of relative timing between a visual attribute change and tactile stimulation were tested also in a passive condition, i.e., with no motor action. In this condition, tactile stimulations were provided by a loudspeaker as in Experiment 1.

## Experiment 2: Effect of motor action on perceived relative timing between position or color and tactile information

In Experiment 2, we tested whether the reduction of asynchrony in the TOJ of perceived object-related attributes while performing an action is still observed when the TOJ task concerns object-related (color or position) versus object-unrelated (tactile) information. The task was to evaluate whether the color (or position) change or the finger-target contact occurred first and was performed under active (motor) or passive (tactile) conditions. In the passive tactile condition, the task was to evaluate which of the color (or position) change or the finger tactile concurrent stimulation occurred first, while performing no motor action.

### Procedure and data analysis

The task for the participants was to perform a temporal order judgment task comparing color or position attributes change of a visual target with finger-target contact at the movement end-point (motor condition) or with finger tactile concurrent stimulation (tactile condition) while remaining still. In the motor condition, as in Experiment 1, participants positioned their right index finger at the starting location on the screen and an auditory tone was provided between 500 and 1000 ms after the right forefinger reached the starting location indicating the beginning of the trial. Following the tone the participants had to manually reach the target in about 700 ms and one of the target attributes (color or position) changed within a temporal window of  $\pm 200$  ms relative to when finger-target contact occurred (see Figure 3). In the tactile condition, the participant positioned their right forefinger at the center of the loudspeaker positioned on the computer screen close to the target location. In each trial, the beginning of the trial corresponded to the appearance of the target on the screen and the tactile stimulation was provided following a delay of 700 ms. One test target attribute (color or position) changed within a

temporal window of  $\pm 200$  ms relative to the tactile stimulation (referent attribute), which was delivered on the forefinger (see Figure 3). In the motor condition, the task for the participants was to indicate whether the visual change (position or color) occurred first, or whether this was the contact of the forefinger with the target that occurred first. Negative SOA were obtained as in Experiment 1 from the spatial location of the hand during movement execution. Spatial coordinates on average corresponding to  $-200$  ms,  $-150$  ms,  $-100$  ms, and  $-50$  ms were, respectively, 60 mm, 45 mm, 30 mm, and 15 mm from the target location along the vertical  $z$  axis of the computer screen. Assuming that movements were executed in about 700 ms, expected average negative SOA between change of test target attribute and finger contact was  $-100$  ms (SOA:  $-200$ ,  $-150$ ,  $-100$ ,  $-50$ ,  $0$  ms). Postexperiment analysis revealed that averaged SOA before finger contact was  $-102.4$  ( $SD$ : 20.7 ms), this value being not statistically different from the expected value,  $t(9) = 0.36$ ,  $p = 0.73$ .

In the tactile condition, the task for the participants was to indicate whether the visual change (position or color) occurred first or whether this was the tactile stimulation that occurred first. Responses were provided by using one of the two buttons of the response box (two-AFC paradigm). In each of these conditions presented in block sessions, the participants performed 90 trials, SOAs ( $-200$ ;  $-150$ ;  $-100$ ;  $-50$ ;  $0$ ;  $50$ ;  $100$ ;  $150$ ;  $200$  ms)  $\times$  10 Trials.

In the motor condition (color or position), the set of data for each participant was the distribution of the proportion of trials in which the finger-target contact was perceived first (used as reference for normalized responses). In the tactile (color or position) conditions, the set of data for each participant was the distribution of the proportion of trials in which the finger tactile stimulation was perceived first (used as reference for normalized responses). A positive PSS value corresponded to a processing of finger-target contact or tactile stimulation lagging the processing of the test attribute change (position or color) and a negative PSS value indicated that the processing of finger-target contact was faster than the processing of the test attribute change (position or color). Data analysis was performed as in Experiment 1.

### Result

#### **Temporal order judgment of color or position change and finger-target contact in the motor condition**

In the motor condition, when analyzing temporal order judgments of color change and finger-target contact, we found a PSS of 2.6 ms, 95% CI ( $-10.3/15.5$ ); with  $SD = 129.1$  ms, 95% CI (114.7/145.3). Therefore, color must change slightly after finger-target contact in order for the participants to consider the two



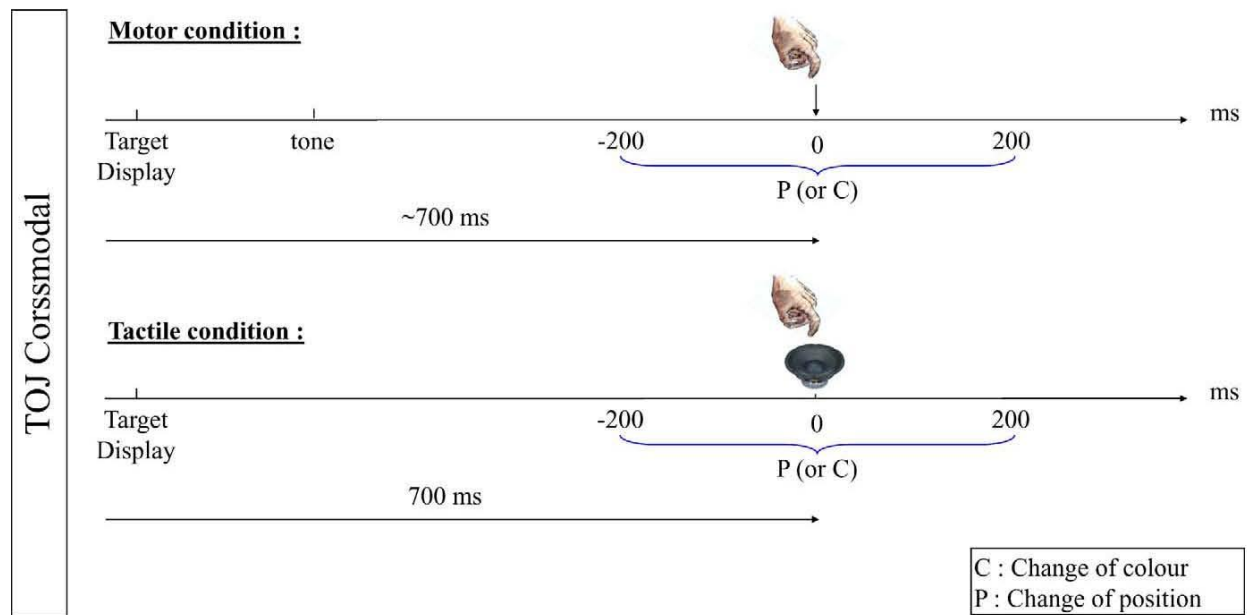


Figure 3. Time sequence of test attribute (color or position) change according to finger-target contact with the screen or tactile stimulation (reference attribute). The change of test attribute could occur within the time window of  $\pm 200$  ms according to the finger-target contact with the screen or tactile stimulation.

events as occurring synchronously. Similarly, position must change 36.1 ms, 95% CI (22.9/49.2);  $SD = 136$  ms, 95% CI (118.8/156.1) after finger-target contact in order for the participants to consider the two events as occurring synchronously (see Figure 4a). A 95% confidence interval showed that the PSS was shorter when estimating color change than when estimating position change relative to finger-target contact (the difference being 33.5 ms). By contrast, a 95% confidence interval suggested that the  $SD$  of the psychometric functions did not differ, though they were shallower than in the perceptual, tactile, and motor conditions of Experiment 1, respectively, 95% CI (48.3/75.6), 95% CI (63.4/73.9), and 95% CI (60.5/78.3).

#### Temporal order judgment of color or position change and finger-tactile stimulation in the tactile condition

In the tactile condition, when analyzing temporal order judgments of color change and finger-tactile stimulation, we found a PSS of  $-36.2$  ms, 95% CI ( $-48.3/-23.8$ ); with  $SD = 124.1$  ms, 95% CI (109.8/139.8). Therefore, color must change significantly before finger-tactile stimulation in order for the participants to consider the two events as occurring synchronously. Position must change  $-8.4$  ms, 95% CI ( $-21/3.6$ ); with  $SD = 136$  ms, 95% CI (110.5/138.8) before finger-tactile stimulation in order for the participants to consider the two events as occurring

synchronously (see Figure 4b). A 95% confidence interval showed that the PSS was shorter when estimating position change than when estimating color change relative to finger-tactile stimulation (the difference being 27.8 ms). By contrast, a 95% confidence interval suggested that the  $SD$ s of the psychometric functions did not differ, though they were shallower than in the perceptual, tactile, and motor condition of Experiment 1, respectively, 95% CI (48.3/75.6), 95% CI (63.4/73.9), and 95% CI (60.5/78.3).

The fact that in this experiment the  $SD$ s of the psychophysics functions were shallower in the motor and tactile conditions than in the perceptual, motor, and tactile conditions of Experiment 1 was indeed expected if participants were making intersensory judgements, as required by the task, when compared to unimodal TOJ judgements (see Miyazaki, Yamamoto, Uchida, & Kitazawa, 2006). Therefore, this is consistent with participants comparing cross-modal information.

## Discussion

In this study, we tested whether asynchrony in a temporal order judgment task, as observed in the perceptual condition of Experiment 1, also reduced while performing an action in the context of a cross-modal TOJ task, i.e., when judging temporal order of visual (color or position) and tactile stimuli. We found that the asynchrony between perceived color change

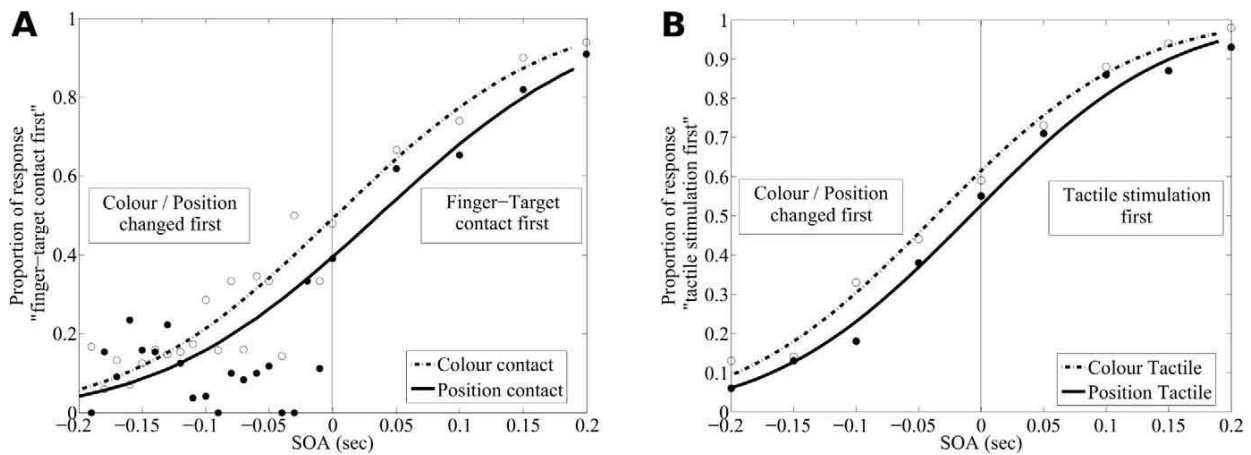


Figure 4. (A) Proportion of finger-target contact perceived as the first change in the temporal order judgment task as a function of SOA, when comparing finger-target contact to position (plain line) or color (dashed line) visual change. For the sake of graphical presentation, we normalized the responses and used finger-target contact as a reference (zero value). (B) Proportion of tactile stimulation perceived as the first change in the temporal order judgment task as a function of the SOA, when comparing tactile stimulation to position (plain line) or color (dashed line) visual change. For the sake of simplifying graphical presentation, we normalized the responses and used tactile stimulation as a time-marker (zero value).

and tactile information (2.6 ms) was different from the asynchrony between perceived position change and tactile information (36.1 ms). The difference between these two values (33.5 ms) was close to the one observed in the perceptual task of [Experiment 1](#) (39.7 ms). Thus, despite the fact that visual and tactile stimuli were associated with the execution of an intentional action, no reduction in relative timing processing of sensory events was observed. The absence of any reduction in asynchrony due to action in cross-modal TOJ was confirmed by the results obtained in the tactile condition of [Experiment 2](#), where TOJ of visual attribute change (color or position) and tactile stimuli was performed. In this condition, asynchrony between perceived color change and tactile information (−36.2 ms) was different from the asynchrony between perceived position change and tactile information (−8.4 ms). The difference between these two values (27.8 ms) was again close to the one observed in the perceptual task of [Experiment 1](#) (39.7 ms) and also to the one observed in the motor condition of [Experiment 2](#) (33.5 ms). Then, although the sensory changes due to intentional action can be anticipated in the action condition, asynchrony between visual and tactile information was not less than in the perceptual condition ([Experiment 1](#)), suggesting that executing an intentional action did not modify the perception of a temporal relationship of cross-modal sensory signals. However, the motor and tactile conditions revealed that tactile information was processed about 40 ms slower when associated with an intentional action, which made the time processing for tactile information closer to the time required for processing color

information, though this did not modify the relative time of processing color and position attributes. The increase of time processing for tactile information might be the consequence of the sensory attenuation effects associated with intentional action ([Blakemore et al., 1999](#)), which would render tactile information processing more difficult resulting in an increase in time processing.

One explanation for the lack of effect of voluntary action on cross-modal sensory perception might be that tactile information plays little role as a time marker in processing visual consequences of acting. Another interpretation could be that the highly variable tactile information depending on the execution context makes the perception of the time correspondence between visual and tactile information difficult in natural conditions and thus the elaboration of predicting mechanisms. In agreement with this, the standard deviations of the data used to compute the cumulative Gaussian functions were larger in the cross-modal condition compared to the unimodal condition, making the slopes of the fitted function shallower and suggesting then that the former condition was perceptually more difficult.

## General discussion

To summarize, when considered together the present data showed that intentional action can modify how we perceive external events that occur temporally in the vicinity of action end-point. Indeed, when passively



observing a visual stimulus, change of its position was perceived 37.9 ms earlier than change of its color. This finding is in line with previous studies that have reported asynchrony in temporal order judgment tasks of color and position attributes of a visual target (Pisella, Arzi, & Rossetti, 1998; Tanaka & Shimojo, 1996), suggesting different processing times of these different attributes to form a single percept. At the same time, it challenges recent models that attempt to account for the CMA (e.g., Nishida & Johnston, 2002) by invoking the impossibility of pairing first (color change) and second-order (e.g., direction) changes which would lead to perceive changes of direction as lagging the changes of color. Unlike what is usually the case in this illusion, we have found that color lags the change of position, with both changes arguably being first-order changes. When perceiving these very same visual changes while performing an intentional action, the latter had the effect of broadly reducing this asynchrony. Indeed, when changing the color and position of a visual target at the vicinity of a reaching movement end-point, the relative timing to obtain the perception of simultaneous change was close to 0 ms (Experiment 1, motor condition). This effect was not due to the presence of a concurrent tactile stimulation (Experiment 1, tactile condition), since the mere presence of a tactile stimulation at the time the temporal order judgment of color and position were performed, in the absence of intentional action, was not sufficient to reduce the asynchrony observed in the perceptual condition. The positive effect of performing a motor action on perceptual judgments confirms previous studies that have revealed an effect of intentional action on temporal perception of motor and sensory events, so that timing errors between sensory information are reduced (López-Moliner & Linares, 2006) or a perceptual event is shifted earlier in time towards the action that is supposed to have caused it (Haggard, 2005; Haggard et al., 2002). In the same vein, it has been demonstrated that temporal sensory discrimination threshold increases when associated with an intentional action (Wenke & Haggard, 2009). The lack of effect of tactile information on temporal order judgment of visual events is also compatible with the previous observation that imposing a movement kinematically identical to a self-initiated action did not induce intentional binding (Engbert, Wohlschläger, & Haggard, 2008; Haggard & Clark, 2003; Haggard, Clark, & Kalogeras, 2002; Wohlschläger, Engbert, & Haggard, 2003). Thus, the effect of action on temporal order judgment seems intrinsically dependent on voluntary action and not effector kinematics or somatosensory feedback (Cravo, Claessens, & Baldo, 2011).

One possible interpretation for these effects of action on sensorimotor processing is that action modifies how

attentional processes are allocated to the target (Roskies, 1999; Whitney, 2009) with a direct consequence on how sensory information is processed and integrated (Holcombe & Cavanagh, 2008; Posner & Dehaene, 1994; Treisman, 1999; Treisman & Gelade, 1980; Wolfe & Cave, 1999). This is indeed what suggests the premotor theory of visual perception, which considers that (eye or manual) action planning towards a visual target and orientation of attention towards that target represent a unique process improving visual perception on target's properties (Deubel & Schneider, 1996; Rizzolatti & Craighero, 1998). In line with this interpretation, Holcombe and Cavanagh (2008) found that perceived asynchrony between change in color and change in motion direction of a visual dot reduced when changes were synchronized with the presentation of an external cue. One may thus consider the possibility that the finger approaching the target in the motor condition played as an exogenous cue affecting the perception of the relative timing between color and position changes. However, assuming that the position of the finger played as an exogenous cue, one would have also expected an effect of the finger position on the perception of the relative timing between visual attribute and tactile information, or even in the passive condition, which was not observed. Furthermore, the fact that the standard deviation of the data estimated from the cumulative Gaussian in the perceptual, tactile and motor conditions (Experiment 1) were equivalent argue against a pure attentional effect, since this indicates that performing an action toward a visual target did not modify the sensitivity of the visual system when processing the target's properties. Finally, studies on intentional binding have suggested that the change in time processing of a sensory event when associated with intentional action does not depend exclusively on attentional mechanisms, since when participants were prevented from focusing on a particular event, they show a very strong binding effect even for this event, which did not receive specific attention (Haggard & Cole, 2007).

An alternative explanation can be proposed, which considers that the effect of voluntary action on temporal order judgment of sensory events emerged from a specific neural mechanism producing intentional binding of actions and their effects in conscious awareness (Aymoz & Viviani, 2004; Haggard et al., 2002). This mechanism can be related to the fact that "events surrounding voluntary action are bound by a specific cognitive function of the central nervous system" (Haggard et al., 2002) or that "the temporal interval between action and consequences is perceived as shorter because the consequence of the action is anticipated and therefore processed faster" (Baldo et

al., 2007). Prediction mechanisms are thus thought to constrain visual perception in relation to action by taking into account the internal delays associated with the processing of different sensory information and timely synchronized according to the prediction made by the motor system (Stetson et al., 2006). In agreement with this, previous studies have shown that object-attributes binding is intrinsically related to voluntary action and occurs mainly when a temporal contiguity exists between an action and its effect (Cravo, Claessens, & Baldo, 2011; Engbert, Wohlschläger, & Haggard, 2008; Haggard et al., 2002; Wohlschläger, Engbert, & Haggard, 2003). In these studies, the authors revealed that voluntary action produces a contraction of time by which the perception of an action initiation and its consequences are temporally attracted towards each other (intentional binding). Buehner and Humphreys (2009) have further suggested that a causality relationship between action and sensory consequences is necessary for the intentional binding effect to occur. In line with this, Desantis, Roussel, and Waszak (2011) recently showed that having the belief of being responsible for sensory effect as a consequence of action increases the degree of intentional binding. In the same vein, Engbert, Wohlschläger, and Haggard (2008) showed that temporal binding not only relates movements with the effects they actually produce but also with effects they are expected to produce.

Though the present study focused on perceived relative timing between sensory changes, the intentional binding framework can quite effectively account for our data since we found that asynchrony between color and position changes when presented simultaneously reduced substantially when the visual events occur near the end of a reaching action. Whether action modifies (or recalibrates) the processing delay associated with each sensory attribute or the time window within which attributes changes are considered as simultaneous, or even shifts the whole sensory processing in time, are alternative interpretations for the effect of action in perceived relative timing of visual attributes, which remain to be more carefully investigated in the future (see however Wenke & Haggard, 2009). Whatever the nature of the effect of interacting physically with the target, the present data revealed, for the first time, that endogenous signals associated with the planning and execution of an intentional motor action and expected sensory consequences improve the perception of visual objects attributes changes.

The facilitating effect of producing an intentional action seems weakened, however, when considering cross-modal information. Indeed, asynchrony between color and finger-target contact and between position and finger-target contact showed a difference of 33.5 ms, a value close to the asynchrony observed in the

perceptual condition (37.9 ms). The same asynchrony was observed when performing the TOJ task in the absence of intentional action (27.7 ms). Though this remains to be properly investigated, a possible interpretation for this lack of asynchrony reduction in the cross-modal condition could be the absence of consistent time correspondence between visual and tactile sensory variation during intentional action, which might prevent the elaboration of reliable predicting mechanisms. This would explain why the asynchrony was reduced by an intentional action when comparing two pieces of object-related information instead of one piece of object-related and one of object-unrelated information. An alternative interpretation could be related to the sensory attenuation effect that has been reported for tactile information processing in the context of intentional action. Blakemore et al. (1999) reported indeed that self-produced tactile stimulation is generally perceived with a weaker intensity than when produced by an external cause. This attenuation effect is thought to facilitate the distinction between self- and externally generated sensory signals leading to the sense of agency (Bays, Flanagan, & Wolpert, 2005; Bays, Wolpert, & Flanagan, 2006). In the present study, a sensory tactile attenuation phenomenon may thus explain the lack of action effect on perceptual asynchrony between tactile and visual information.

In conclusion, the present study provides new insight into the effect of performing a voluntary action onto the perception of action consequences. In particular, we found that temporal constraints associated with the integration of sensory information of visual attributes are reduced when performing a reaching action compared to a simple perceptual task. Our results suggest then that the facilitation effect gained from performing an actual motor action on visual attributes processing seems to rely on the predictions carried by the internal signals associated with self-generated action and not cross-modal sensory calibration processes. It remains to test whether these effects can be generalized to other object-related attributes. Furthermore, testing temporal order judgments of visual attributes changes but with various time delays between action ending and sensory effects would represent a relevant paradigm for probing agency.

## Acknowledgments

The first (XC) and third (YC) authors were supported by the University Lille-Nord de France. The second author (JLM) was supported by Grant PSI2010-15867 from the Ministry of Science and Innovation of the Spanish government and an ICREA Academia Distinguished Professorship award.



Commercial relationships: none.  
 Corresponding author: Yann Coello.  
 Email: yann.coello@univ-lille3.fr.  
 Address: Research Unit on Cognitive and Affective Sciences, Université Charles De Gaulle, Gaulle-Lille3, 59653 Villeneuve d'Ascq, France.

## References

- Adams, W., & Mamassian, P. (2004). The effect of task and saliency on latencies for colour and motion processing. *Proceedings of the Royal Society of London, B*, 271, 139–146.
- Arnold, D. H., Clifford, C. W. G., & Wenderoth, P. (2001). Asynchronous processing in vision: color leads motion. *Current Biology*, 11, 596–600.
- Aschersleben, G. (2002). Temporal control of movements in sensorimotor synchronization. *Brain and Cognition*, 48(1), 66–79.
- Aymoz, C., & Viviani, P. (2004). Perceptual asynchronies for biological and non-biological visual events. *Vision Research*, 44(13), 1547–1563.
- Baldo, M. V. C., Cravo, A. M., & Haddad, H. (2007). The time of perception and other way around. *The Spanish Journal of Psychology*, 10(2), 258–265.
- Bartolo, A., Weisbecker, A., & Coello, Y. (2007). Linguistic and spatial information for action. *Behavioural Brain Research*, 184, 19–30.
- Bays, P. M., Flanagan, J. R., & Wolpert, D. M. (2006). Attenuation of self-generated tactile sensations is predictive, not postdictive. *PLoS Biology*, 4(2), e28.
- Bays, P. M., Wolpert, D. M., & Flanagan, J. R. (2005). Perception of the consequences of self-action is temporally tuned and event driven. *Current Biology*, 15(12), 1125–1128.
- Bedell, H. E., Chung, S. T. L., Ogmen, H., & Patel, S. S. (2003). Color and motion: Which is the tortoise and which is the hare? *Vision Research*, 43, 2403–2412.
- Billon, M., Semjen, A., Cole, J., & Gauthier, G. (1996). The role of sensory information in the production of periodic finger-tapping sequences. *Experimental Brain Research*, 110(1), 117–130.
- Blakemore, S.-J., Frith, C. D., & Wolpert, D. W. (1999). Spatiotemporal prediction modulates the perception of self-produced stimuli. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 11, 551–559.
- Brouwer, A.-M., Middelburg, T., Smeets, J. B. J., & Brenner, E. (2003). Hitting moving targets: A dissociation between the use of the target's speed and direction of motion. *Experimental Brain Research*, 152(3), 368–375.
- Buehner, M. J., & Humphreys, G. R. (2009). Causal binding of actions to their effects. *Psychological Science*, 20(10), 1221–1228.
- Cardoso-Leite, P., Gorea, A., & Mamassian, P. (2007). Temporal order judgment and simple reaction times: Evidence for a common processing system. *Journal of Vision*, 7(6):11, 1–14, <http://www.journalofvision.org/content/7/6/11>, doi:10.1167/7.6.11. [PubMed] [Article]
- Cravo, A. M., Claessens, P. M., & Baldo, M. V. (2011). The relation between action, predictability and temporal contiguity in temporal binding. *Acta Psychologica*, 136(1), 157–166.
- Desantis, A., Roussel, C., & Waszak, F. (2011). On the influence of causal beliefs on the feeling of agency. *Consciousness and Cognition*, 20(4), 1211–1220.
- Deubel, H., & Schneider, W. X. (1996). Saccade target selection and object recognition: Evidence for a common attentional mechanism. *Vision Research*, 36(12), 1827–1837.
- Efron, B., & Tibshirani, R. J. (1993). *An introduction to the bootstrap*. Oxford: Taylor & Francis.
- Engbert, K., Wohlschläger, A., & Haggard, P. (2008). Who is causing what? The sense of agency is relational and efferent-triggered. *Cognition*, 107(2), 693–704.
- Engel, A. K., & Singer, W. (2001). Temporal binding and the neural correlates of sensory awareness. *Trends in Cognitive Sciences*, 5(1), 16–25.
- Fougnie, D., & Marois, R. (2009). Attentive tracking disrupts feature binding in visual working memory. *Visual Cognition*, 17(1–2), 48–66.
- Fujisaki, W., Shimojo, S., Kashino, M., & Nishida, S. (2004). Recalibration of audiovisual simultaneity. *Nature Neuroscience*, 7(7), 773–778.
- Gallace, A., & Spence, C. (2008). The cognitive and neural correlates of “tactile consciousness”: A multisensory perspective. *Consciousness and Cognition*, 17(1), 370–407.
- Gauch, A., & Kerzel, D. (2008). Perceptual asynchronies between color and motion at the onset of motion and along the motion trajectory. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 70(6), 1092–1103.
- Gentilucci, M., Toni, I., Daprati, E., & Gangitano, M. (1997). Tactile input of the hand and the control of reaching to grasp movements. *Experimental Brain Research*, 114(1), 130–137.
- Gordon, A. M., & Soechting, J. F. (1995). Use of tactile afferent information in sequential finger move-

- ments. *Experimental Brain Research*, 107(2), 281–292.
- Grezes, J., Costes, N., & Decety, J. (1998). Top down effect of strategy on the perception of human biological motion: A pet investigation. *Cognitive Neuropsychology*, 15(6), 553–582.
- Haggard, P. (2005). Conscious intention and motor cognition. *Trends in Cognitive Sciences*, 9(6), 290–295.
- Haggard, P., & Clark, S. (2003). Intentional action: Conscious experience and neural prediction. *Consciousness and Cognition*, 12(4), 695–707.
- Haggard, P., Clark, S., & Kalogeras, J. (2002). Voluntary action and conscious awareness. *Nature Neuroscience*, 5(4), 382–385.
- Haggard, P., & Cole, J. (2007). Intention, attention and the temporal experience of action. *Consciousness and Cognition*, 16(2), 211–220.
- Hirsh, I. J., & Sherrick, C. E., Jr. (1961). Perceived order in different sense modalities. *Journal of Experimental Psychology*, 62, 423–432.
- Holcombe, A. O., & Cavanagh, P. (2008). Independent, synchronous access to color and motion features. *Cognition*, 107(2), 552–580.
- Jeannerod, M. (2006). *Motor cognition: What actions tell the self*. Oxford: University Press.
- Kahneman, D., Treisman, A., & Gibbs, B. J. (1992). The reviewing of object files: Object-specific integration of information. *Cognitive Psychology*, 24(2), 175–219.
- Keizer, A. W., Colzato, L. S., & Hommel, B. (2008). Integrating faces, houses, motion, and action: Spontaneous binding across ventral and dorsal processing streams. *Acta Psychologica*, 127(1), 177–185.
- König, P., & Engel, A. K. (1995). Correlated firing in sensory-motor systems. *Current Opinion in Neurobiology*, 5(4), 511–519.
- Linares, D., & López-Moliner, J. (2006). Perceptual asynchrony between color and motion with a single direction change. *Journal of Vision*, 6(9):10, 974–981, <http://www.journalofvision.org/content/6/9/10>, doi:10.1167/6.9.10. [PubMed] [Article]
- López-Moliner, J., & Linares, D. (2006). The flash-lag effect is reduced when the flash is perceived as a sensory consequence of our action. *Vision Research*, 46, 2122–2129.
- Maffei, V., Macaluso, E., Indovina, I., Orban, G., & Lacquaniti, F. (2010). Processing of targets in smooth or apparent motion along the vertical in the human brain: an fmri study. *Journal of Neurophysiology*, 103(1), 360–70.
- von der Malsburg, C. (1995). Binding in models of perception and brain function. *Current Opinion in Neurobiology*, 5(4), 520–526.
- Miller, J., & Schwarz, W. (2006). Dissociations between reaction times and temporal order judgments: A diffusion model approach. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 32(2), 394–412.
- Milner, A. D., & Goodale, M. A. (1995). *The visual brain in action*. Oxford: Oxford University Press.
- Milner, A. D., & Goodale, M. A. (2008). Two visual systems re-viewed. *Neuropsychologia*, 46(3), 774–785.
- Miyazaki, M., Yamamoto, S., Uchida, S., & Kitazawa, S. (2006). Bayesian calibration of simultaneity in tactile temporal order judgment. *Nature Neuroscience*, 9, 875–877.
- Moore, J., & Haggard, P. (2008). Awareness of action: Inference and prediction. *Consciousness and Cognition*, 17(1), 136–144.
- Morrone, M. C., Ross, J., & Burr, D. (2005). Saccadic eye movements cause compression of time as well as space. *Nature Neuroscience*, 8(7), 950–954.
- Moutoussis, K., & Zeki, S. (1997). A direct demonstration of perceptual asynchrony in vision. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 264(1380), 393–399.
- Nishida, S., & Johnston, A. (2002). Marker correspondence, not processing latency, determines temporal binding of visual attributes. *Current Biology*, 12, 359–368.
- Nowak, L. G., & Bullier, J. (1997). The timing of information transfer in the visual system. In J. H. Kaas, K. Rockland, & A. Peters (eds.), *Cerebral Cortex* (pp. 205–241). New York: Plenum Press.
- Op de Beeck, H. P., Haushofer, J., & Kanwisher, N. G. (2008). Interpreting fMRI data: Maps, modules and dimensions. *Nature Reviews Neuroscience*, 9(2), 123–135.
- O'Reilly, R. C., Busby, R., & Soto, R. (2003). Three forms of binding and their neural substrates: Alternatives to temporal synchrony. In A. Cleeremans (ed.), *The unity of consciousness*. Oxford: University Press.
- Pisella, L., Arzi, M., & Rossetti, Y. (1998). The timing of color and location processing in the motor context. *Experimental Brain Research*, 121(3), 270–276.
- Pisella, L., Sergio, L., Blangero, A., Torchin, H.,

- Vighetto, A., & Rossetti, Y. (2009). Optic ataxia and the function of the dorsal stream: Contributions to perception and action. *Neuropsychologia*, *47*(14), 3033–3044.
- Posner, M. I., & Dehaene, S. (1994). Attentional networks. *Trends in Neuroscience*, *17*, 75–79.
- Rabin, E., & Gordon, A. (2004). Tactile feedback contributes to consistency of finger movements during typing. *Experimental Brain Research*, *155*(3), 362–369.
- Rizzolatti, G., & Craighero, L. (1998). Spatial attention: mechanisms and theories. In M. Sabourin, F. Craik, & M. Robert (Eds.), *Advances in psychological science: Biological and cognitive aspects 2* (pp. 171–198). East Sussex, UK: Psychology Press.
- Roskies, A. L. (1999). The binding problem. *Neuron*, *24*(1), 7–9.
- Rossetti, Y., Koga, K., & Mano, T. (1993). Prismatic displacement of vision induces transient changes in the timing of eye-hand coordination. *Perception & Psychophysics*, *54*(3), 355–364.
- Schmidt, T. (2009). Perception: The binding problem and the coherence of perception. In W. P. Banks, (Ed.), *Encyclopedia of consciousness* (pp. 147–158). Oxford: Academic Press.
- Sereno, S. C., & Rayner, K. (2003). Measuring word recognition in reading: Eye movements and event-related potentials. *Trends in Cognitive Sciences*, *7*(11), 489–493.
- Shergill, S., Bays, P. M., Frith, C. D., & Wolpert, D. M. (2003). Two eyes for an eye: The neuroscience of force escalation. *Science*, *301*(5630), 187.
- Singer, W., & Gray, C. M. (1995). Visual feature integration and the temporal correlation hypothesis. *Annual Review of Neuroscience*, *18*, 555–586.
- Stenneken, P. (2006). Asynchrony of processes as an underlying factor in dyslexia? [Review of the book *Fluency in reading*]. *Synchronization of Processes*, LINGUIST List 17.2188.
- Stetson, C., Cui, X., Montague, P. R., & Eagleman, D. M. (2006). Motor-sensory recalibration leads to an illusory reversal of action and sensation. *Neuron*, *51*(5), 651–659.
- Tanaka, Y., & Shimojo, S. (1996). Location vs feature: Reaction time reveals dissociation between two visual functions. *Vision Research*, *36*(14), 2125–2140.
- Tanné, J., Boussaoud, D., Boyer-Zeller, N., & Rouiller, E. M. (1995). Direct visual pathways for reaching movements in the macaque monkey. *Neuroreport*, *7*(1), 267–272.
- Treisman, A. (1999). Solutions to the binding problem: Progress through controversy and convergence. *Neuron*, *24*(1), 105–125.
- Treisman, A. M., & Gelade, G. (1980). A feature-integration theory of attention. *Cognitive Psychology*, *12*(1), 97–136.
- Viviani, P., & Aymoz, C. (2001). Colour, form, and movement are not perceived simultaneously. *Vision Research*, *41*(22), 2909–2918.
- Vroomen, J., Keetels, M., de Gelder, B., & Bertelson, P. (2004). Recalibration of temporal order perception by exposure to audio-visual asynchrony. *Cognitive Brain Research*, *22*(1), 32–35.
- Wenke, D., & Haggard, P. (2009). How voluntary actions modulate time perception. *Experimental Brain Research*, *196*, 311–318.
- Whitney, D. (2009). Neuroscience: Toward unbinding the binding problem. *Current Biology*, *19*(6), R251–R253.
- Wohlschläger, A., Engbert, K., & Haggard, P. (2003). Intentionality as a constituting condition for the own self and other selves. *Consciousness and Cognition*, *12*(4), 708–716.
- Wolfe, J. M., & Cave, K. R. (1999). The psychophysical evidence for a binding problem in human vision. *Neuron*, *24*(1), 11–17.
- Wolpert, D. M., Ghahramani, Z., & Jordan, M. I. (1995). An internal model for sensorimotor integration. *Science*, *269*, 1880–1882.
- Yarrow, K., Haggard, P., Heal, R., Brown, P., & Rothwell, J. C. (2001). Illusory perceptions of space and time preserve cross-saccadic perceptual continuity. *Nature*, *414*, 302–305.

#### **4. Etude 3 : Rôle de l'apprentissage de nouvelles contingences sensori-motrices sur le liage sensoriel par l'action**

**Article :** Corveleyn, X., López-Moliner, J., & Coello, Y., Sensorimotor adaptation modifies action effect on sensory binding. (*submitted*)

Le liage sensoriel par l'action a été mis en évidence lors des deux études précédentes et montrent que l'action motrice et les signaux endogènes associés contribuent à la réduction de l'asynchronie perceptive. Le but de l'étude 3 était de vérifier que les propriétés des prédictions sensorielles, associées aux modèles internes, influençaient le liage sensoriel par l'action. Ces propriétés étaient (1) la nécessité de maintenir une contiguïté temporelle entre la fin de l'action motrice et les changements environnementaux et (2) la sensibilité à l'apprentissage de nouvelles contingences sensori-motrices.

Dans une première expérience un décalage temporel (i. e. 250 ou 500ms) a été introduit entre la fin de l'action motrice et l'occurrence des changements visuels afin de tester le liage sensoriel par l'action quand la contiguïté temporelle entre la fin de l'action motrice et l'occurrence des changements n'est pas respectée. Les résultats ont montré une réduction de l'asynchronie (PSS = -25,5 ms) lorsque les changements survenaient 250 ±200 ms après la fin de l'action motrice (PSS = -0,6 ms). Une asynchronie, similaire à celle observée dans une tâche purement perceptive (PSS = -31,7 ms), est obtenue dans la tâche où les changements survenaient 500 ±200 ms après la fin de l'action motrice (PSS = -35,7 ms). Ces résultats vont dans le sens d'un liage sensoriel par l'action sous-tendu par les modèles internes. L'idée défendue est que la non concordance temporelle, entre les conséquences sensorielles prédites par les modèles internes et les changements perceptifs réels survenant dans l'environnement, annule l'effet de l'action motrice sur le liage sensoriel.

En se basant sur ces résultats, une seconde expérience a eu pour but de vérifier la possibilité de modifier le liage sensoriel par l'action lors d'une session d'apprentissage



modulant la contiguïté temporelle entre la fin de l'action motrice et les changements de couleur et de position. Pour se faire, des essais "apprentissage" (60%), où la couleur et la position changeaient de manière synchrone 1000 ms après la fin de l'action, ont été mis en place. Le but était de générer un apprentissage de nouvelles relations temporelles entre la fin de l'action motrice et les événements sensoriels (Stetson et al., 2006). Ces essais apprentissages ont été associés à des essais tests (40%) où les changements de couleur et de position survenaient dans une fenêtre temporelle de 1000 ms  $\pm$ 200 ms après la fin de l'action motrice. Les résultats ont montré que le liage sensoriel par l'action est retrouvé chez les participants ayant réalisé des essais apprentissages (PSS = -3 ms). Il est donc possible de modifier la contiguïté temporelle, qui doit être présente entre la fin de l'action motrice et l'occurrence des changements perceptifs, et observer le liage sensoriel par l'action pour des intervalle de temps supérieur à 250ms au moins et jusqu'à 1 seconde. Cette modification de la contiguïté temporelle nécessite l'apprentissage de nouvelles contingences sensori-motrices, modifiant les caractéristiques spatio-temporelles des liens perception/action au sein des modèles internes.

## **Sensorimotor adaptation modifies action effect on sensory binding**

Xavier Corveleyn<sup>1</sup>, Joan Lopez-Moliner<sup>2</sup> & Yann Coello<sup>1</sup>

1. Research Unit on Cognitive and Affective Sciences (URECA), Université Lille de France UDL3, Villeneuve d'Ascq, France

2. Grup Visió I Control de l'Acció, and Institute for Brain Cognition and Behavior (IR3C), Universitat de Barcelona, Catalonia, Spain

Corresponding author: Yann Coello (yann.coello@univ-lille3.fr)

Running title: Sensorimotor adaptation and sensory binding

*Keywords:* Vision, Sensory Binding, Temporal order judgment, Motor action, sensorimotor adaptation.

Mailing Address:

Pr. Yann Coello

Cognitive and Affective Sciences Research Unit

Université Charles de Gaulle–Lille3

B.P. 60149

59653 Villeneuve d'Ascq Cedex, France

Tel: +33-3-20-41-64-46

Fax: +33-3-20-41-60-32

Email: yann.coello@univ-lille3.fr

## **Abstract**

Previous studies have shown that performing a voluntary motor action towards a visual stimulus reduces the perceptual temporal asynchrony observed when judging the temporal order of the variations of its position and colour (Xavier Corveleyn et al., 2012). In the present study, we examined the temporal limits of this reduction (i.e. the maximum interval between action and sensory consequences for the effect to happen) and whether this interval can be changed by sensorimotor adaptation. In experiment 1, participants performed a temporal order judgment task consisting in judging which of the position or the colour of a visual stimulus changed first, while performing a concurrent motor task (motor condition) or not (perceptual condition). The reference-attribute (colour or position) change occurred 250 ms or 500 ms following the end of the action or the presentation of a sound, while the test-attribute (position or colour) change occurred randomly within an interval of  $\pm 200$ ms according to the reference-attribute change. Statistical analysis of the point of subjective simultaneity (PSS) revealed that performing a voluntary action reduced the temporal asynchrony observed in the perceptual task, but only in the 250 ms delay condition. In experiment 2, the reference-attribute change occurred one second after movement end-point or after a tone and the test-attribute change occurred either simultaneously (new sensorimotor contingencies, 60% of the trials) or within a time-window of  $\pm 200$ ms (40% of the trials) according to the reference-attribute. PSS revealed that temporal asynchrony reduced in the motor condition, but only after having experienced the new sensorimotor contingencies. Considered together, these data indicate that voluntary action influences the binding of perceptual attributes for a period of less than 500 ms after the end of the action. Sensorimotor adaptation can nonetheless extend this interval time, at least up to one second.

## **Introduction**

Perceptual coherence depends on the identification and combination of various attributes (position, colour, shape) of objects in the surroundings as well as the real time processing of attributes variations as a function of the continually changing luminous and behavioural context. In regard to the visual system, one perspective is that of a multi-channels neurophysiological network supporting the processing of identification-related objects' features through a ventral pathway and the processing of action-related objects' features through a dorsal pathway (Goodale & Milner, 1992; Milner & Goodale, 2008). Latencies in processing visual information within the dorsal and the ventral pathways were however found to differ. A faster access to information in the dorsal (around 40–80 ms within the parietal areas) than in the ventral pathway (around 100–150 ms within the temporal areas, Tanné, Boussaoud, Boyer-Zeller, & Rouiller, 1995) was reported, resulting mainly from whether these visual pathways are fed with heavily myelinated, fast conducting magnocellular fibres or parvocellular fibres characterised by a slower transfer of information (Nowak & Bullier, 1997). In connection with these differential neural delays within the visual system, psychophysical experiments have shown that the time required for perceiving small variations of a visual stimulus depends on the attribute considered. Using a visuo-manual adaptation paradigm, Pisella, Arzi, & Rossetti (1998) showed, for instance, that detecting the variation of the colour of a visual stimulus required an additional 80 ms compared to the detection of a change of its position. As a consequence of these delays, temporal asynchronies have been observed when probing the perceptual detection of concomitant visual attributes changes using a temporal order judgments paradigm (Corveleyn et al., 2012; Tanaka & Shimojo, 1996). Corveleyn et al. (2012), for instance, showed that the synchronous change of the colour and position of a visual stimulus resulted in the perception that colour change lags the



perception of position change by about 38ms, in agreement with the neural delays associated with the different visual pathways specialised in colour and position processing.

Perceptual asynchronies in the parallel processing of different visual attributes naturally raises the problem of their integration, to get a unitary percept of visual stimuli (Malsburg, 1995; Roskies, 1999; Schmidt, 2009; Treisman, 1999). Though this remains yet an open issue, several mechanisms have been proposed in the past to account for perceptual coherence, focusing either on temporal synchronization of neural activities using neural oscillations (König & Engel, 1995; Malsburg, 1995; Singer & Gray, 1995; Engel & Singer, 2001), or persistent patterns of weight strengths between neural units, as binding mechanism (Reilly, Busby, & Soto, 2001). At the functional level, theories of perceptual coherence have mainly focused on memory (Fougnie & Marois, 2009; Keizer et al., 2008), attention (Kahneman, Treisman, & Gibbs, 1992; Treisman & Gelade, 1980), and time perception (Wenke & Haggard, 2009) mechanisms. Although the neural architecture or cognitive factors may play some role in the binding process, other authors have suggested that autonomous neural endogenous activity within the brain could also contribute to the binding of sensory events. According to this framework, producing an intentional mental event may provide a time marker that would help combining subsequent noticed sensory events associated with a particular intentional state. Voluntary motor action represents a particular instance of intentional event. In line with this, by contrasting a passive and an active condition Haggard, Clark, & Kalogeras (2002) showed that performing a voluntary motor action influences the perception of the sensory event temporally associated with that action. In particular, the perception of a sound occurring after having pressed a key with the forefinger was shifted 46 ms earlier in time compared to when it was perceived with no requirement for any motor response. Interpreted within the framework of intentional binding, this perceptual shift of temporal event underlined for the authors the contribution of "predictive models of motor

control in constructing conscious experience of action" (Haggard & Clark, 2003, pp. 705). It is indeed well acknowledged that voluntary actions require predictive mechanisms so that sensory consequences of acting can be anticipated and used to evaluate action feasibility (Jeannerod, 2006), guide actual motor performance (Wolpert, Ghahramani, & Jordan, 1995) and contribute to conscious phenomenology (Cleeremans, 2008). Within this context, predictive mechanisms are thought to influence the temporal perception of sensory and motor events (Haggard et al., 2002; Stetson et al., 2006; Wenke & Haggard, 2009), so that action production and resulting effects in the environment can be bound contributing then to the sense of agency.

Consequently, the perception of different object attributes is expected to be influenced by whether or not these attributes vary in relation to voluntary motor action, in particular when these attributes are processed with different latencies (Nowak & Bullier, 1997). Aymoz & Viviani (2004) were the first to show that when the attributes of a visual object (colour and position) changes at the time a virtual hand grasped the object, the perceptual asynchrony usually observed between these two changes reduced significantly. However, the asynchrony persisted when the change of colour and position of the visual object resulted from a contact with a non-biological object such as rectangle instead of a virtual hand. This finding was later generalised by Corveleyn, Lopez-Moliner & Coello (2012) to actual motor production whereby variation of objects attributes were triggered. In this study, the temporal asynchrony observed in a TOJ task when processing the position and colour changes of a visual stimulus was no longer present when the same changes occurred at the vicinity of the end-point of a manual reaching action. Interestingly, position and colour changes were presented within the interval of  $\pm 300$  ms according to movement end-point, which suggests that the reduction of perceptual asynchrony in TOJ task are observed even when the visual changes do not strictly coincide with movement end-point. However, the temporal constraints associated to the effect

of voluntary action on perceptual asynchrony have not been fully investigated so far. In this regard, Corveleyn & Coello (submitted) have shown that when visual changes occur during movement execution, i.e. when the hand reached 50% of the trajectory, no effect of voluntary action on the perceptual asynchrony between colour and position changes was observed. Thus, assuming that motor predictive models contribute to intentional binding of visual attributes in the context of manual reaching action (Moore & Obhi, 2012), it appears that these models are more related to the expected effect in the environment than the dynamical aspects of the action (see also Corveleyn, Lopez-Moliner & Coello, 2012). As a consequence of predictive motor mechanisms, sensory neural timing mechanism would be modulated by the action in order to facilitate the processing and integration of sensory signals close to the end of the action (Wenke & Haggard, 2009).

Predictive models usually are acquired as a consequence of the consistent temporal contiguity observed between motor intention, action production and sensory consequences (Haggard et al., 2002). However, context-dependent inconstant delays between sensory and motor components of voluntary action may also exist, implying the necessity to update predictive models (Blakemore et al., 2000; Flanagan & Wing, 1997; Guenther & Barreca, 1997; Jordan & Rumelhart, 1992; Wolpert & Miall, 1996; Yarrow, Haggard, Heal, Brown, & Rothwell, 2001), in order to preserve the perception of events causality (Stetson et al., 2006) and agency (Haggard et al., 2002). Concerning this issue, Stetson et al. (2006) analysed the effect of introducing a delay between action execution and resulting effect in the environments (a visual flash). By manipulating the temporal gap separating the action from the visual stimulation (gap of 100 ms), they reported that a visual flash occurring just after the key press was perceived as occurring before the key press after the adaptation to a 100 ms injected delay was achieved. This result is important as it shows that the plasticity within the neural system can adapt the binding between action and sensory effects to various time

constraints. However, adaptation to variations of the gap separating motor execution and sensory effects seems constrained by temporal limitation as it was found to decrease when the injected delay was above 500 ms (Haggard et al., 2002; Stetson et al., 2006).

Within this theoretical and empirical context, the aim of the present study was twofold. First, we wish to establish whether the reduction of temporal asynchrony due to the execution of a voluntary action, when processing two visual attributes changes (position and colour), was still observed when those changes occurred at different time intervals, namely 250 ms or 500 ms after movement completion. The second aim of the present study was to assess whether the effect of action on temporal asynchrony was modulated by the presence of new sensorimotor contingencies. A particular feature of predictive models, which bear these effects of binding by action, is indeed their sensitivity to learning and to the modification of sensorimotor contingencies (Blakemore et al., 2000; Flanagan & Wing, 1997; Guenther & Barreca, 1997; Jordan & Rumelhart, 1992; Miall & Wolpert, 1996; Wolpert, 1997). We thus modified sensorimotor contingencies through a series of hand-to-target reaching movements where visual changes occurred synchronously (60% of the trials) after a delay of one second following movement completion. In this situation, perceptual asynchrony in TOJ task was expected to be immune to the effect of action before but not after the adaptation to new sensorimotor contingencies period.

## **Experiment 1**

In experiment 1, we tested the effect of motor action on perceived relative timing between position and colour visual changes when these changes occurred asynchronously 250 ms or 500 ms on average after the completion of the reaching movement.

### **Method**

#### *Participants*

Twenty participants (13 females) aged between 19 and 30 years (mean age: 21 years  $\pm$  2.81 years) participated to the experiments. None of them reported any sensory or motor deficits and all had normal or corrected-to-normal vision. They were recruited as volunteers after having provided their informed consent and were all naïve as to the purpose of the experiment.

#### *Stimuli and apparatus*

Participants sat in a dimly lighted room in front of a 22" CRT computer screen (Mitsubishi Diamond Pro 2070 SB, spatial resolution: 1024\*768 pixels, sampling rate: 100 Hz) at a viewing distance of 30 cm. A response box was positioned on the table close to the body so that the participant could easily provide a response by pressing one of the two buttons. A custom software using Delphi routines was used to control the sequence of displayed images and to register the position of an ultra-sonic marker for which the (x, y, z) coordinates were provided by a 3D motion capture system (Zebris Medical GmbH, Isny, temporal resolution: 100 Hz, spatial resolution: 0.5 mm). The ultra-sonic marker was placed on the participant's right forefinger and was used to trigger every trial and to change the image on the computer screen depending on its location in space. Each image contained on the lower part of the screen a starting location for the right forefinger (white circle, diameter: 0.5 cm)

and a target on the upper part of the screen (red circle, diameter: one cm) distant by 24 cm. In each trial, the colour and position of the target changed according to a predefined temporal sequence (perceptual condition), or according to the position of the right forefinger during action (motor condition). Position change corresponded to a sudden one cm displacement of the target upwards. Colour change corresponded to a sudden change from red (CIE x: 0.413, y: 0.213, z: 0.019) to green (CIE x: 0.358, y: 0.715, z: 0.119). The stimuli were isoluminant (18.8 cd/m<sup>2</sup>).

### *Procedure*

The task for the participants was to perform a temporal order judgement task about the colour and position changes of a visual target in a perceptual and motor condition (block trials). One of the visual changes (colour or position, reference target attribute) occurred consistently 250 ms (Group 250, N=10) or 500 ms (Group 500, N=10) after a tone (perceptual condition) or the end of the reaching movement (motor condition). The other visual change (colour or position, test target attribute) occurred between  $\pm 200$  ms according to the reference target attribute change, by steps of 50 ms (resulting thus in 9 possible SOAs).

In each trial, the first event corresponded to the appearance of the target on the screen. Then, participants positioned their right forefinger on the starting location and a first auditory tone was provided between a random period of 500 ms to 1000 ms. In the perceptual condition, a second tone occurs 700 ms later and the reference target attribute (position or colour) changed following a delay of 250 ms (or 500 ms) after the tone. In the motor condition, following the first tone, the participants had to reach manually the target in about 700 ms (participants were familiarised with this movement duration before the experiment, see also Corveleyn et al. 2012) and the reference target attribute (position or colour) change occurred 250 or 500 ms after finger-target contact. The test target attribute (colour or position)

change occurred in the  $\pm 200$  ms interval according to the change of the reference target attribute, Target attribute change was selected according to a pseudo-random order, with each of the 9 SOA being presented 6 times for a total of 54 trials. In each condition, the task for the participants was to indicate which attribute (position or colour) changed first using one of the two buttons of the response box (2-AFC paradigm).

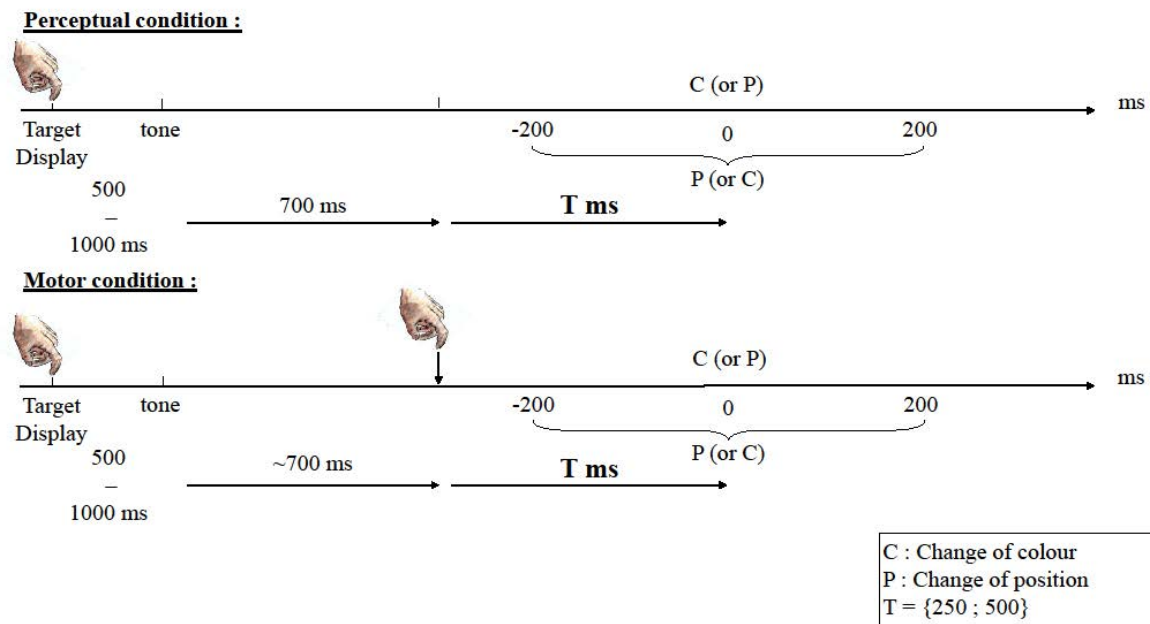


Figure 1. Time sequences of reference attribute (colour or position) and test attribute (colour or position) change in the perceptual and motor conditions. The change of test attribute could occur within the time window of  $\pm 200$  ms according to the occurrence of the change of the reference attribute. Reference attribute change occurred at +250 ms or +500 ms according to a sound (perceptual condition) or reaching movement end-point (motor condition).

### Data analysis

In each condition, the set of data for each participant represented a distribution of the proportion of trials in which the test attribute change was perceived later than the reference attribute change. Depending on the trial, the reference attribute could be either position or colour. For the sake of simplifying graphical presentation, we normalized the responses and used position change as a reference (0 value). We thus plotted the proportion of time that

position was perceived to change before colour change irrespective of the locked attribute. We applied this procedure to the perceptual and motor condition. Data were pooled over participants and the parameters (mean and deviation) of a cumulative Gaussian were estimated using maximum likelihood procedure. The point of subjective simultaneity (PSS) corresponded to the mean of the distribution, which served as a measure of the perceptual asynchrony between colour and position changes, and the standard deviation of the data estimated from the cumulative Gaussian denoted the perceptual sensitivity. If the changes were perceived synchronously when occurring simultaneously, the distribution would be centred on the 0 value. In the two conditions, a positive PSS value (curve shifted to the right) would denote that position change should occur before colour change to perceive synchronous changes (i.e. processing of position lagging processing of colour) and a negative PSS value would imply the opposite. We used parametric bootstrap (Efron, Tibshirani, & Tibshirani, 1993) to obtain the 95% confidence intervals (CI) of the two parameters of the cumulative Gaussian functions after running 2000 simulations.

## **Result**

### *Temporal order judgment of colour and position change*

When the tone (perceptual condition) and the visual changes (position and colour) were separate by 250 ms, we found a mean PSS of -25.5 ms (95% CI [-34.8; -16.3]). When they were separate by 500 ms, we found a mean PSS of -31.7 ms (95% CI [-40.7; -22.8]). In both conditions, colour must then change before position in order to consider the changes as occurring in synchrony, and the two conditions did not differ as suggested by the overlapping CI (see Figure 2). When the end of the reaching movement (motor condition) and the visual changes (position and colour) were separate by 250 ms, we found a mean PSS of -0.6 ms (95% CI [-8.5; 9.6]). When they were separate by 500 ms, we found a mean PSS of -35.7 ms



(95% CI [-45.5; -25.7]), these two values being statistically different as suggested by the non-overlapping CI.

In the 250 ms delay condition, the SD of the data estimated from the cumulative Gaussian functions were not statistically different in the perceptual (SD=69.6 ms, 95% CI [59.3; 78.5]) and motor (SD=83.1 ms, 95% CI [71.5; 93.0]) conditions, as revealed by the overlapping 95% CI. Likewise, in the 500 ms delay condition, the SD of the data were not statistically different in the perceptual (SD=64.6 ms, 95% CI [52.2; 75.7]) and motor (SD=82.2 ms, 95% CI [69.6; 93.9]) conditions, as shown by the overlapping 95% CI. This indicates that the motor action did not make the task more difficult, and is consistent with the fact that participants judged the same sensory information in the motor condition as in the perceptual one.

To sum up, these results indicate that time processing for detecting position change was shorter than time processing for detecting colour change, leading to the perception of asynchrony when both changes occurred simultaneously after a delay of 250 ms or 500 ms in the perceptual condition. By contrast, this asynchrony substantially reduced when colour and position changes resulted from a motor action ending 250 ms earlier, but not when the visual changes resulted from a motor action ending 500 ms earlier.

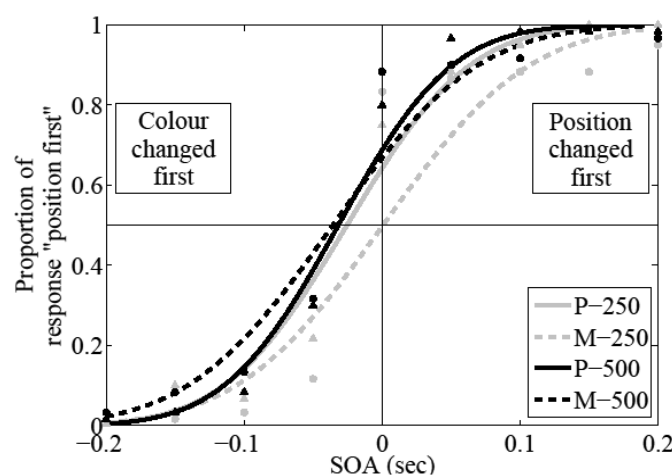


Figure 2. Perceptual (triangle and plain line) and Motor (circle and dashed line) condition in the 250 ms (grey) and 500 ms (black) temporal gap condition.

## **Experiment 2**

In experiment 2, we introduced new sensorimotor contingencies through a series of hand-to-target reaching movements where visual changes occurred synchronously (60% of the trials) after a delay of one second following movement completion. We tested the perceived relative timing of position and colour visual changes through a temporal order judgment task performed before and after the period of adaptation to new sensorimotor contingencies.

### **Method**

#### *Participants*

Twenty participants (17 females) aged between 19 and 45 years (mean age: 25.2 years  $\pm$  6.1 years) participated in this second experiment. None of them reported any sensory or motor deficits and all had normal or corrected-to-normal vision. They were recruited as volunteers after having provided their informed consent and were all naïve as to the purpose of the experiment. None of them participated in experiment 1.

#### *Stimuli, apparatus, procedure and data analysis*

Stimuli, apparatus, procedure and data analysis were similar as in Experiment 1, excepted for the following details. Temporal order judgments of colour and position changes were provided in pre-adaptation and adaptation sessions in the perceptual and motor conditions.

In the pre-adaptation session, participants positioned their right forefinger at the starting location on the screen and an auditory tone was provided between 500 and 1000 ms after the right forefinger reached the starting location indicating the beginning of the trial. In the perceptual condition, a second tone occurred 700 ms later and the reference target attribute

(position or colour) changed following a delay of 1000 ms after this second tone. In the motor condition, following the first tone, the participants reached manually the target in about 700 ms (see experiment 1) and the reference target attribute (position or colour) change occurred 1000 ms after finger-target contact. In the motor and perceptual conditions, the test target attribute (colour or position) change occurred within an interval of  $\pm 200$  ms according to the change of the reference target attribute. The occurrence of the test target attribute change was selected according to a pseudo-random order, with each of the 9 SOA being presented 6 times for a total of 54 trials. In each condition, the task for the participants was to indicate which attribute (position or colour) changed first using one of the two buttons available on the response box (2-AFC paradigm).

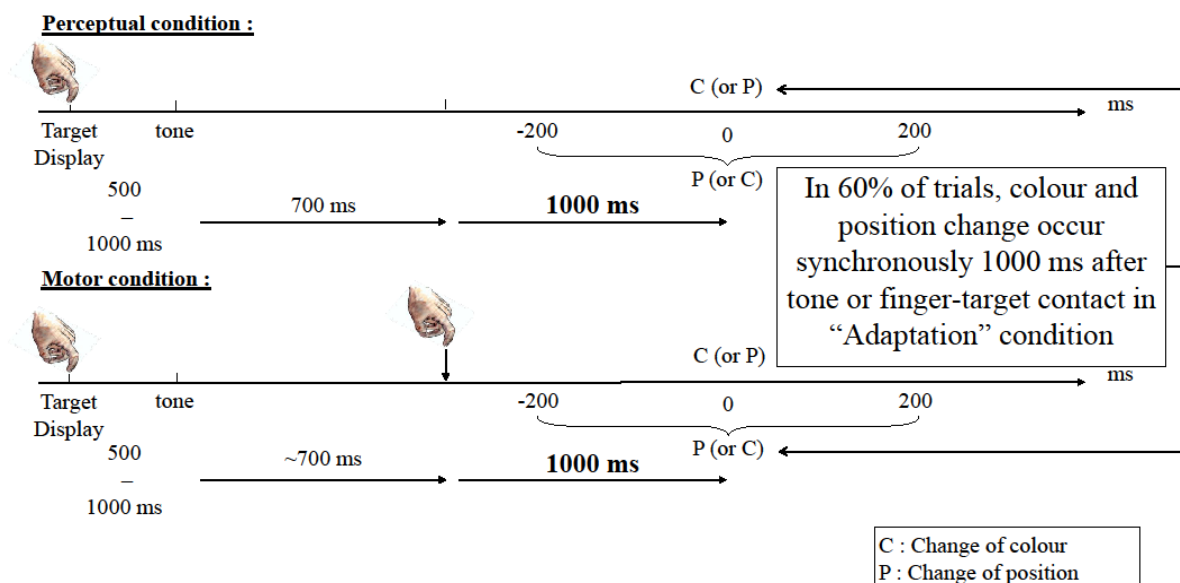


Figure 3. Time sequences of reference attribute (colour or position) and test attribute (colour or position) change in the perceptual and motor conditions. The change of test attribute could occur within the time window of  $\pm 200$  ms according to the occurrence of the change of reference attribute (100% of the trials session 1, 40% of the trials session 2) or in synchrony (60% of the trials session 2). Reference attribute change occurred at 1000 ms according to a sound (perceptual condition) or reaching movement end-point (motor condition).

In the adaptation session (perceptual and motor conditions), the experimental design was the same except that the 54 trials in which the test target attribute (colour or position) change occurred in the interval of  $\pm 200$  ms according to the change of the reference target attribute were randomly intertwined with 81 trials in which the visual attributes changes occurred simultaneously (new sensorimotor contingencies). Participants performed then 135 trials in which visual attributes changes occurred simultaneously 1000 ms after a tone in the perceptual condition or after movement end-point in the motor condition in 60% of the trials, or asynchronously (interval of  $\pm 200$  ms) in the remaining 40% of the trials. This experimental design is known to produce recalibration of perceived relationship between action and sensory effects (Stetson et al., 2006). In the adaptation session, the PSS and SD were calculated on the 40% asynchronous trials only.

To avoid any interaction effect of adaptation procedure between the tested conditions, ten participants performed the perceptual condition (pre-adaptation and adaptation sessions) and ten other participants performed the motor condition (pre-adaptation and adaptation sessions). In each condition, the task for the participants was to indicate which attribute (position or colour) changed first using one of the two buttons available on the response box (2-AFC paradigm).

Concerning data analysis, as in experiment 1, data were pooled over participants in each condition and the point of subjective simultaneity (PSS) and standard deviation were estimated from cumulative Gaussian functions using maximum likelihood procedure. Parametric bootstrap (Efron et al., 1993) was used to obtain the 95% confidence intervals of the two parameters of the cumulative Gaussian functions after running 2000 simulations.

## Result

### *Temporal order judgment of colour and position change in the perceptual condition*

When comparing TOJ of colour and position changes in the perceptual condition, we found a mean PSS of -31.4 ms (95% CI [-38.9; -24.3]) in the pre-adaptation session, indicating that colour must change before position in order to perceive both changes in synchrony (see Figure 4). This asynchrony was not affected by the presence of new sensorimotor contingencies. Indeed, we found in the adaptation session a mean PSS of -29.7 ms (95% CI [-35.7; -22.7]). The same observation was made concerning SD, which was not affected by the presence of new sensorimotor contingencies (pre-adaptation session: SD=48.1 ms, 95% CI [34.3; 58.7]; adaptation session: SD=39.7, 95% CI [29.7; 47.2]). Considered together, these results confirm that, in the perceptual condition, the required time processing for detecting position change was shorter than the required time processing for detecting colour change, leading to the perception of asynchrony when both changes occurred simultaneously. Furthermore, they highlight that modifying consistently the temporal delay between an external event (tone) and two visual changes had no effect on perceptual asynchrony.

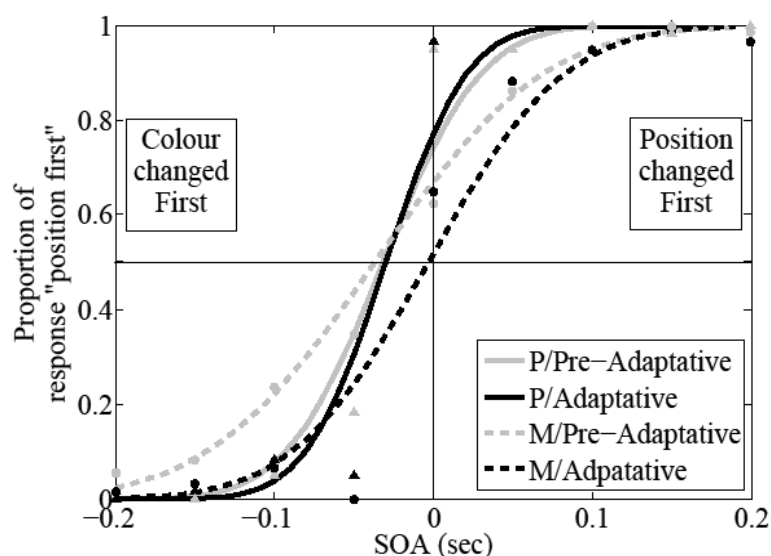


Figure 4. Perceptual (triangle and plain line) and Motor (circle and dashed line) condition in pre-adaptation (grey) and adaptation (black) conditions.

### *Temporal order judgment of colour and position change in the motor condition*

When comparing TOJ of colour and position changes in the motor condition, we found a mean PSS of -36.5 ms (95% CI [-45.9; -27.1]) in the pre-adaptation session. This asynchrony was however affected by the presence of new sensorimotor contingencies. Indeed, we found in the adaptation session a mean PSS of -3 ms (95% CI [-11.7; 5.5]). 95% CI indicated that this value was not different from zero, suggesting that the physical asynchrony observed in the pre- adaptation session virtually disappeared in the adaptation session. As a consequence, the PSS obtained in the adaptation session of the motor condition was significantly different from the PSS obtained in the pre-adaptation and adaptation sessions in the perceptual condition (as indicated by the 95% CI obtained in the perceptual condition, see Figure 2). Opposite conclusion was drawn relative to the PSS obtained in the pre-adaptation session in the motor condition, which was not significantly different from the PSS obtained in the pre-adaptation and adaptation sessions in the perceptual condition.

Concerning SD, no difference was obtained in the pre- adaptation (SD=83.1 ms, 95% CI [73.4; 92.8]) and the adaptation (SD=67.3 ms, 95% CI [54.4; 78.1]) sessions. Furthermore, these SD did not differ from those obtained in the perceptual condition (as indicated by the 95% CI obtained in the perceptual condition). This indicates that the adaptation session did not make the perceptual or motor task more difficult.

To summarise, when perceptual changes occur 1000 ms after the end of a voluntary motor action, no effect of motor action was noticed on the perceived relative timing between position and colour visual changes. The same asynchrony as in the perceptual condition was observed. However, following the adaptation to new sensorimotor contingencies, i.e. the injection of a constant delay between action execution and visual events, the temporal

asynchrony observed in the pre-adaptation session virtually disappeared showing that motor action modified the perceived relative timing between position and colour visual changes.

## **Discussion**

The aim of the present study was to evaluate the temporal window within which perceived relative timing between position and colour changes of a visual stimulus is affected by voluntary motor action. An additional aim was to assess whether the adaptation to new sensorimotor contingencies modified the temporal window within which perceived relative timing between position and colour changes of a visual stimulus is affected by voluntary motor action.

In experiments 1, we demonstrated that when the end of a motor action and resulting sensory event are separate by only 250 ms, the perceptual asynchronies, usually observed in temporal order judgment of color and position, virtually disappear. This finding confirms previous studies that have shown that sensory information processing, in particular the relative timing between position and colour changes of a visual stimulus, is affected by voluntary motor action when the changes occur close to movement end-point (Corveleyn et al., 2012; Haggard, 2005; Moore & Obhi, 2012; Stetson et al., 2006; Wenke & Haggard, 2009). By contrast, the effect of motor action on perceptual asynchrony was not observed when the end of the motor action and resulting sensory events are separate by 500 ms or more, indicating a temporal limit for obtaining the effect of voluntary motor action on perceived relative timing between the changes of visual attributes. These results confirmed that the effect of action on perception is limited in time (Blakemore, Frith, & Wolpert, 1999; Corveleyn & Coello, submitted ; Haggard et al., 2002; Stetson et al., 2006). They are also in line with previous work, for instance that performed by Blakemore et al., (2000), who showed that tickliness rating is maximal when delay between voluntary motor action and sensory

consequences is around 300 ms. They linked their findings to internal forward models used to anticipate sensory consequences of forthcoming voluntary actions. Sensorimotor anticipative processes are thought to constrain the time required to perceive actual sensory events as a consequence of self-motor production and to contribute to sensory binding. In line with this, Corveleyn and Coello (submitted) showed that the effect of voluntary actions on sensory binding occurs for visual attributes changes that occur close to movement end-point, but not when they occur on-line during the on-going action. Considered together, previous data and the present findings indicate that sensory binding resulting from anticipative processes is at work during the few first hundreds of milliseconds following the end of a voluntary action.

The important finding in the present study is that the temporal window associated with sensory binding by action can be modified in the context of new sensorimotor contingencies. Indeed in experiments 2, TOJ revealed that a reduction of perceptual asynchrony was achieved despite the fact that sensory events occur 1000 ms following the execution of the movement. However, sensory binding by action in this context was observed providing that participants were initially submitted to new sensorimotor contingencies for a sufficient period of time. In the present study, participants performed 81 trials (60% of the reaching movement series) where visual attributes (colour and position) changed in synchrony and consistently 1000 ms after movement ending. In relation with previous studies that have used a similar adaptation paradigm (Stetson et al., 2006), this indicates that visual consequences attributed to motor action can be recalibrated rapidly during motor practice (Blakemore et al., 2000; Flanagan & Wing, 1997; Guenther & Barreca, 1997; Jordan & Rumelhart, 1992; Wolpert & Miall, 1996). This finding is in line with the data previously reported by Stetson et al. (2006), who showed in a TOJ task that a visual stimulus (visual flash) initially perceived 135 ms after a key press was perceived closer to movement end-point (44 ms) following the repetition of 100 motor responses in which the 135 ms temporal delay was consistently injected in 60% of



the trials. Interestingly, these authors also found that the decrease of asynchrony following motor practice reduced when increasing the injected time delay, until observing no effect when the temporal delay reached one second. The difference between Stetson et al.' (2006) data and the results obtained in the present study, in particular concerning the 1000 ms delay condition, could be related to the difference in the task used. In Stetson et al.' experiment, the sensorimotor recalibration that was studied was between action parameters and the visual effect associated with that action. By contrast, in the present study we analysed the binding between two visual attributes when their changes were associated with a voluntary action. As shown in a previous study (Corveleyn et al., 2012), sensory binding by action is much more efficient when concerning two visual attributes than when concerning one visual attribute and one action parameter (e.g., tactile information). Furthermore, the test for sensorimotor recalibration in Stetson et al. (2006) was not contingent on the adaptation period with regard to the temporal features (adaptation to 1000 ms delay and test for sensorimotor recalibration with a time delay of  $\pm 150$  ms between action execution and presentation of the visual stimulus), whereas we tested sensory binding with the same delay than that used during the adaptation period in the present study (1000 ms). The present study extends then these findings by showing that the binding of different visual attributes can be influenced by motor action performed much earlier in time, at least up to 1000 ms, if considering the appropriate testing procedure.

The fact that we did not observed any reduction of the perceptual asynchrony in the perceptual condition, despite the new sensorimotor contingencies was similar than in the motor condition (but the motor response), indicates that a simple sound do not act as a reference landmark for recalibration and do not influence sensory binding. This result is in line with the observation made by Aymoz and Viviani (2004), who showed that, although viewing a grasping movement improves TOJ of colour and position changes of a grasped

object, no such improvement was obtained when colour and position changes of the object resulted from a contact with another rectangular object. Thus, a non-biological stimulus, such as a sound or a natural object do not seem to have the capacity to modify the perceived relative timing between position and colour changes of a visual stimulus.

In conclusion, the present study provides new insight into the effect of performing a voluntary action onto the perception of action consequences. In particular, we found that temporal constraints associated with the integration of sensory information relating to object's visual attributes are reduced when performing a voluntary action compared to a simple perceptual task. The present data are consistent with previous findings and reinforce the idea that predictive models associated to voluntary action are involved in perceptual processes (Haggard et al., 2002; Stetson et al., 2006; Wenke & Haggard, 2009), with the consequence that performing a voluntary action reduces the perceptual asynchrony inherent to the neural organisation of the visual system and facilitates sensory binding (López-Moliner & Linares, 2006; Moutoussis & Zeki, 1997a; Nishida & Johnston, 2002; Viviani & Aymoz, 2001). They also indicate that the time constraints associated with self-attribution of action consequences can be extended in time through recalibration processes, in particular in the presence of new sensorimotor contingencies (Stetson et al., 2006). It remains to test whether these effects can be generalised to other object-related attributes and how far recalibration processes can be extended in time. Another issue would be to identify the neural mechanism subtending sensory binding by action and adaptation to varying temporal delays between voluntary action and effects in the environment associated with that action. Finally, testing temporal order judgments of visual attributes changes but with various time delays between action ending and sensory consequences would represent a worthy paradigm for probing agency.



## 5. Etude 4 : Les contraintes spatiales de l'effet de l'action sur le liage sensoriel

**Article :** Corveleyn, X., López-Moliner, J., Ott, L., & Coello, Y., The spatial constraints of action effect on sensory binding. (*submitted*)

Cette quatrième étude avait pour but de tester les contraintes spatio-temporelles des prédictions associées aux modèles internes, en testant cette fois-ci l'effet de congruence spatiale entre l'action et les changements visuels sur le liage sensoriel. Dans ce cadre, les participants réalisaient des pointages en direction d'une cible visuelle (tâche motrice). A la différence des études précédentes, les pointages étaient réalisés sur une croix de fixation. La cible subissant les changements de couleur et de position était, quant à elle, affichée à 0, 2, 4, 6, ou 8 cm à gauche de la croix de fixation. Le but était toujours pour le participant d'indiquer l'attribut (couleur ou position) qui avait changé en premier. Dans la tâche perceptive, les participants réalisaient un jugement d'ordre temporel sans pointer sur la cible auparavant.

Les résultats montrent que la réduction de l'asynchronie est observée pour les conditions 0 et 2 cm, et ce uniquement dans la condition motrice (PSS = -2,3 ms et PSS = 3,8 ms). *A contrario*, une asynchronie est présente pour les conditions 6, et 8 cm, équivalente dans la tâche perceptive (PSS = -29,3 ms et -35 ms) et motrice (PSS = -29,6ms et -42,4 ms). La situation 4 cm montre un résultat intermédiaire dans la tâche motrice ( $PSS_{\text{perceptif}} = -41,8$  ms ;  $PSS_{\text{moteur}} = -13,5$  ms) A nouveau, ces résultats vont dans le sens d'un liage sensoriel par l'action sous-tendu par les prédictions associées aux modèles internes. En effet, la non congruence spatiale, entre les conséquences sensorielles prédites par les modèles internes à partir de la copie d'efférence et les changements perceptifs réels survenant dans l'environnement, annule l'effet de l'action motrice sur le liage sensoriel.



## **The spatial constraints of action effect on sensory binding**

Xavier Corveleyn<sup>1</sup>, Joan Lopez-Moliner<sup>2</sup> & Yann Coello<sup>1</sup>

1. Research Unit on Cognitive and Affective Sciences (URECA), Université Lille de France UDL3, Villeneuve d'Ascq, France

2. Grup Visió I Control de l'Acció, and Institute for Brain Cognition and Behavior (IR3C), Universitat de Barcelona, Catalonia, Spain

Corresponding author: Yann Coello (yann.coello@univ-lille3.fr)

Running title: Sensorimotor adaptation and sensory binding

*Keywords:* Vision, Sensory Binding, Temporal order judgment, Motor action, Sensorimotor adaptation.

Mailing Address:

Pr. Yann Coello

Cognitive and Affective Sciences Research Unit

Université Charles de Gaulle–Lille3

B.P. 60149

59653 Villeneuve d'Ascq Cedex, France

Tel: +33-3-20-41-64-46

Fax: +33-3-20-41-60-32

Email: yann.coello@univ-lille3.fr

## **Abstract**

Previous studies have shown that performing a voluntary motor action towards a visual stimulus reduces the perceptual temporal asynchrony observed when judging the temporal order of the variations of its position and colour (Corveleyn et al., 2012). In the present study, we examined the spatial limits of this reduction (i.e. the maximum distance between action and sensory consequences for the effect to happen). In the experiment, participants performed a temporal order judgment task consisting in judging which of the position or the colour of a visual stimulus changed first, while performing a concurrent motor task (motor condition) or not (perceptual condition). The target was displayed to 0, 2, 4, 6, or 8 cm of a fixation cross that was displayed at the top centre of the screen. In motor condition, the participants reach the cross (and not on the target). The reference-attribute (colour or position) change occurred to the finger/screen contact (in motor condition) or 700 ms after the occurrence of a tone (in the perceptive condition), while the test-attribute (position or colour) change occurred randomly within an interval of  $\pm 200$ ms according to the reference-attribute change. Statistical analysis of the point of subjective simultaneity (PSS) revealed that performing a voluntary action reduced the temporal asynchrony observed in the perceptual task, but only in the 0 and 2 cm condition. This result suggests that spatial contiguity between end of action and sensory consequences was necessary for observed the sensory binding by action effect.

## **Introduction**

Perceiving a stable and coherent object over time requires to bind the different attributes specific to the object (colour, shape, position, ...) but also to take into account real-time variation of its different attributes due for instance to the variation of brightness or the behavioural context. Concerning the visual system, the main theoretical framework advocates for a division of perceptual processing in two ways. Visual-motor processing (motion position organization of motor action, ...) which, by the dorsal pathway composed of magnocellular neurons, heavily myelinated and with faster conductance (Nowak & Bullier, 1997) are supported from the visual primary cortex to the parietal cortex. And a ventral pathway composed of parvocellular neurons, characterised by a slower conductance (Nowak & Bullier, 1997), which would process the visual-semantic information from the primary visual cortex to inferotemporal cortex (Goodale & Milner, 1992; Milner & Goodale, 2008). This separation into two paths, with different quickness and localisations of treatments, would have behavioural consequences as the temporal asynchrony observation. For example using a paradigm of visual-manual adaptation, Pisella, Arzi, & Rossetti, (1998) showed that the perception of colour required 80 ms longer than the perception of the position. These temporal asynchrony confirmed by a lot of studies (Gauch & Kerzel, 2008; Moutoussis & Zeki, 1997a; Nishida & Johnston, 2002; Viviani & Aymoz, 2001), lead to the question of mechanisms could bind different attributes into a single percept?

On bases of several studies that have shown that voluntary motor action could change the subjective judgment of the temporal occurrence of a sound (Engbert et al., 2008; Haggard et al., 2002; Moore & Obhi, 2012; Obhi & Hall, 2011a; Wenke & Haggard, 2009), Corveleyn, López-Moliner, and Coello (2012) have shown that voluntary motor action could help to the binding of two perceptual changes. Results showed that in the perceptual condition, the



change of color must precede (37.9 ms) the change of position in order to perceive a synchronous change of both target's visual attributes. This physical asynchrony vanished when the same changes took place near the end of a manual reaching action executed towards the visual target (3.3 ms). These results therefore demonstrate that the motor action can reduce the temporal asynchrony usually observed between a change of color and position in agreement with previous studies, the authors interpret their results in the theoretical framework of internal models (Jordan & Rumelhart, 1992; Kawato, Furukawa, & Suzuki, 1987; Mitsuo Kawato, 1999; Wolpert, Miall, & Kawato, 1998; Wolpert, Diedrichsen, & Flanagan, 2011; Wolpert & Flanagan, 2010). The reduction of temporal asynchrony will be due to the predictions of the sensory consequences of the motor action, voluntarily programmed. These sensory predictions will be derived from the efference copy of the motor program (Helmholtz, 1867; Sperry, 1950; von Holst, 1954; Wolpert, Ghahramani, & Jordan, 1995). Based on these predictions, the central nervous system might consider as agent of sensory changes whose occurrence is near the end of the motor action. If the motor action is well considered as the origin of sensory changes, so, these changes are considered as synchronous.

However, internal models are not innate but are constructed during the sensori-motor experiences that each individual had with its environment. And the usual rules of relationships between perceptions and action experienced in our everyday environment should be respected to observe the effects of motor action, and endogenous signals associated, on sensory integration. One of these rules is the respect of a temporal and spatial contiguity between the end of the motor action and sensory consequences. Indeed, Wegner & Wheatley, (1999), for instance, showed that participants could be considered oneself responsible for sensory changes in their environment, even if in reality it's not the case, but only when the occurrence of a perceptual stimulus and the occurrence of end to motor action of the participant respected

a temporal and spatial proximity. More specifically for the effects of motor action on sensory processing, Blakemore, Frith, & Wolpert, (1999) manipulate, with a robotic setup, temporal or spatial correspondence between the action of the subjects' left hand and the tactile stimulus on their right hand. The tickling sensation subjectively perceived by the participant was higher in trials where temporal or spatial shift was important than the gap was zero. Called sensory attenuation by the authors, their interpretation is that this effect will be due to sensory predictions generated by internal models from the efference copy. Concerning the effect of sensory binding of two perceptual changes by the motor action, Corveleyn, López-Moliner, and Coello (submitted) showed that this effect disappeared when the end of the motor action and sensory changes (i.e. color and position) were separated by a period of more than 500 ms. This result confirmed that temporal contiguity, between motor action and sensory consequences, is necessary for observed this effect. However, the spatial contiguity of the effect of sensory binding by the motor action has never been tested yet. In this context, the aim of this study is to develop a paradigm of temporal order judgment between two attributes changes (i. e. colour and position) of a single visual target. This TOJ be done with or without a motor action of the participant to test the effect of sensory binding by the action. However, in order to test the necessary of the spatial contiguity between the end of the motor action and the occurrence of changes of visual attributes, the visual target is placed at 0, 2, 4, 6, or 8 cm from the centre of the screen, where fixation cross are display. In motor condition, the participant had to reach this fixation cross with motor action. Thus, the reduction of temporal asynchrony between perceptual changes, through voluntary motor action and endogenous signal, should be observed only where the end of the motor action and environmental change are close together. In contrast, the temporal asynchrony should increase gradually with increasing of spatial distance between the place of end of motor action and the place of visual target (perceptual changes).

## **Method**

### *Participants*

Forty participants (21 females) aged between 18 and 50 years (mean age: 28.5 years  $\pm$  11.3 years) participated to the experiments. None of them reported any sensory or motor deficits and all had normal or corrected-to-normal vision. They were recruited as volunteers after having provided their informed consent and were all naïve as to the purpose of the experiment.

### *Stimuli and apparatus*

Participants sat in a dimly lighted room in front of a 22" CRT computer screen (Mitsubishi Diamond Pro 2070 SB, spatial resolution: 1024\*768 pixels, sampling rate: 100 Hz) at a viewing distance of 30 cm. A response box was positioned on the table close to the body so that the participant could easily provide a response by pressing one of the two buttons. A custom software using Delphi routines was used to control the sequence of displayed images and to register the position of an ultra-sonic marker for which the (x, y, z) coordinates were provided by a ZEBRIS 3D recording system (Zebris Medical GmbH, Isny, temporal resolution: 100 Hz, spatial resolution: 0.5 mm). The ultra-sonic marker was placed on the participant's right forefinger and was used to trigger every trial and to change the image on the computer screen depending on its location in space. Each image contained on the lower part of the screen a starting location for the right forefinger (white circle, diameter: 0.5 cm), a fixation cross on the upper part of the screen (red circle, diameter: one cm) distant by 24 cm and a target display to 0, 2, 4, 6, or 8 cm of the right to the fixation cross (distance condition with independent group). In each trial, the colour and position of the target changed according to a predefined temporal sequence (perceptual condition), or according to the position of the right forefinger during action (motor condition). Position change corresponded to a sudden

one cm displacement of the target upwards. Colour change corresponded to a sudden change from red (CIE x: 0.413, y: 0.213, z: 0.019) to green (CIE x: 0.358, y: 0.715, z: 0.119). The stimuli were isoluminant (18.8 cd/m<sup>2</sup>).

### *Procedure*

Eight participants by distance condition (0, 2, 4, 6 and 8) realized perceptual and motor task. The task for the participants was to perform a temporal order judgement about the colour and position changes of a visual target in a perceptual and motor condition (block sessions). In each trial, the first event corresponded to the appearance of the target on the screen. Then, participants positioned their right forefinger on the starting location and an auditory tone was provided between a random period of 500 ms to 1000 ms. In the perceptual condition, the reference target attribute (position or colour) changed following a delay of 500 ms after the tone. In the motor condition, following the tone, the participants had to reach manually the target in about 500 ms (participants were familiarised with this movement duration before the experiment, (see also Corveleyn et al. 2012) and we found a mean movement duration to the end of the experiment equal to 515.3 ms with SD = 136.4) and the reference target attribute (position or colour) change occurred at the finger-cross contact (Figure 1). Reference target attribute change was selected according to random order. The test target attribute (colour or position) change occurred in the  $\pm 200$  ms intervals by step of 50 ms according to the change of the reference target attribute. This step lead to 174 possibilities under 9 SOA {-200 ; -150 ; - 100 ; -50 ; 0 ; 50 ; 100 ; 150 ; 200}. Participants performed the 174 possibilities presented according to a random order in both conditions (perceptual and motor). In each condition, the task for the participants was to indicate which attribute (position or colour) changed first using one of the two buttons of the response box (2-AFC paradigm).

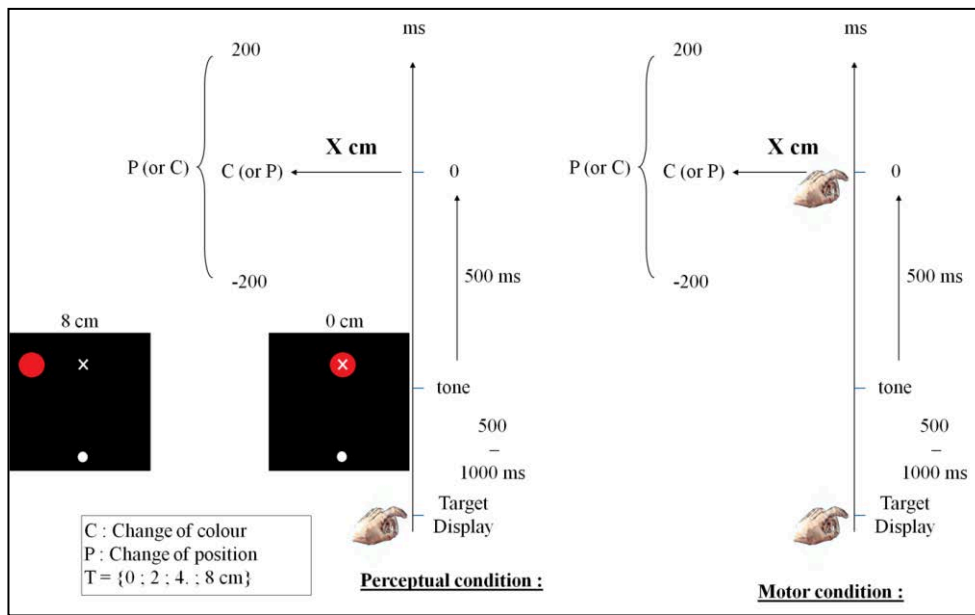


Figure 1. Time sequences of reference attribute (colour or position) and test attribute (colour or position) change in the perceptual and motor conditions. The change of test attribute could occur within the time window of  $\pm 200$  ms according to the occurrence of the change of the reference attribute. Reference attribute change occurred 500 ms after a sound (perceptual condition) or finger/cross fixation contact resulting to the reaching movement end-point (motor condition). The fixation cross and the target could be separated to 0; 2; 4; 6; or 8 cm (distance condition).

### *Data analysis*

In each condition, the set of data for each participant represented a distribution of the proportion of trials in which the test attribute change was perceived later than the reference attribute change. Depending on the trial, the reference attribute could be either position or colour. For the sake of graphical presentation, we normalized the responses and used position change as a reference (0 value). We thus plotted the proportion of time that position was perceived to change before colour change irrespective of the locked attribute. We applied this procedure to the perceptual and motor condition. Data were pooled over participants and the parameters (mean and deviation) of a cumulative Gaussian were estimated using maximum likelihood procedure. The point of subjective simultaneity (PSS) corresponded to the mean of the distribution, which served as a measure of the perceptual asynchrony between colour and

position changes, and the standard deviation of the data estimated from the cumulative Gaussian denoted the perceptual sensitivity. If the changes were perceived synchronously when presented at the same time, the distribution would be centred on 0. In the two conditions, a positive PSS value (curve shifted to the right) denoted that position change should occur before colour change to perceive synchronous changes (i.e. processing of position lagging processing of colour) and a negative PSS value would imply the opposite. We used parametric bootstrap (Efron et al., 1993) to obtain the 95% confidence intervals (CI) of the two parameters of the cumulative Gaussian functions after running 2000 simulations.

## **Result**

*Temporal order judgment of colour and position changes in perceptual condition according to distance condition.*

In the perceptual condition, we found a mean PSS of -24.6 ms (95% CI [-34.5; -15.0]); -34.0 ms (95% CI [-43.2 ; -25.5]); -41.8 ms (95% CI [-51.5; -32.6]); -29.3 (95% CI [-39.0; -20.5]); and of -35.2 (95% CI [-45.3; -25.8]), respectively for 0; 2; 4; 6; and 8 cm condition (Figure 2). Also, in each condition, colour must change before position in order to perceive both changes in synchrony. The SD of the data estimated from the cumulative Gaussian functions were 119.6 (95% CI [107.6; 131.0]); 97.5 (95% CI [85.5; 109.2]); 110.6 (95% CI [97.4; 122.7]); 110.9 (95% CI [97.8; 122.9]); 122.2 (95% CI [109.7; 135.1]), respectively for 0; 2; 4; 6; and 8 cm condition. The SD were not statistically different in the perceptual task, as revealed by the overlap between the two 95% CI. This indicates that the distance condition did not make the task more difficult, and is consistent with the fact that participants judged the same sensory information in 0; 2; 4; 6; 8 cm condition.

*Temporal order judgment of colour and position changes in motor condition according to distance condition.*

In motor condition, we found a mean PSS of 2.3 ms (95% CI [-7.6; 12.2]); 3.8 ms (95% CI [-7.1 ; 14.5]); -13.5 ms (95% CI [-27.0; -0.2]); -29.6 (95% CI [-39.4; -19.6]); and of -42.4 (95% CI [-53.7; -31.4]), respectively for 0; 2; 4; 6; and 8 cm condition (Figure 2). Also, in 0 and 2 cm conditions, colour must change synchronously with position change in order to perceive both changes simultaneously as suggesting by the overlapping of CI to value 0. But in 4, 6, and 8 cm conditions, the CI indicates that colour must change before position in order to perceive both changes in synchrony, as in perceptual condition. Interesting, in 4 cm condition, the non-overlapping of CI in perceptual and motor condition suggested that PSS in the both condition are statistically different. Therefore, in this 4 cm condition, the perceptual asynchronie is broadly reduced in the motor action.

The SD of the data estimated from the cumulative Gaussian functions were 123.5 (95% CI [111.0; 136.3]); 133.7 (95% CI [120.6; 147.3]); 178.8 (95% CI [162.9; 197.0]); 119.8 (95% CI [106.8; 132.8]); 143.0 (95% CI [128.2; 157.9]), respectively for 0; 2; 4; 6 and 8 cm condition. Compared to perceptual condition, the SD in 2 and 4 cm distance condition were statistically different in motor condition than in the perceptual task, as revealed by overlaps of 95% CI. This indicates that in 2 and 4 cm condition, the task is more difficult in motor condition compared to a perceptual condition. The SD in 0, 6 and 8 cm were not statistically different that in the perceptual task, as revealed by the lack of overlap between the two 95% CI. This indicates that in 0, 6 and 8 cm distance condition, the task isn't more difficult, and is consistent with the fact that participants judged the same sensory information in 0, 6 and 8 cm distance condition according to motor and perceptual condition.

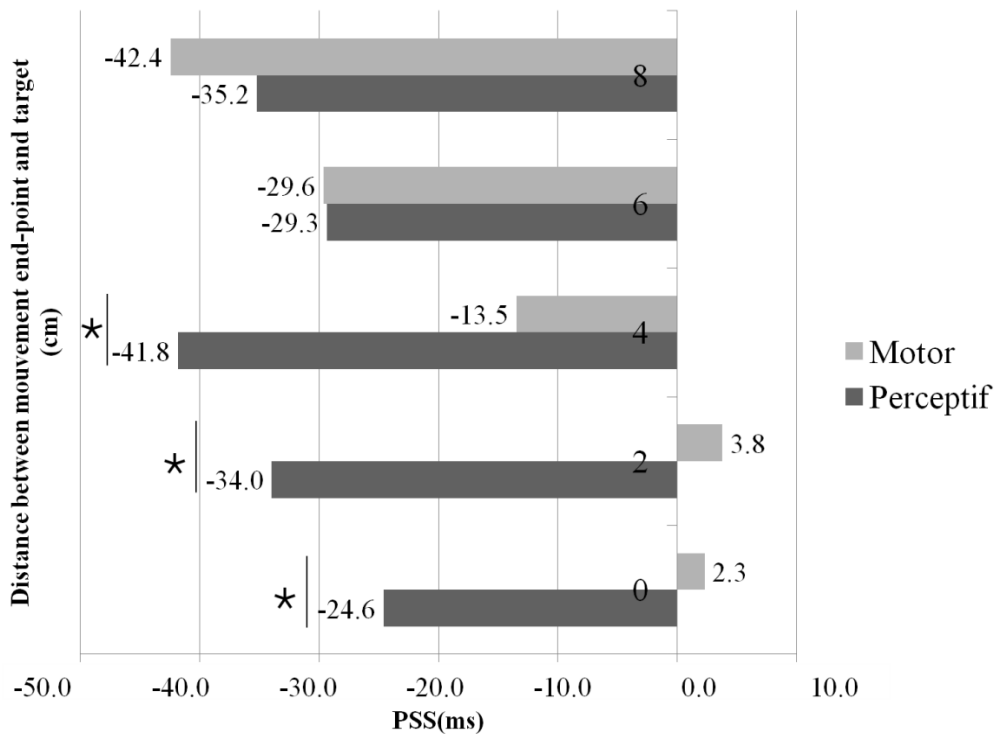


Figure 2. PSS mean for 0; 2; 4; 6; and 8 cm distance condition according to motor and perceptual condition. In motor condition, the PSS increasing with distance between end-point of motor action and visual target (and color and position changes associated). The \* indicate the distance condition where PSS in perceptual and motor condition are statistically different as suggesting by the non-overlapping CI.

To sum up, these results indicate that, in perceptual condition, the time processing for detecting position change is shorter than time processing for detecting colour change, leading to the perception of asynchrony when both changes occurred simultaneously. By contrast, this asynchrony substantially reduced when colour and position changes resulted from a motor action ending, but only when the visual changes occurred to 0, 2 or 4 cm of the end of motor action.



## **Discussion**

The aim of the present study was to evaluate the spatial window within which perceived relative timing between position and colour changes of a visual stimulus is affected by voluntary motor action. We demonstrated that when the end of a motor action and sensory event are separate by only 2 cm, the perceptual asynchronies, usually observed in temporal order judgment of color and position, virtually disappear. The perceptual asynchrony increases with the increase of spatial distance between movement end point and sensory consequences place. This finding confirms previous studies that have shown that sensory information processing, in particular the relative timing between position and colour changes of a visual stimulus, is affected by voluntary motor action when the changes occur close to movement end-point (Corveleyn et al., 2012; Haggard, 2005; Moore & Obhi, 2012; Stetson et al., 2006; Wenke & Haggard, 2009). By contrast, the effect of motor action on perceptual asynchrony was not observed when the end of the motor action and resulting sensory events are separate by 4 cm or more, indicating a spatial limit for obtaining the effect of voluntary motor action on perceived relative timing between the changes of visual attributes. These results confirmed that the effect of action on perception is limited in space (Blakemore, Frith, & Wolpert, 1999). In this previous work, Blakemore et al., (2000) showed that tickliness rating is maximal when differential degree between voluntary motor action and sensory consequences is around 90°. They linked their findings to internal forward models used to efference copy of forthcoming voluntary actions. Sensorimotor anticipative processes are thought to constrain the time required to perceive actual sensory events as a consequence of self-motor production and to contribute to sensory binding. In line with this, Corveleyn and Coello (2013) showed that the effect of voluntary actions on sensory binding occurs for visual attributes changes that occur close to movement end-point, but not when they occur on-line during the on-going action or 500 ms after end of motor action. Considered together, previous

data and the present findings indicate that sensory binding resulting from anticipative processes is limited by spatial parameters.

The fact that we did not observe any reduction of the perceptual asynchrony in the perceptual condition, despite of the presence of strict contingencies (sound following 700 ms later to change of reference attribute) indicates that a simple sound does not act as a reference landmark for anticipate the sensory consequences and therefore do not influence sensory binding. This result is in line with the observation made by Aymoz and Viviani (2004), who showed that, although viewing a grasping movement improves TOJ of colour and position changes of a grasped object, no such improvement was obtained when colour and position changes of the object resulted from a contact with another rectangular object. Thus, a non-biological stimulus, such as a sound or a natural object do not seem to have the capacity to modify the perceived relative timing between position and colour changes of a visual stimulus.

The statistically difference between SD in perceptual and motor condition for respectively 2 and 4 cm difference could be interpreted for major difficulties for judgement task in motor condition. This could be due to the presence of two attentional targets (fixation cross and visual changes). In despite of this difference of difficulties, the PSS were reduced in this 2 and 4 cm condition compared to perceptual condition. We interpreted this data as an argument that the effect of sensory binding by action is not due to attentional factor but to motor action and endogenous signal associated. Indeed, when we split attentional focus, the sensory binding by action is again present.

In conclusion, the present study provides new insight into the effect of performing a voluntary action onto the perception of action consequences. In particular, we found that temporal constraints associated with the integration of sensory information relating to object's visual attributes are reduced when performing a voluntary action compared to a simple

perceptual task. The present data are consistent with previous findings and reinforce the idea that predictive models associated to voluntary action are involved in perceptual processes (Haggard et al., 2002; Stetson et al., 2006; Wenke & Haggard, 2009), with the consequence that performing a voluntary action reduces the perceptual asynchrony inherent to the neural organisation of the visual system and facilitates sensory binding (López-Moliner & Linares, 2006; Moutoussis & Zeki, 1997a; Nishida & Johnston, 2002; Viviani & Aymoz, 2001). The future research would be identify the neural mechanism subtending sensory binding by action and dissociated the different sensory effect of motor action as sensory attenuation (Blakemore et al., 1999, 2000), intentional binding (Haggard et al., 2002; Moore & Obhi, 2012) or sensory binding (Corveleyn & Coello, 2013 ; Corveleyn et al., 2012). Finally, testing temporal order judgments of visual attributes changes but with various time delays spatial distance between action ending and sensory consequences would represent a worthy paradigm for probing agency in different pathology (Schizophrenia, ageing,...).

## **6. Etude 5 : Relations perception/action au cours du vieillissement sain et pathologique**

Après s'être intéressé aux interactions perception/action et plus particulièrement à l'optimisation des traitements perceptifs par le système moteur, une dernière étude majeure de cette thèse va explorer les relations perception/action dans le champ complexe du vieillissement sain et pathologique. Malgré le fait que des troubles de la cognition motrice soient présents dans les phases précoces de certaines pathologies liées au vieillissement comme la maladie d'Alzheimer (Pai et Jacobs, 2004), aucune batterie neuropsychologique standardisée n'existe à ce jour pour tester la cognition motrice chez les personnes âgées. Dans ce contexte, quatre tâches testant les capacités des modèles internes ont été développées et proposées à 126 participants âgés de 30 à 98 ans et ayant ou non un profil cognitif de type Alzheimer. Le but n'était pas de développer et de standardiser cette batterie neuropsychologique mais de proposer sous forme d'une étude pilote, différentes tâches pouvant servir de base au développement d'un outil synthétique et fonctionnel. Ces quatre tâches correspondent à une tâche d'imagerie motrice, une tâche de rotation mentale, une tâche d'atteignabilité et une tâche de jugement d'ordre temporel. Chacune nécessite l'appel à des représentations motrices pour être réussie, et présente pour intérêt un matériel restreint et des consignes simples et répétées. Enfin, elles ont une durée limitée (environ 5 à 10 min), pour mieux tenir compte de la fatigabilité de la population cible.

Les résultats mettent en évidence des déficits spécifiques aux tâches reposant sur l'imagerie motrice chez les participants ayant un profil cognitif de type Alzheimer. Pour ce groupe, des temps de réponse plus longs sont observés dans les tâches reposant sur l'imagerie motrice, mais pas pour les tâches reposant sur l'imagerie visuelle. Il est à noter que la complexité de l'imagerie motrice requise, majore cet effet (cf. tâche de rotation mentale). En

résumé, les relations perception/action des personnes ayant un profil cognitif de type Alzheimer semblent encore efficaces mais sont en revanche fortement ralenties.

## **6.1. Méthodologie générale**

### *6.1.1. Les participants*

Cent-vingt-six participants (80 femmes, âge moyen = 62,3 ans, écart-type = 15,9) ont accepté de participer à l'étude. Les participants étaient répartis en huit groupes. Six premiers groupes nommés "35", "45", "55", "65", "75", et "85 et +" correspondaient respectivement aux classes d'âge [30 : 39] ; [40 : 49] ; [50 : 59] ; [60 : 69] ; [70 : 79] et [80 ; 98]. Les 2 derniers groupes correspondaient à un groupe de participant ayant un profil cognitif de type Alzheimer ("Alz") et un groupe de participants ("App", cf. Tableau 2) apparié en âge, niveau socioculturel et résultat à l'évaluation thymique (*Geriatric depression scale*, GDS). Les critères d'exclusion étaient la présence de troubles moteurs ou sensoriels, comme des troubles visuels (excepté si ces derniers étaient corrigés), de troubles cognitifs (excepté pour le groupe des participants ayant un profil cognitif de type Alzheimer ou syndromes apparentés), la connaissance d'antécédents neurologiques ou psychiatriques (tel que accident vasculaire cérébral et traumatisme crânien) et enfin la latéralité, tous les participants devant être droitiers.

### *6.1.2. Procédure générale*

Cette étude a été conduite dans une pièce silencieuse et éclairée. Les participants étaient installés confortablement sur une chaise, face à un bureau où un ordinateur DELL Latitude D531, doté d'un écran de 15 pouces, était positionné à une distance d'environ 30 cm des participants. La présentation des stimuli était gérée par un programme réalisé avec le logiciel E-Prime 2.0<sup>®</sup>. Après avoir signé une feuille de consentement et d'information, les

participants réalisaient un entretien préliminaire avec l'expérimentateur (~30 min). Le but principal de cet entretien était de s'assurer de l'homogénéité du niveau socioculturel, de l'état émotionnel et des capacités cognitives, au sein des différents groupes de participants (excepté pour le groupe "Alz"). La longueur du bras de chaque participant était également mesurée afin de calculer pour chacun sa capacité d'atteignabilité réelle (qui dépend de la longueur du bras). Cela permettra ensuite de comparer cette capacité d'atteignabilité réelle à celle estimée dans la tâche d'atteignabilité (cf. tâche d'atteignabilité). Enfin les participants réalisaient les quatre tâches expérimentales (~30 min).

*Dans le but de clarifier le texte, la méthodologie, les résultats et les principales interprétations et conclusions seront respectivement explicités à la suite de chaque étape (épreuves cognitives, tâche d'imagerie motrice, tâche de rotation mentale, tâche d'atteignabilité et tâche de jugement d'ordre temporel). Enfin, une discussion générale reprendra l'ensemble des données de cette étude.*

## 6.2. L'entretien préliminaire

### 6.2.1. Protocole

L'entretien préliminaire permettait d'évaluer la sphère sociale, émotionnelle et cognitive de chaque participant. L'échelle d'évaluation du niveau socio-culturel de J. Poitrenaud était passée la première. Elle permettait d'avoir une mesure standardisée du niveau socioculturel de chaque participant. La sphère émotionnelle était évaluée par l'intermédiaire de l'échelle de dépression gériatrique 15 items (GDS 15<sup>2</sup>, Lacoste & Trivalle, 2005) afin d'évaluer la présence ou non d'une tendance dépressive. Les épreuves cognitives administrées aux participants étaient le MMSE<sup>3</sup> (Folstein, Folstein, & McHugh, 1975) permettant d'obtenir une note d'efficacité cognitive globale ; le MIS<sup>4</sup> (Buschke et al., 1999) pour tester les capacités de mémoire verbale épisodique. Les résultats à ces deux premières épreuves permettent de mettre en avant un profil cognitif de type Alzheimer. Ensuite, le test de dénomination orale de la BEC96<sup>5</sup> (Signoret, 1998) reflétant les connaissances sémantiques et gnosiques est passé, suivi de la batterie d'évaluation des praxies qui comprend trois épreuves : praxies symboliques, mimes d'action et gestes abstraits (Mahieux-Laurent, Fabre, Galbrun, Dubrulle, & Moroni, 2009). Les épreuves cognitives sont effectuées en une seule séance et elles sont réalisées moins d'un mois avant la passation des tâches expérimentales.

### 6.2.2. Résultats

L'ensemble des résultats moyens (et des écart-types) par groupe et par épreuve est repris dans le Tableau 2. A l'aide d'une ANOVA à un facteur, nous avons testé l'effet principal de la variable Groupe (8 groupes) sur l'ensemble des résultats obtenus aux épreuves cognitives dans le but de vérifier l'homogénéité cognitives de nos groupes.

---

<sup>2</sup> *Geriatric depression scale*

<sup>3</sup> *Mini Mental State Examination*

<sup>4</sup> *Memory Impairment Screen*

<sup>5</sup> Batterie d'Evaluation Cognitive 96

Groupe	"35"	"45"	"55"	"65"	"75"	"85 et +"	"Alz"	"App"	Moyenne (EC)
<b>Nombre de participant</b>	24	19	18	24	10	11	10	10	<b>Somme = 126</b>
<b>Âge moyen</b>	32,6 (2,7)	46,2 (2,5)	54,2 (2,7)	64,1 (3,0)	74,4 (3,0)	84,6 (5,9)	71,5 (9,9)	71 (9,3)	<b>62,3 (15,9)</b>
<b>Sexe (nombre de femme)</b>	12	14	11	16	7	7	5	8	<b>Somme = 80</b>
<b>NSC</b>	3,4 (1,0)	3,1 (1,0)	2,8 (1,0)	2,0 (0,8)	1,8 (0,8)	2,2 (1,0)	2,1 (0,7)	1,9 (0,9)	<b>2,4 (0,6)</b>
<b>MMS</b>	29,4 (1,3)	29,3 (0,7)	28,6 (1,5)	28,7 (1,2)	28,9 (1,2)	27,5 (1,7)	22,6 (2,5)	28,2 (1,5)	<b>27,9 (2,1)</b>
<b>Symboliques</b>	5 (0)	5 (0)	4,9 (0,2)	4,8 (0,4)	4,7 (0,5)	4,9 (0,3)	4,7 (0,7)	4,7 (0,5)	<b>4,8 (0,1)</b>
<b>Mimes Actions</b>	9,9 (0,4)	9,8 (0,5)	9,7 (0,8)	9,5 (0,9)	10 (0)	9,6 (0,7)	9,8 (0,4)	9 (1,2)	<b>9,7 (0,3)</b>
<b>Abstraites</b>	7,8 (0,4)	7,8 (0,5)	7,5 (1,5)	7,3 (1,1)	7,6 (0,7)	7,5 (0,8)	6,9 (1,3)	6,8 (1,2)	<b>7,4 (0,4)</b>
<b>PRAXIES</b>	22,8 (0,7)	22,6 (1,0)	22,2 (1,9)	21,6 (2,0)	22,3 (0,7)	22,0 (1,4)	21,4 (1,8)	20,5 (2,4)	<b>21,9 (0,7)</b>
<b>Rappel Immédiat</b>	7,8 (0,5)	7,6 (0,8)	7,8 (0,4)	7,4 (0,9)	7,8 (0,4)	7,3 (1,0)	3,6 (2,0)	7,5 (0,8)	<b>7,1 (1,3)</b>
<b>Rappel Différé</b>	7,9 (0,4)	7,9 (0,3)	7,7 (0,5)	7,6 (0,7)	7,7 (0,5)	7,1 (0,9)	2,2 (2,0)	7,6 (0,5)	<b>7,0 (1,8)</b>
<b>MIS</b>	15,7 (0,6)	15,5 (1,0)	15,6 (0,6)	15,0 (1,4)	15,5 (0,7)	14,4 (1,7)	5,8 (3,6)	15,1 (1,0)	<b>14,1 (3,2)</b>
<b>GDS</b>	2,8 (2,6)	2,6 (2,5)	2,3 (2,4)	3,3 (2,9)	2 (1,5)	2,9 (2,3)	3,1 (2,0)	3,4 (2,7)	<b>2,8 (0,4)</b>
<b>DENO</b>	12,0 (0,2)	11,9 (0,3)	12,0 (0)	11,7 (0,8)	11,6 (0,8)	11,4 (1,1)	10,6 (2,5)	11,5 (1,1)	<b>11,6 (0,4)</b>

Tableau 2. Nombre de participants et Moyennes (Ecart-types, noté EC) de chaque groupe en fonction des variables âge et sexe ainsi qu'aux différentes épreuves cognitives. Il est intéressant de noter l'existence d'un groupe ("85 et +") en moyenne plus âgé que le groupe "Alz".

D'un point de vue **statistique**, en se limitant aux modalités "35", "45", "55", "65", "75" et "85 et +" de la condition Groupe, un effet principal du Groupe a été retrouvé pour le NSC, le MMS et la MIS (respectivement  $F_5 = 7,63$ ,  $p < 0,001$  ;  $F_5 = 3,92$ ,  $p = 0,002$  ;  $F_5 = 3,38$ ,  $p = 0,007$ ). L'analyse des contrastes post-hoc (F de Scheffé) révèle plus précisément que les différences se situent entre, d'une part, les groupes "65", "75", "85 et +" et, d'autre part, le groupe "35" (respectivement  $p < 0,001$  ;  $p = 0,003$  ;  $p = 0,045$ ) pour le NSC. Cependant, au regard des normes de chaque test (MMS et MIS), aucun des participants n'étaient déficitaires



à ces tâches. Enfin, une différence a été observée entre les groupes "Alz" et "App" pour les performances au MMS ( $F_1 = 37,137$ ,  $p < 0,001$ ) et au MIS ( $F_1 = 61,534$ ,  $p < 0,001$ ). Ce résultat est en accord avec les caractéristiques cognitives associées à la maladie d'Alzheimer (baisse de l'efficacité globale associée à un déficit de la mémoire épisodique). Mais il est important de noter ici l'absence de différence entre nos deux groupes aux scores de la GDS 15 et des Praxies (respectivement  $F_1 = 0,879$ ,  $p = 0,361$  ;  $F_1 = 0,009$ ,  $p = 0,926$ ).

### *6.2.3. Conclusion*

Au vu des normes de chaque test, aucun participant n'était déficitaire dans les six groupes d'âges. Pour le groupe "Alz" et "App", outre le score au MMS et au MIS qui sont caractéristiques d'un syndrome de type Alzheimer, aucune différence significative n'est observée entre les scores aux épreuves cognitives. Ceci suggère que nos groupes sont équivalents sur le plan cognitif. Plus spécifiquement, l'absence de différence, entre les deux groupes, au score de la GDS 15 et des Praxies, suggère que les éventuelles différences de performances à nos tâches expérimentales ne pourront donc pas être attribuées au ralentissement général majoré lors d'un état dépressif ou à des troubles praxiques.

### **6.3. Tâche d'imagerie motrice**

L'imagerie mentale peut être définie comme un état dynamique pendant lequel un individu se représente mentalement un objet donné (Mahoney & Avener, 1977). L'imagerie motrice concerne plus particulièrement la simulation d'une action et serait la voie privilégiée pour étudier les propriétés régissant le codage perception/action (Danion et al., 2007; Personnier, Ballay, & Papaxanthis, 2010; Personnier, Kubicki, Laroche, & Papaxanthis, 2010; Personnier et al., 2008; Skoura et al., 2008). En effet, l'imagerie motrice serait un reflet de la motricité réelle et en partagerait les propriétés (Iachini & Giusberti, 2004; Iachini et al., 2009; Jeannerod, 2001). L'étude princeps de Kosslyn, Ball, & Reiser (1978) a par exemple montré que le temps mis pour aller d'un point à un autre sur une carte et le temps mis pour s'imaginer parcourir cette même distance sont corrélés. L'imagerie motrice et la réalité des actions simulées semblent ainsi partager des propriétés temporelles communes. De la même manière, Decety & Michel, (1989) ont comparé l'organisation temporelle de mouvements graphiques (dessiner un cube, écrire une phrase) exécutés ou simulés mentalement. Ils ont rapporté des corrélations positives entre le temps de réalisation d'une action et le temps de simulation de cette même action. D'autres études en neurophysiologie ont également mis en évidence que lorsqu'un individu s' imagine faire une action motrice, l'activité du groupe musculaire – mis en œuvre si l'action avait été réellement effectuée – augmente (Fadiga, Fogassi, Pavesi, & Rizzolatti, 1995). De plus, cette augmentation de l'activité est corrélée positivement à l'effort nécessaire pour réaliser l'action motrice (Wehner, Vogt, & Stadler, 1984). L'imagerie motrice peut également être à l'origine de réponses neurovégétatives (Tyszka, Grafton, Chew, Woods, & Colletti, 1994) et neuronales (Decety, 1996) similaires à celles engendrées par l'exécution physique du mouvement imaginé. Ainsi, l'imagerie motrice et la motricité réelle semblent bien partager des propriétés communes. Cela suggère que l'imagerie motrice dépendrait des mêmes modèles internes que la motricité volontaire. Par conséquent, l'étude des performances

à une tâche d'imagerie motrice pourrait renseigner sur l'efficacité des mécanismes prédictifs liés aux modèles internes.

Concernant l'évolution des capacités d'imagerie motrice au cours du vieillissement sain et pathologique, les performances à des tâches de génération et de manipulation d'images mentales semblent se détériorer avec l'âge, tant au niveau du temps de réponse que du nombre d'erreurs (Craik & Dirks, 1992; Ruggiero, Sergi, & Iachini, 2008). Cependant des résultats contradictoires sont trouvés concernant l'égalité entre temps de mouvement imaginé et temps de mouvement réel. Dror & Kosslyn (1994) montrent par exemple qu'un allongement du temps de trajet estimé en fonction de la distance de ce trajet est observé chez des participants âgés par rapport à des participants plus jeunes. Les auteurs concluent que les participants âgés semblent prendre en compte leur ralentissement moteur au sein de leur représentation de l'action. En revanche, Kemps & Newson, (2005) soulignent une réduction de la corrélation linéaire, entre le temps du mouvement imaginé et le temps de mouvement réel, quand la distance augmente. De même, en utilisant un autre paradigme où les participants exécutaient et simulaient mentalement des mouvements du bras vers des cibles visuelles, d'autres auteurs montrent que la correspondance temporelle entre les mouvements exécutés et imaginés était significativement détériorée chez les adultes âgés (Personnier, Ballay, & Papaxanthis, 2010). Ces résultats suggèrent une déficience des représentations motrices chez les personnes âgées, et que le ralentissement de l'imagerie motrice n'est pas simplement dû au ralentissement réel observé dans la population âgée (Brogmus, 1991; Stelmach & Hömberg, 1993; Warabi et al., 1986).

En conclusion, le paradigme de l'imagerie motrice comme reflet des relations perception/action d'un point de vue cognitif semblent donc pertinent. Une tâche d'imagerie motrice a ainsi été construite dans le cadre de cette thèse. Elle consistait à s'imaginer parcourir un chemin présenté à l'écran avec son doigt. Les chemins présentés avait différentes longueurs

ce qui permettait de vérifier que le temps de l'imagerie motrice était bien proportionnel ou non à la longueur du parcours imaginé. Etant donné, qu'il n'était pas possible d'enregistrer le temps de mouvement réel des participants. Les résultats de cette tâche d'imagerie motrice ont donc été comparés à une tâche perceptive faisant appel à l'imagerie mentale (Decety, 1996 ; Iachini, Poderico, Ruggiero et Iavarone, 2005 ; Ruggiero, Sergi et Iachini, 2008). Cette comparaison permettait de vérifier si les éventuelles différences entre les groupes de participants étaient dues à un déficit des relations perception/action ou au ralentissement général observé lors du vieillissement (Brogmus, 1991; Stelmach & Hömberg, 1993; Warabi et al., 1986).

### *6.3.1. Protocole*

Les **stimuli** représentaient des images (voir Figure 14) où un segment noir horizontal sur fond blanc de trois longueurs possibles (Condition Distances : {6, 12 et 24 cm}) était affiché au centre de l'écran. Chaque distance était présentée quatre fois. Les participants réalisaient une session Fourmi et une session Main qui consistait respectivement à présenter à l'extrémité gauche des segments, une image de fourmi ou de main (Session Images : {Fourmi ; Main}). En tout vingt-quatre stimuli étaient présentés dans cette tâche (2 sessions \* 3 Distances \* 4 répétitions).

Concernant la **procédure**, les participants étaient assis face à un écran d'ordinateur. Une fois assis confortablement, le programme E-prime 2.0<sup>®</sup> était lancé par l'expérimentateur et une consigne écrite s'affichait à l'écran. Le participant appuyait sur la barre espace du clavier lorsqu'il était prêt pour débiter la première session (Main ou Fourmi en suivant un contre-balancement parmi les différents participants). Un premier stimulus s'affichait à l'écran. Lorsqu'une main virtuelle était présentée au début du segment, le participant devait imaginer le temps que mettrait sa propre main pour réaliser un aller-retour sur le segment à une vitesse qu'il jugeait normale. Lorsqu'une fourmi virtuelle était présentée au début du

segment, il devait imaginer le temps que mettrait la fourmi pour réaliser l'aller-retour. Pour ce faire, le participant devait appuyer une première fois sur la barre espace avec la main gauche (la main droite étant laissée inactive pour ne pas interagir avec la simulation motrice) lorsqu'il décidait de commencer le déplacement, et une seconde fois sur lorsqu'il jugeait que l'aller-retour était terminé. Les consignes spécifiaient de répondre le plus précisément possible et pour une vitesse la plus naturelle possible. Les modalités de la condition Distances (6, 12, et 24 cm) étaient présentées de manière aléatoire. Une fois que le deuxième appui était effectué, indiquant la fin de l'aller-retour simulé par le participant, un écran noir était affiché pendant 1000 ms avant que le stimulus suivant ne soit présenté. Les douze stimuli étaient présentés de cette manière (session 1) puis la consigne pour l'autre condition (Main ou Fourmi) s'affichait. Ce changement de condition servait de pause. Quand le participant était prêt à entamer la seconde session, il appuyait sur la barre espace.

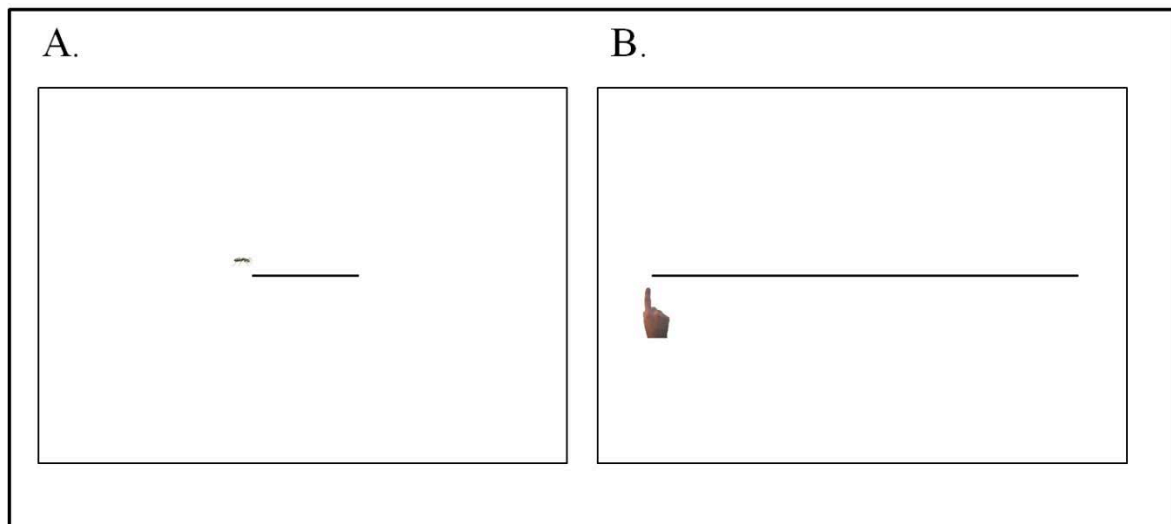


Figure 14. Représentation de deux stimuli présentés à l'écran au participant dans la tâche d'imagerie motrice. A) correspond à la modalité Fourmi et à la distance 6 cm. B) correspond à la modalité Main et à la distance 24 cm.

### 6.3.2. Résultats

Le temps de parcours en ms (variable dépendante), pour chaque distance (6, 12 et 24 cm) et chaque modalité Fourmi/Main, était obtenu en calculant la différence de temps entre le premier appui et le second. La Figure 15 combine l'histogramme et le tableau des temps de parcours en fonction du groupe d'âge et ce pour l'ensemble des conditions (Fourmi/Main \* Distance).

D'un point de vue **statistique**, un **effet principal de la condition distance** sur le temps de parcours est observé ( $F_2 = 63,895$ ,  $p < 0.001$ ). L'analyse des contrastes post-hoc (F de Scheffé) a révélé que les différences de performance s'observent entre chaque distance (6 vs 12 :  $p < 0,001$ ; 6 vs 24 :  $p < 0,001$  ; 12 vs 24,  $p < 0,001$ ). Cela suggère que le temps de parcours augmente avec la distance et ce quel que soit l'âge ou la modalité Fourmi/Main. Un **effet principal de la condition Fourmi/Main** sur le temps de parcours ( $F_1 = 79,349$  ;  $p < 0.001$ ) est également observé. Le temps de parcours semble plus lent pour la condition Fourmi que pour la condition Main. Cet effet principal de la condition Fourmi/Main est un argument en faveur de l'utilisation de simulations différentes (mentales *versus* motrices) mises en place afin de réaliser les deux conditions. Enfin, un **effet principal du groupe** sur le temps de parcours était observé ( $F_7 = 22,098$ ,  $p < 0,001$ ). L'analyse des contrastes post-hoc (F de Scheffé), montre que la performance du groupe "Alz" est significativement différente du groupe "App" ( $p < 0,001$ ) et du groupe "85 et +" ( $p < 0,001$ ). Concernant les performances au cours du vieillissement, une différence entre le groupe "75" avec les groupes "35", "45", "65" (respectivement  $p = 0.022$  ;  $p = 0.0047$  ; et  $p = 0.036$ ) et une tendance pour le groupe "55" ( $p = 0.054$ ) sont observées. Même si un allongement du temps de parcours est observé au cours du vieillissement, le groupe "Alz" présente des temps de parcours encore plus longs que le groupe "App" et que le groupe plus âgé ("85 et +").

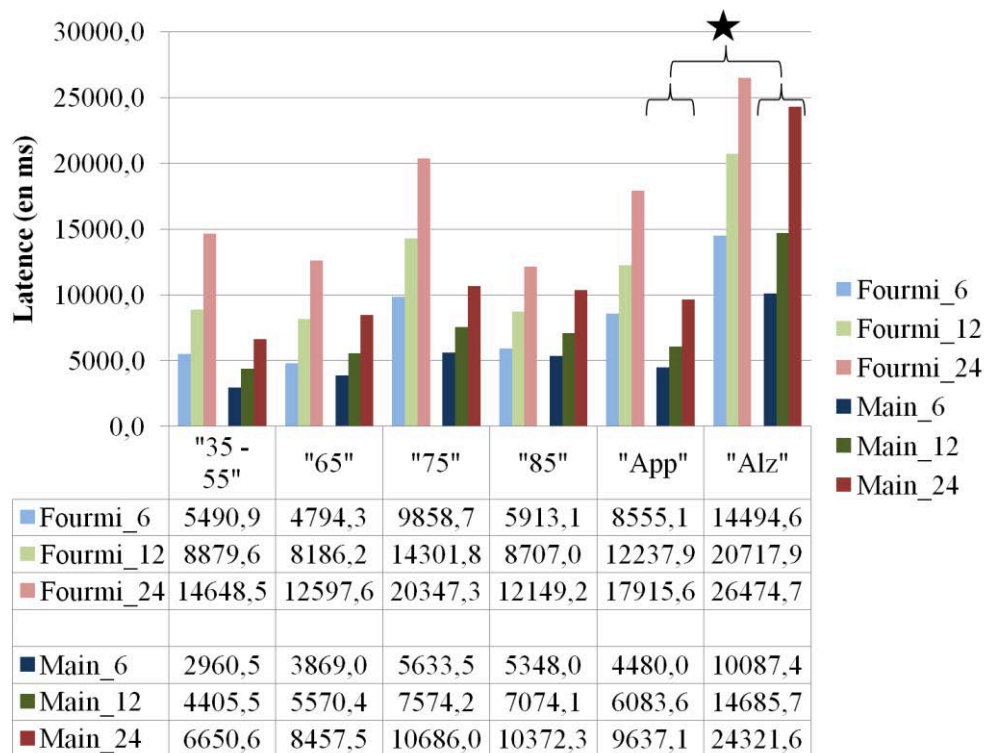


Figure 15. Histogramme et tableau des latences (en ms) en fonction du groupe d'âge et pour l'ensemble des combinaisons des modalités des conditions Fourmi/Main (couleur clair pour Fourmi et foncé pour Main) et Distance (6 cm en bleu, 12 cm en vert et 24 cm en rouge). Etant non différent significativement et afin de clarifier la figure, les latences des groupes "35", "45", et "55" sont moyennées et représentées ensemble sous l'étiquette "35 - 55". La différence significative la plus intéressante est indiquée par une \*.

Plus important encore, un **effet d'interaction** est observé entre les variables **Groupe et Fourmi/Main** ( $F_7 = 2,337$ ,  $p = 0,023$ ) sur les temps de parcours. Cet effet suggère un impact de l'âge sur les différences de temps de parcours obtenus en condition Fourmi et Main. L'analyse des contrastes post-hoc (F de Scheffé) indique que le groupe "Alz" est significativement différent du groupe "App" pour la condition Main mais pas pour la condition Fourmi (respectivement  $p = 0,0177$  ;  $p = 0,249$ ). Ainsi, les temps de parcours seraient différents entre le groupe "Alz" et "App" mais uniquement pour la condition Main. Les participants du groupe "Alz" peuvent donc réaliser des tâches d'imagerie mentale, mais ils ont des déficits dans le cadre de l'imagerie motrice.

### 6.3.3. Conclusion

Le paradigme mis en place semble bien évaluer les capacités d'imagerie motrice. En effet, le temps de parcours augmente avec la distance et ce de manière plus marquée pour la condition Fourmi que pour la condition Main. Cela est cohérent avec la littérature sur le respect de l'imagerie motrice des propriétés cinématiques de l'action motrice réelle (Fitts, 1954). En contradiction avec la littérature, l'absence de différence entre les groupes d'âge (excepté le groupe 75) semble suggérer des capacités encore préservées dans l'imagerie mentale et motrice à tout âge (Craik & Dirks, 1992; Ruggiero et al., 2008; Iachini et Giusberti, 2004). Une des explications possibles est la petitesse des longueurs à se représenter mentalement dans notre tâche. En effet, dans l'étude de Iachini et Giusberti (2004), les longueurs étaient, par exemple, de 50, 100 et 200 cm alors que dans notre tâche, la distance maximale était de 6, 12, et 24 cm. Cette distance trop courte aboutit à des différences de temps de mouvement plus restreintes, ce qui peut mener à l'impossibilité de dissocier les temps de mouvement des individus en fonction de leur âge (i.e. effet plafond). Enfin, le résultat essentiel de cette tâche est la différence entre le groupe "Alz" et le groupe "App" pour la condition Main, mais pas pour la condition Fourmi. Ceci suggère que les participants ayant un profil cognitif de type Alzheimer ont des capacités déficitaires spécifiques à l'imagerie motrice (et pas mentale).

Les participants ayant un profil cognitif de type Alzheimer ont donc des performances plus déficitaires dans la tâche d'imagerie motrice comparé aux participants appariés. Cette différence n'est pas présente dans la tâche d'imagerie mentale. Par conséquent, le ralentissement général observé chez des participants âgés, majoré dans le cadre d'une pathologie dégénérative, ne peut expliquer à lui seul les différences de performance observées dans la tâche d'imagerie motrice. Il serait maintenant intéressant de voir si la complexité des représentations motrices peut davantage pénaliser les participants ayant un profil cognitif de type Alzheimer comparés à des participants appariés. Pour cela, la tâche de rotation mentale a été mise en place.



#### 6.4. Tâche de rotation mentale

Alors que les études pionnières sur la rotation mentale utilisaient des figures géométriques simples (ou des photos d'objets) présentées à des angles différents et qu'il fallait apparier mentalement (Shepard & Metzler, 1971), des études plus récentes ont utilisé des stimuli plus complexes, et notamment des stimuli impliquant une composante motrice. Parsons (1994) utilisa ainsi des dessins de mains à différents degrés d'angles. Les participants devaient soit reproduire l'angle de présentation avec leur propre main, soit le simuler mentalement. Premièrement, une augmentation du temps était observée en fonction de l'angle présenté. En effet, les participants mettaient plus de temps pour reproduire les angles les moins confortables (180° par exemple, Parsons, 1994; Sekiyama, 1982). Deuxièmement, une corrélation positive a été trouvée entre les temps d'exécution réels et ceux de la simulation, y compris pour les angles les moins confortables. Parsons suggère ainsi que les tâches de rotation mentale sont résolues en simulant une rotation de la main jusqu'à ce que sa position coïncide avec celle de la main virtuelle présentée. Cette interprétation semble confirmée par une étude plus récente utilisant une tâche de rotation mentale avec pour stimuli des photographies de mains orientées différemment (Horst, Lier, & Steenbergen, 2011). En accord avec les résultats de Parsons, les auteurs ont montré que le temps de réponse augmentait avec l'angle de rotation de la main présentée. De plus, les temps de réponse dépendaient des contraintes biomécaniques, puisque ils étaient plus grands dans les cas de rotations latérales comparativement aux cas de rotations médiales (Horst et al., 2011). En effet, un mouvement de la main vers l'extérieur est moins fréquent et moins confortable que vers l'intérieur. Les auteurs ont nommé ce résultat l'effet *Direction Of Rotation* (DOR). De manière similaire, Ionta, Perruchoud, Draganski, & Blanke (2012) ont mis en évidence l'influence des contraintes posturales liées au placement des mains (i.e. placer ses mains derrière le dos) lors d'une tâche de jugement de latéralité. Considérés ensemble, les résultats

de ces études vont dans le sens de processus communs pour les actions imaginées et exécutées. Ces tâches de rotation impliqueraient une simulation mentale de l'action, en respectant les propriétés temporelles et cinématiques du mouvement qui auraient été internalisées (Ionta et al., 2012).

Concernant les performances de rotation mentale lors du vieillissement sain et pathologique, l'étude de Dominey, Decety, Broussolle, Chazot, & Jeannerod (1995) a comparé les performances à une tâche de rotation mentale d'individus sains de celles de patients atteints de la maladie de Parkinson. Un allongement des temps de réponse a été mis en évidence chez les patients comparativement aux participants sains. Or cette pathologie est caractérisée par des déficits majeurs de la rapidité et de la précision lors d'exécutions motrices. Par conséquent, les déficits sensori-moteurs dus aux pathologies du vieillissement semblent être mis en évidence dans les tâches de rotation mentale impliquant une composante motrice.

En conclusion, les performances à une tâche de rotation mentale, impliquant une composante motrice, peuvent donc mettre en évidence des déficits des couplages perception/action. C'est pourquoi nous proposons d'intégrer une tâche de rotation mentale dans cette étude. Les hypothèses formulées sont qu'un ralentissement global des temps de réponses chez les personnes âgées devrait être observé. De plus, les performances motrices se détériorant au cours du vieillissement, l'allongement des temps de réponse devrait être majoré pour les angles de rotation les moins confortables (180° et 240°), et ce, de manière plus importante lors du vieillissement pathologique.

#### 6.4.1. Protocole

Les **stimuli** étaient des photos de mains masculines affichées sur un fond noir au centre de l'écran. Cette main unique était présentée selon six angles de rotation (condition Angles :  $\{0^\circ, 60^\circ, 120^\circ, 180^\circ, 240^\circ, 320^\circ\}$ , Figure 16), et à l'aide du logiciel Photoshop<sup>®</sup>, la main droite était inversée et transformée en main gauche (condition Latéralité : {main droite; main gauche}). Ainsi, il y avait 12 stimuli possibles (6 Angles \* 2 Latéralités) et chaque stimulus était présenté cinq fois. Les participants réalisaient donc 60 essais. La taille de la main présentée à l'écran reflétait la réalité (21,5 cm en longueur et 12 cm en largeur).

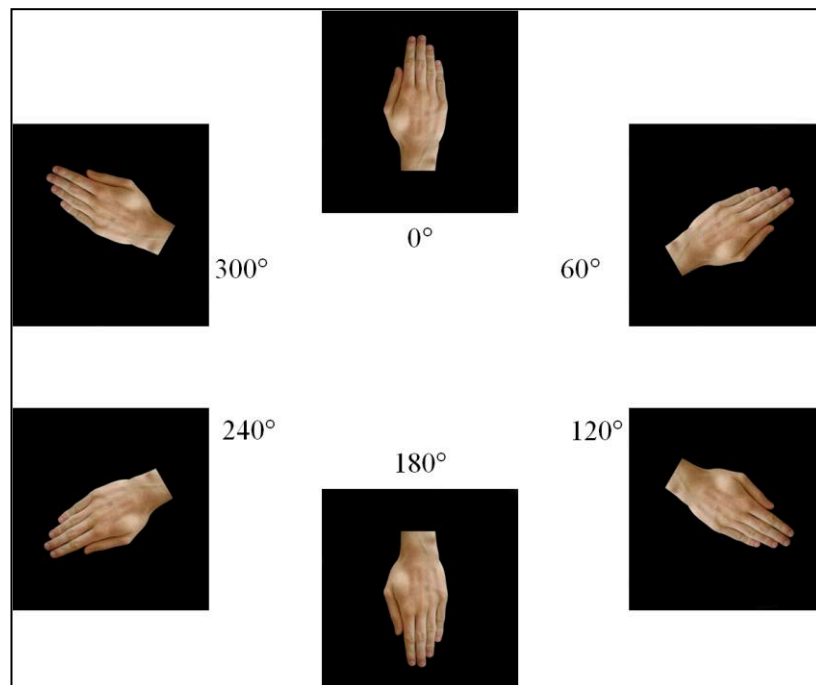


Figure 16. Présentation de six stimuli possibles dans la tâche de rotation mentale. A chaque essai, la même main d'homme est présentée. L'angle de présentation est différent en sachant que six angles sont possibles et que cette main peut être une main droite ou une main gauche. Pour l'illustration de la figure, trois mains droites ( $0^\circ$ ,  $120^\circ$  et  $240^\circ$ ) et trois mains gauches ( $60^\circ$ ,  $180^\circ$  et  $300^\circ$ ) sont représentées.

Concernant la **procédure**, les participants étaient assis face à un écran d'ordinateur. Une fois assis confortablement, le programme E-prime 2.0<sup>®</sup> était lancé et une consigne écrite s'affichait à l'écran. Une fois lue, les participants appuyaient sur la barre espace du clavier

pour débiter la première session. De manière aléatoire, une main avec un angle et une latéralité donnée était présentée au centre de l'écran. Les participants devaient alors juger de la latéralité de la main en pressant la touche "M" avec la main droite s'il s'agissait d'une main droite ou la touche "Q" avec la main gauche si, pour eux, il s'agissait d'une main gauche. La consigne spécifiait d'être le plus rapide et le plus précis possible. Une fois la réponse émise, un écran noir était affiché pendant 1000 ms jusqu'à ce que l'essai suivant ne démarre avec l'apparition du stimulus suivant. Chaque session comportait douze essais correspondant aux douze stimuli possibles. Les participants réalisaient donc 5 sessions. Chaque session était séparée de la précédente par une pause caractérisée par l'apparition de la consigne à l'écran permettant de limiter les oublis de la consigne et des boutons réponses. Les participants appuyant sur la barre espace lorsqu'ils étaient prêts à commencer la session suivante.

#### 6.4.2. Résultats

Pour chaque participant, le nombre de bonnes réponses et les temps de réponse (noté TR) étaient recueillis. Les TR correspondaient au temps entre l'affichage de la cible et l'appui sur la touche "M" ou "Q". Dans le but de clarifier les résultats, le nombre de bonnes réponses est transformé en pourcentage (%BR) en divisant ce nombre par le nombre total d'essai et en le multipliant par 100. Le Tableau 3 résume l'ensemble des données moyennées par groupe.

Moyenne	"35"	"45"	"55"	"65"	"75"	"85"	"App"	"Alz"
<b>%BR</b>	89,8	93,6	90,2	84,5	82,0	70,6	85,2	78,6
<b>TR</b>	1113,6	1261,3	1155,2	1577,4	1903,8	2455,8	1560,3	3250,8

Tableau 3. Résumé des données moyennées du pourcentage de bonnes réponses (%BR) et du temps de réaction (noté TR) en fonction du groupe pour la tâche de rotation mentale.

D'un point de vue **statistique**, et concernant **la variable dépendante %BR**, le seul effet principal est celui du Groupe ( $F_7 = 49,66$ ,  $p < 0,001$ ). L'analyse des contrastes post-hoc (F de Scheffé) révèle plus précisément que les groupes "35", "45", et "55" ne sont pas significativement différents. Les différences significatives se situent entre le groupe "65" avec les groupes "35", "45", "55" et "85 et +" (respectivement  $p = 0,002$ ,  $p < 0,001$ ,  $p = 0,004$ ,  $p < 0,001$ ), entre le groupe "75" avec les groupes "35", "45", "55" et "85 et +" ( $p < 0,001$  pour chacune des comparaisons), et entre le groupe "85 et +" et les groupes "35", "45", "55", "65", et "75" ( $p < 0,001$  pour toutes les comparaisons). Enfin une différence significative est présente entre les groupes "Alz" et "App" ( $p = 0,035$ ). Cela signifie qu'excepté pour les groupes "35", "45", et "55", le %BR diminue significativement avec l'âge. De même, la différence entre le groupe "Alz" et le groupe "App" laisse à penser que le nombre de bonnes réponses diminue chez les participants ayant un profil cognitif de type Alzheimer. De manière intéressante, une différence significative est observée entre le groupe "Alz" et le groupe "85 et +" ( $p = 0,001$ ). Ce dernier résultat suggère que le groupe "Alz" donne significativement plus de bonne réponse que le groupe "85 et +".

Concernant **la variable TR**, le choix a été fait de se limiter aux essais où les participants avait donné une bonne réponse (réponse main droite lorsque main droite présentée et inversement) afin de prendre uniquement les essais où les participants ont effectué la rotation mentale. Un **effet principal** de la variable Groupe sur le TR a été observé ( $F_7 = 45,868$  ;  $p < 0,001$ ). Un effet principal de l'Angle ( $F_5 = 28,8$ ;  $p = 0,001$ ) est également présent. Par contre, aucun effet principal de la latéralité du stimulus n'a été observé ( $F_1 = 0,106$  ;  $p = 0,745$ ). Concernant l'effet principal du groupe âge ( $F_7 = 45,868$  ;  $p < 0,001$ ), l'analyse des contrastes post-hoc (F de Scheffé) a permis de spécifier que le groupe "Alz" est différent du groupe "App" et "85 et +" ( $p < 0,001$ ) suggérant un ralentissement plus marqué pour le groupe "Alz", y compris par rapport à des personnes plus âgées. Il est également à

noter que le groupe "65" serait différent du groupe "35" ( $p = 0,053$ ), mais cela reste une tendance ; que le groupe "75" est différent du groupe "35", "45", et "55" (respectivement  $p < 0,001$  ;  $p = 0,018$  ;  $p = 0,001$ ) et enfin que le groupe "85 et +" est significativement différent du groupe "35", "45", "55" et "65" (respectivement  $p < 0,001$  pour les trois premières comparaisons et  $p = 0,02$  pour la dernière). Ainsi une augmentation du temps de réaction est observée avec l'augmentation de l'âge, et ce en moyenne à partir de 65 ans. Concernant l'effet principal de la condition Angle ( $F_5 = 28,8$ ;  $p < 0,001$ ), l'analyse des contrastes post-hoc (F de Scheffé) permet de spécifier que c'est l'angle  $180^\circ$  qui est différent de tous les autres angles (i.e.  $0^\circ$ ,  $60^\circ$ ,  $120^\circ$ ,  $240^\circ$ ,  $300^\circ$ ,  $p < 0,001$  pour chaque comparaison). Cela signifie que l'angle de  $180^\circ$  semble le plus difficile (TR plus élevé) quel que soit le groupe d'âge.

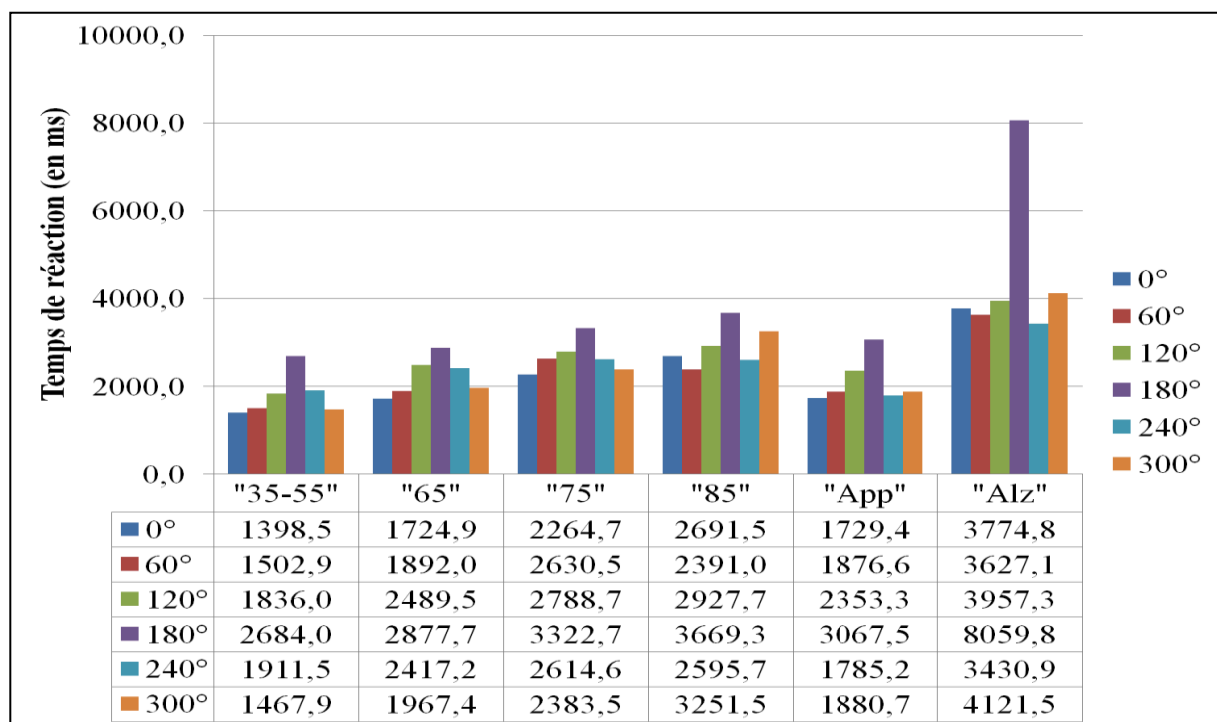


Figure 17. Histogramme et tableau des temps de réaction (en ms) en fonction du groupe d'âge et pour l'ensemble des modalités de la condition Angle. Etant non différent significativement et afin de clarifier la figure, les temps de réaction des groupes "35", "45", et "55" sont moyennés et représentés ensemble sous l'étiquette "35 - 55". Il est à noter l'augmentation plus marquée des TR pour l'angle  $180^\circ$  et ce de manière majorée pour le groupe "Alz".

Concernant **les effets d'interactions**, un effet d'interaction entre la variable Groupe et Angle est observé ( $F_{35} = 2,258$  ;  $p < 0,001$ ). Il existe également un effet d'interaction entre les variables Angle et Latéralité ( $F_5 = 4,240$  ;  $p < 0,001$ ). En revanche, il n'y a pas d'effet d'interaction entre les variables Groupe et Latéralité ( $F_7 = 0,126$ ;  $p = 0,996$ ) et entre les variables Groupe, Angle et Latéralité ( $F_{35} = 0,86$  ;  $p = 0,696$ ). Ces résultats suggèrent que la latéralité de la main présentée n'augmente pas la difficulté quel que soit l'âge des participants ou lorsque le participant appartient au groupe "Alz" comparé au groupe "App". Concernant l'effet d'interaction entre les variables Groupe et Angle sur les TR ( $F_{35} = 2,258$  ;  $p < 0,001$ ), les analyses de contrastes post-hoc de Schéffé révèlent plus précisément que c'est le groupe "Alz" pour la modalité 180° de la condition Angle qui est significativement différent de tous les autres groupes, y compris du groupe "85 et +" et du groupe "App" (respectivement pour ces deux dernières conditions limitées à la modalité 180° de la condition Angle :  $p = 0,004$  et  $p < 0,001$ ). Cela suggère que les TR des participants du groupe "Alz" seraient plus élevés que les TR des autres participants (cf. effet principal Groupe sur TR,  $F_7 = 45,868$  ;  $p < 0,001$ ) et que cet effet serait majoré pour l'angle de 180°. La Figure 17 représente les TR en fonction du Groupe et selon les différents angles. Concernant l'effet d'interaction des conditions Angle et Latéralité sur les TR ( $F_5 = 4,240$  ;  $p < 0,001$ ), l'analyse des contrastes post-hoc (F de Scheffé) révèle plus précisément que les combinaisons "Main droite"/"180°" et "Main gauche"/"180°" des variables Angles et Latéralité ne sont pas différentes entre elle ( $p = 0,999$ ) mais sont toutes les deux significativement différentes de toutes les autres combinaisons d'angle et de latéralité ( $p < 0,001$  pour toutes les comparaisons), excepté avec la combinaison "Main\_Droite"/"120°" (respectivement  $p = 0,219$  et  $p = 0,631$ ) et "Main\_Gauche"/"240°" (respectivement  $p = 0,116$  et  $p = 0,453$ ). Cela signifie que les stimuli présentés avec un angle de 180° sont plus difficiles à catégoriser (TR plus élevés) et que cette difficulté est retrouvée quelle que soit la latéralité de la main présentée (Droite/Gauche).

### 6.4.3. Conclusion

En résumé, le pourcentage de bonnes réponses diminue avec l'âge, ce qui est en accord avec la littérature (Craik & Dirks, 1992; Ruggiero et al., 2008). Et même si le groupe "Alz" est déficitaire comparé au groupe "App", il est intéressant de noter que le groupe "85 et +" est plus déficitaire en terme de %BR que le groupe "Alz". La pathologie de type Alzheimer semble donc entraîner une accélération de cette diminution par rapport à un groupe apparié.

Concernant les temps de réaction (TR), ces derniers sont significativement en augmentation à partir de 65 ans. Cette augmentation de TR est davantage marquée chez des participants ayant un profil cognitif de type Alzheimer. Un effet de l'angle est également observé. L'augmentation des TR chez les participants ayant un profil cognitif de type Alzheimer est davantage marquée pour l'angle de 180° en comparaison à des participants appariés. Autrement dit, les tâches de rotation motrice sont plus déficitaires (TR plus élevés) chez des patients ayant un profil cognitif de type Alzheimer que chez des participants sains appariés, ce qui est cohérent avec les résultats trouvés dans la tâche d'imagerie motrice. Ce déficit est majoré pour cette population pathologique lorsque la tâche implique une représentation motrice complexe (Angle de 180°).

Ainsi la complexité de l'imagerie motrice semble impacter les performances au cours du vieillissement, et ce, de manière plus marquée chez des personnes atteintes d'une pathologie dégénérative de type Alzheimer. Mais quel est l'impact de tels déficits dans les relations perception/action ? De précédentes études ont montré que la limite d'action dépend des capacités réelles des individus ainsi que de leur capacité d'imagerie motrice (Coello et al., 2008; Grafton et al., 1997). Délimiter son espace d'action est primordial pour interagir de manière efficiente avec son environnement. Alors qu'en est-il chez la personne âgée saine ou atteinte d'une pathologie dégénérative ? C'est avec l'idée de répondre à cette question que la tâche d'atteignabilité a été mise en place.



## 6.5. Tâche d'atteignabilité

Le concept d'atteignabilité correspond à la limite spatiale pour laquelle un individu considère qu'un objet atteignable en tendant le bras devient non atteignable. Deux espaces semblent alors se définir : l'espace péri-personnel où il est possible d'interagir directement avec les objets de l'environnement et l'espace extra-personnel où une action du corps entier est nécessaire pour atteindre un objet. Dès 1968, Trevarthen fait référence à "l'espace comportemental immédiat". Il décrit cette portion de l'espace comme étant définie par les zones spatiales où des opérations manuelles sont possibles directement (Trevarthen, 1968). Plus récemment, les recherches distinguent l'espace péri-personnel, identique à l'espace comportemental immédiat de Trevarthen, et l'espace extra-personnel (Rizzolatti, Matelli, & Pavesi, 1983; Sakata & Kusunoki, 1992). Le modèle de référence sur l'organisation spatiale de notre environnement est celui de Previc (1993). Son modèle propose quatre régions spatiales spécifiques (Figure 18) : l'espace péri-personnel, l'espace extra-personnel focal, l'espace extra-personnel d'action, et l'espace extra-personnel ambiant (Previc, 1998; Previc, 1990).

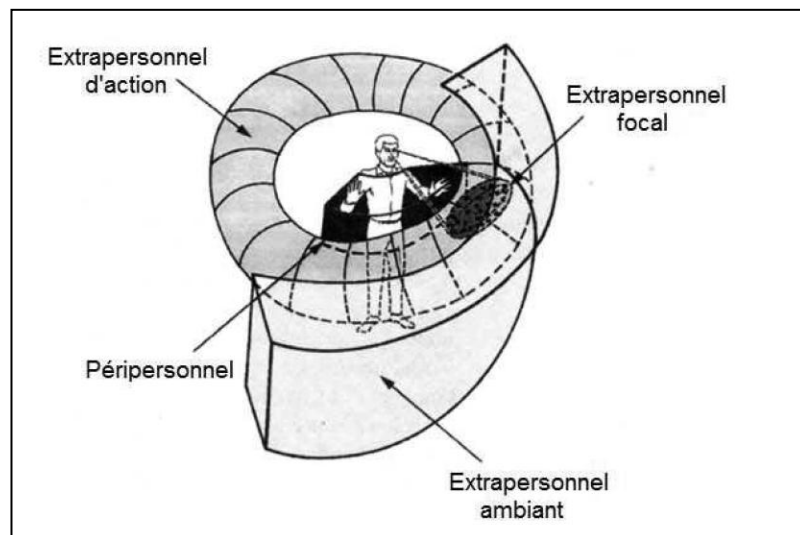


Figure 18. Schéma illustrant la catégorisation des espaces d'un individu (d'après Previc, 1998).

L'espace péri-personnel est celui qui nous concerne dans cette thèse. Previc le définit comme basé sur un référentiel égocentrique et délimité par les capacités d'action (longueur du bras, prise en compte des outils à disposition,...). La définition de l'espace péri-personnel impliquerait les systèmes visuels, tactiles, proprioceptifs, et vestibulaires ainsi que les structures nécessaires à l'exécution des actions motrices. L'objectif des recherches a alors été de définir les capacités des individus à estimer les limites de leur espace péri-personnel. Une des études princeps s'est par exemple basée sur des jugements perceptifs de l'atteignabilité, ou non, de cibles affichées à différentes distances du participant (Carello, Groszofsky, Reichel, Solomon, & Turvey, 1989). La tâche consistait à dire oralement si les cibles présentées pouvaient ou non être atteintes par un geste du bras. Une estimation de la distance que les participants pensent pouvoir atteindre est définie en présentant un grand nombre de cibles à différentes distances. Cette estimation correspond ainsi à leur limite d'atteignabilité perçue, délimitée par le changement des réponses "oui je peux atteindre" en réponse "non je ne peux pas atteindre cette cible". Élément intéressant, il est à noter que dans toutes les expériences qui composent leur étude, Carello et ses collaborateurs rapportent une surestimation de l'ordre de 10% dans l'estimation de la limite d'atteignabilité par rapport aux capacités réelles. Ces résultats ont été retrouvés de nombreuses fois dans les études qui ont suivi et devront donc être pris en compte dans nos résultats (Bootsma, Bakker, van Snippenberg, & Tdlohreg, 1992; Coello & Iwanow, 2006; Fischer, 2005; Fischer, 2000; Gabbard, Ammar, & Lee, 2006; Gabbard, Ammar, & Rodrigues, 2005; Heft, 1993; Robinovitch, 1998; Rochat & Wraga, 1997; Witt & Proffitt, 2008). La question posée fut alors celle des mécanismes permettant de déterminer cette limite d'atteignabilité. Trois étapes opérationnalisées ont été décrites par Carello et ses collaborateurs (1989). En se basant sur différents indices rétiniens (perspective linéaire, disparité binoculaire, gradients de texture,...), et extra-rétiniens (vergence, accommodation, Cutting & Vishton, 1995), la première étape consiste à déterminer

visuellement la distance entre l'objet et un point du corps pris comme référence (i.e. le membre devant atteindre l'objet). La seconde étape consiste à prédire l'extension maximale du membre devant atteindre l'objet. Enfin, la dernière étape consiste à comparer si la distance estimée de l'objet (étape 1) est moins grande que l'extension maximale des membres concernés (étape 2). Si c'est le cas, l'objet serait alors catégorisé comme faisant partie de l'espace péri-personnel. Ainsi la capacité à déterminer la limite d'atteignabilité reposerait, entre autre, sur la prédiction des conséquences sensorielles d'une action motrice. Comme vu précédemment, ces prédictions sont générées par les modèles directs (Wolpert et al., 1998). Il a d'ailleurs été mis en évidence que la perception d'un objet dans l'espace péri-personnel active des zones cérébrales impliquées dans la motricité intentionnelle telles que le cortex pariétal, le cortex pré-moteur, l'aire motrice supplémentaire et le cervelet (Coello et al., 2008; Grafton, Fadiga, Arbib, & Rizzolatti, 1997). De ce fait, tester les capacités d'un individu à définir sa limite d'atteignabilité permet d'estimer la précision des prédictions des modèles internes. Par ailleurs, certaines recherches ont déjà été menées dans le but de tester les capacités des personnes âgées à définir leur limite d'atteignabilité (Gabbard et al., 2011). Cette étude a mis en évidence que les participants âgés surestimaient davantage leur limite d'atteignabilité et qu'ils étaient également plus variables dans leur réponse par rapport à des participants jeunes. Dans ce cadre, une tâche d'atteignabilité sera intégrée à notre étude 5. Elle consistera en l'affichage de cibles visuelles à différentes distances du participant qu'il devra catégoriser en atteignable/non atteignable.

### 6.5.1. Protocole

Les **stimuli** étaient des images virtuelles représentant une table sur fond noir affichées sur l'écran (Figure 19). Le bord de la table virtuelle était visible et un point noir matérialisait la position de départ de la main du participant. Un gobelet était positionné à différents endroits sur la table virtuelle dans l'axe sagittal par rapport aux participants. Par conséquent, ce gobelet donnait l'illusion d'être plus ou moins éloigné du point de départ (condition Distance). Vingt-cinq distances différentes étaient possibles (condition Distance : {40, 50, 60, 70, 75, 80, 85, 90, 95, 100, 105, 110, 115, 120, 125, 130, 135, 140, 145, 150, 155, 160, 170, 180, 190 cm}) donnant donc 25 stimuli possibles. Chaque stimulus était présenté une fois de manière aléatoire au sein d'une session, les participants réalisant trois sessions. Par conséquent, les participants réalisaient soixante-quinze essais (25 Distance \* 3 sessions).

Concernant **la procédure**, une fois les participants assis confortablement face à un écran d'ordinateur, le programme E-prime 2.0<sup>®</sup> était lancé. Chaque session commençait par l'affichage d'une consigne écrite. Après l'avoir lu et lorsqu'il était prêt, le participant appuyait sur la barre espace du clavier pour débiter la première session. Le premier stimulus apparaissait (gobelet posé à une distance de X cm sur la table virtuelle). Le participant devait alors déterminer s'il pouvait ou non atteindre le gobelet en prenant en compte le fait que (1) sa main droite était posée sur le point de départ et que (2) il devait s'imaginer atteindre l'objet en tendant simplement le bras et par conséquent sans se lever ou même bouger le buste et les épaules. Si le participant pensait que le gobelet était atteignable, il appuyait sur la touche "F", sinon il appuyait sur la touche "S" (gobelet non atteignable). Les réponses s'effectuaient le plus rapidement et précisément possible à l'aide de la main gauche uniquement, la main droite étant laissée inactive pour ne pas interférer avec la simulation motrice. Dès la réponse donnée, un écran noir était affiché pendant 1000 ms. Puis l'essai suivant commençait avec l'apparition d'un nouveau stimulus. Une fois les 25 essais de la session effectués, la consigne

réapparaisait en guise de pause et, pour éviter tout oubli de la consigne et des boutons réponses. Le participant appuyait sur la barre "espace" dès qu'il était prêt à commencer la session suivante. Les trois sessions se déroulaient de la même façon.

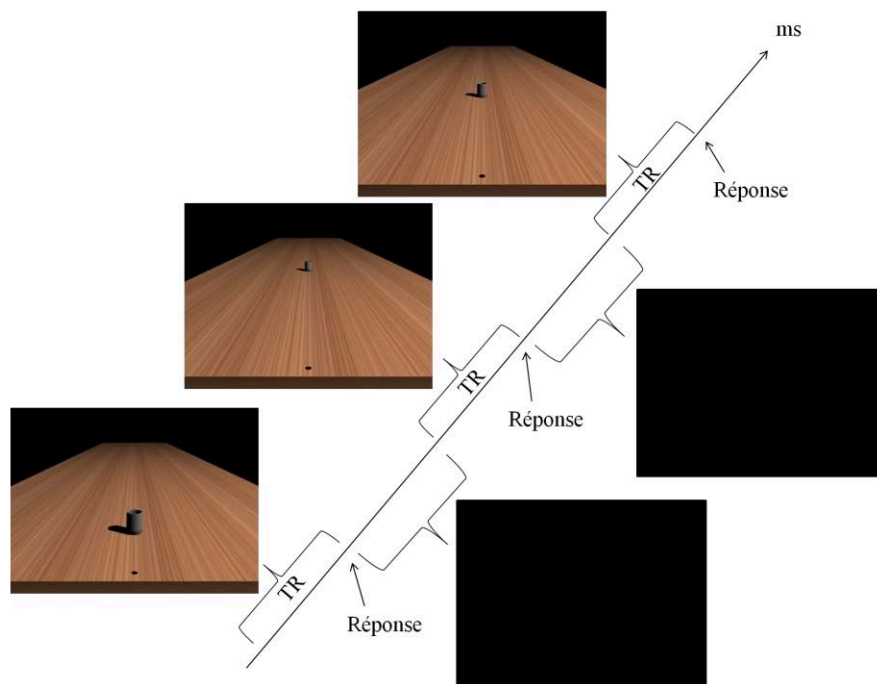


Figure 19. Schéma du protocole de la tâche d'atteignabilité. Trois essais successifs sont représentés. Un essai correspond à la présentation d'un stimulus jusqu'à ce que le participant donne sa réponse à la question "puis-je atteindre l'objet présenté sur la table?" en appuyant sur un des deux boutons réponses (touche "F" : "oui je peux l'atteindre", touche "S" : "non je ne peux pas l'atteindre"). Une fois la réponse donnée, un écran noir est affiché pendant 1000 ms, puis un second essai commence avec l'apparition d'un nouveau stimulus. Respectivement de bas en haut sont représentées les distances de 40, 190 et 115 cm. La notation TR correspond au Temps de Réponse. Ce TR, exprimé en ms, correspond au temps entre l'affichage du stimulus et la réponse du participant (appui sur un des deux boutons réponses).

### 6.5.2. Résultats

Les réponses des participants étaient représentées par la distribution de la proportion d'essais pour lesquels le gobelet était considéré comme non atteignable. Par l'intermédiaire d'un script Matlab<sup>®</sup>, les données ont été modélisées, pour chaque participant à partir d'une fonction gaussienne cumulée dont les paramètres (moyenne et déviation standard) étaient estimés par la procédure du maximum de vraisemblance. Les Points d'Egalisations Subjectives (PES) correspondent à la moyenne de la distribution et reflètent le seuil d'atteignabilité en cm, c'est-à-dire la distance à laquelle il faut présenter le gobelet pour obtenir, de la part des participants, 50% de réponses atteignables et 50% de réponses non atteignables. Afin de prendre en compte les capacités réelles de chaque participant, le PES de chacun est divisé par la longueur de leur bras. Le résultat étant multiplié par 100 afin d'obtenir un pourcentage de surestimation (pour les valeurs supérieures à 100%) ou de sous-estimation (pour les valeurs inférieures à 100%). *A posteriori*, les participants (excepté 2) ayant tous surestimé leur limite d'atteignabilité, cette variable dépendante sera noté %Sur pour pourcentage de surestimation. Une Déviation Standard (DS) était également obtenue de la fonction gaussienne cumulée. Une DS élevée reflétait une variabilité accrue dans les réponses du participant. A l'inverse, une DS faible révélait peu de variabilité dans les réponses du participant. Dans ce cadre, la DS sera considérée comme un indice de la difficulté de la tâche. Enfin, les temps de réponses (TR) qui correspondent à la durée entre la présentation du stimulus et l'enregistrement de la réponse (Figure 19) ont été recueillis pour chaque essai. Le Tableau 4 reprend les moyennes pour les trois variables dépendantes (%Sur, SD et TR) en fonction de la variable Groupe.

D'un point de vue **statistique**, il n'est pas retrouvé d'effet principal de la condition Groupe sur **la variable dépendante %Sur** ( $F_7 = 1,154$ ,  $p = 0,334$ ). Cela signifie que, quel que soit le groupe, l'ensemble des participants estime avec la même précision leur limite

d'atteignabilité. Il est à noter que la comparaison du %Sur moyen avec une norme de 110% (pourcentage de surestimation habituellement retrouvé dans la littérature, Carello et al., 1989) révèle une différence significative de  $p < 0,001$  pour chaque groupe. Nos participants surestiment donc tous leur limite d'atteignabilité, et ce, de manière plus importante que lors de tâche similaire réalisée lors de précédentes études. Concernant **la variable dépendante SD**, un effet principal de la condition Groupe sur la variable SD est trouvé ( $F_7 = 5,073$ ,  $p < 0,001$ ). L'analyse des contrastes post-hoc (F de Scheffé) révèle plus précisément que les différences se situent entre les groupes "85 et +" et les autres groupes ("35" :  $p < 0,001$  ; "45" :  $p < 0,001$  ; "55" :  $p = 0,001$ , "65" :  $p = 0$ , et "Alz" :  $p = 0,039$ ) excepté avec les groupes "75" et "App" ("75" :  $p = 0,120$  ; "App" :  $p = 0,173$ ). Il est également à noter l'absence de différence significative entre le groupe "Alz" et le groupe "App" ( $p = 0,999$ ). Cela suggère que même si les participants surestiment de manière similaire leur limite d'atteignabilité (voir absence d'effet principal Groupe sur %Sur,  $F_7 = 1,154$ ,  $p = 0,334$ ), la tâche est plus difficile pour le groupe le plus âgé, et ce, même par rapport à un groupe de participants moins âgés mais ayant un profil cognitif de type Alzheimer ou syndromes apparentés.

Enfin, concernant **la variable dépendante TR**, un effet principal du Groupe sur les TR est observé ( $F_7 = 13,431$ ,  $p < 0,001$ ). L'analyse des contrastes post-hoc (F de Scheffé) révèle plus précisément que les différences se situent entre le groupe "Alz" et tous les autres groupes ( $p < 0,001$  pour les groupes "35" à "65" et pour le groupe "App" ;  $p = 0,006$  pour le groupe "75" et  $p = 0,003$  pour le groupe "85 et +"). Cela signifie que même si tous les participants surestiment leur limite d'atteignabilité de manière égale (voir absence d'effet principal du Groupe sur %Sur,  $F_7 = 1,154$ ,  $p = 0,334$ ) et que les participants, ayant un profil cognitif de type Alzheimer, le font aussi difficilement que les autres groupes (Analyse Schéffé de l'effet principal du Groupe sur la variable SD entre le groupe "Alz" et "App" :  $p = 0,999$ ),

ces participants du groupe "Alz" mettent en revanche significativement plus de temps en moyenne pour réaliser leurs estimations que les participants des autres groupes.

<b>Moyenne (Ecart-type)</b>	<b>% Sur</b>	<b>SD</b>	<b>TR (ms)</b>
<b>"35"</b>	148,0 (26,9)	15,5 (7,3)	1264,7 (372,6)
<b>"45"</b>	154,4 (29,0)	15,6 (5,6)	1299,6 (395,1)
<b>"55"</b>	160,2 (21,0)	16,6 (7,4)	1593,6 (798,1)
<b>"65"</b>	165,5 (31,3)	21,3 (8,9)	1486,9 (430,6)
<b>"75"</b>	140,2 (23,8)	23,5 (14,6)	2400,2 (1037,2)
<b>"85 et +"</b>	165,6 (55,3)	48,3 (44,6)	2317,6 (1288,0)
<b>"Alz"</b>	146,5 (35,3)	20,0 (7,0)	4362,0 (2442,8)
<b>"App"</b>	159,2 (41,9)	24,9 (24,8)	1715,4 (901,2)

Tableau 4. Données moyennées (et écart-type) du pourcentage de surestimation (%Sur), de la déviation standard (DS) et du temps de réponse (TR) en fonction de la variable Groupe.

### 6.5.3. Conclusion

Les participants surestiment leur limite d'atteignabilité de manière similaire quel que soit leur groupe d'appartenance (y compris les participants ayant un profil cognitif de type Alzheimer). Cette surestimation se fait dans cette étude de manière plus importante que les surestimations habituellement observées dans d'autres études (Carello et al., 1989). De plus, les participants les plus âgés (groupe "85 et +") semblent avoir plus de difficultés à estimer leur limite d'atteignabilité comparés aux groupes plus jeunes mais également au groupe des participants ayant un profil cognitif de type Alzheimer. Cependant, même si les participants



du groupe "Alz" éprouvent des difficultés similaires par rapport au groupe apparié à estimer leur limite d'atteignabilité, le temps mis pour faire cette estimation est en revanche significativement plus long que pour ce même groupe "App". Si de futures investigations retrouvent cette dissociation, alors la surestimation de l'espace d'atteignabilité et le temps mis pour la réaliser pourraient respectivement devenir des indicateurs du vieillissement sain et du vieillissement pathologique de type Alzheimer.

Malgré un ralentissement spécifique à l'imagerie motrice lors des relations perception/action, les interactions avec l'environnement sont possibles même pour les personnes atteintes d'une pathologie dégénérative. Cependant la question reste posée quant à l'influence de l'action motrice sur les temps d'intégrations sensoriels. Il serait donc pertinent d'intégrer une tâche de jugement d'ordre temporel testant l'effet de liage sensoriel par l'action au cours du vieillissement sain et pathologique.

## 6.6. Tâche de jugement d'ordre temporel

Les relations entre motricité et perception concernent aussi l'intégration des traitements des différents attributs d'un même objet en un percept unique. Comme vu précédemment, il existe des asynchronies (Aymoz & Viviani, 2004; Livingstone & Hubel, 1987; Moutoussis & Zeki, 1997a; Viviani & Aymoz, 2001) entre les temps d'intégration de différents attributs (forme, couleur,...). Les études 1 et 2 de cette thèse mettent en avant le fait que la motricité volontaire pourrait jouer le rôle de système de référence facilitant cette intégration sensorielle et diminuant ainsi les asynchronies (Corveleyn et Coello, 2013 ; Corveleyn et al., 2012). Le liage sensoriel par l'action semble essentiel dans les capacités d'un individu à interagir rapidement et efficacement avec son environnement. Or dans le cadre du vieillissement pathologique, une diminution et un ralentissement des interactions avec l'environnement sont observés (Brogmus, 1991; Stelmach & Hömberg, 1993; Warabi et al., 1986; Cole & Beck, 1994; Cole, Rotella, & Harper, 1999). Cependant, le liage sensoriel par l'action n'a jamais été montré sur des participants âgés atteints ou non d'une pathologie dégénérative. Par conséquent, un des objectifs de cette étude était de trouver un paradigme permettant de tester le liage sensoriel par l'action dans une population âgée saine ou atteinte d'une pathologie dégénérative. La visée diagnostique de ces tâches avait pour conséquence qu'il n'était pas envisageable d'utiliser un matériel complexe comme celui utilisé dans les précédentes études (Corveleyn & Coello, 2013; Corveleyn et al., 2012). En effet, les passations devaient pouvoir être réalisées chez les personnes ou dans les hôpitaux, cliniques, EHPAD,... ce qui nécessite un matériel transportable. Par conséquent, **en se basant sur les travaux d'Aymoz et Viviani (2004)**, une tâche de TOJ sur vidéo a été mise en place. En effet, ces auteurs ont montré que l'asynchronie entre le mouvement d'une cible et son changement de couleur disparaissait lorsque ces changements avaient lieu en interaction avec une main virtuelle. Leur interprétation de ces résultats faisait appel aux modèles internes activés aussi

bien lors de l'exécution, de la simulation motrice ou lors de l'observation d'une action par un individu (Fadiga et al., 1995; Grezes et al., 1998; Hari et al., 1998; Johansson, 1973; Rizzolatti et al., 1988; Rizzolatti, Fadiga, Gallese, & Fogassi, 1996b). Un exemple de cette anticipation perceptivo-motrice possible à partir de l'observation est donné par l'écriture. Orliaguet, Kandel et Boël (1997) ont ainsi montré que lors de l'écriture de paires de lettres, le mouvement graphique produit pour la première lettre pouvait servir à anticiper l'identité de la seconde. Ces résultats indiqueraient que le participant est capable d'anticiper, à partir d'une présentation perceptive d'une cinétique de mouvement, les informations sur la conséquence du mouvement en simulant mentalement ce dernier (Orliaguet, Kandel, & Boë, 1997). Ce type de paradigme est tout à fait adapté aux contraintes cliniques imposées. Il se base sur des vidéos et ne requiert donc "qu'un" système informatique. Les consignes semblent simples ("quel élément entre le changement de couleur et le changement de position est perçu en premier ?") et peuvent être répétées à chaque essai.

#### *6.6.1. Protocole*

Les stimuli étaient des vidéos où s'affichait, au centre de l'écran, une balle ronde de couleur rouge et de 1 cm de diamètre. Cette balle se déplaçait du centre de l'écran au coin en haut à gauche. Le déplacement de la balle était dû à l'intervention (condition motrice) ou non (condition perceptive) d'une main virtuelle venant prendre la balle. Avant ou pendant son déplacement, la balle changeait de couleur passant du rouge au vert. Le début du déplacement et le changement de couleur pouvaient être séparés de -280 à +280 ms par pas de 80 ms (Stimulus onset asynchrony (SOA) : {-280 ; -200 ; -120 ; -40 ; 0 ; 40 ; 120 ; 200 ; 280}). Neuf essais étaient donc possibles dans une session, et ce, pour chacune des deux conditions (perceptive et motrice). Les participants réalisaient quatre sessions à la suite. Ainsi, chaque participant réalisait 36 essais dans chaque condition (perceptive et motrice). Les neuf SOA

ainsi que les deux conditions étaient présentées de manière randomisées. La Figure 20 illustre ce protocole de TOJ.

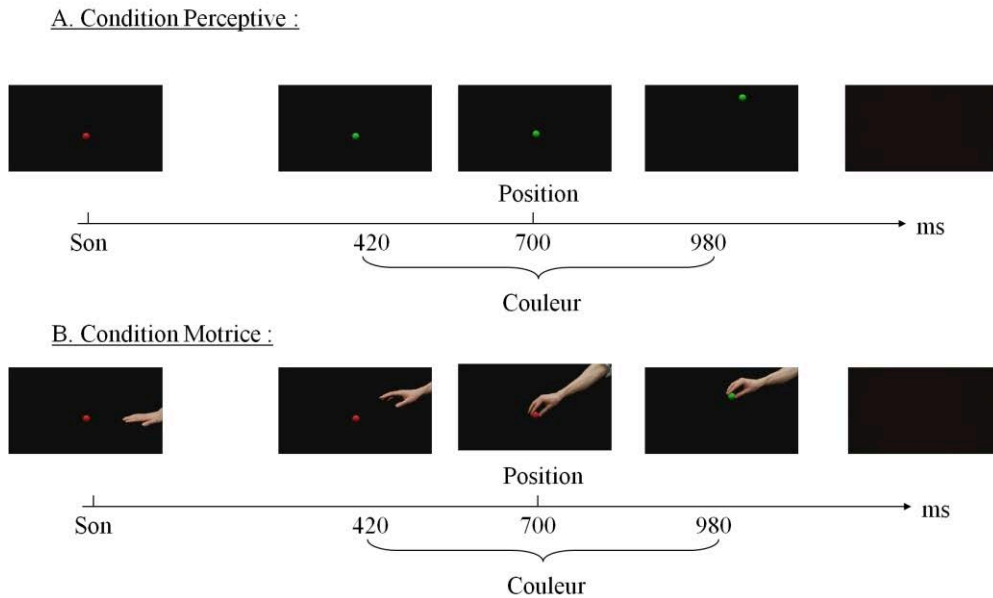


Figure 20. Séquence temporelle des changements dans la tâche de TOJ selon la condition perceptive (A.) et motrice (B.). Pour l'illustration, des captures d'images de la vidéo présentée aux participants ont été ajoutées. Elles représentent un changement de couleur avant la position (A.) et un changement de couleur après la position (B.)

Concernant la procédure, une fois les participants assis confortablement face à un écran d'ordinateur, le programme E-prime 2.0<sup>®</sup> était lancé. Chaque session commençait par l'affichage d'une consigne écrite. Après l'avoir lu et lorsqu'il était prêt, le participant appuyait sur la barre espace du clavier pour débiter la première session. La première vidéo apparaissait et les changements (couleur et déplacement de la cible) s'opéraient. Une fois la vidéo terminée, un écran noir était affiché pendant 2000 ms. Le participant devait alors définir si c'était le changement de couleur ou le déplacement de la cible qui était survenu en premier. Pour cela, il devait appuyer sur la touche "Q" s'il pensait que c'était la couleur et sur la touche "M" s'il pensait que c'était le déplacement. Les réponses s'effectuaient le plus rapidement et précisément possible. Dès la réponse donnée, un écran noir était affiché pendant 1000 ms puis

l'essai suivant commençait avec l'apparition d'un nouveau stimulus. Après chaque session (correspondant aux neuf SOA), une pause était proposée au participant. La consigne était alors affichée sur l'écran et le participant appuyait sur la barre espace pour commencer la session suivante. Une fois les 36 essais d'une condition effectués (perceptive ou motrice), l'expérimentateur lançait les quatre sessions de la seconde condition.

### *6.6.2. Résultats*

Les réponses des participants étaient représentées par la distribution de la proportion d'essais pour lesquels le déplacement de la balle a été perçu en premier par les participants. Par l'intermédiaire d'un script Matlab<sup>®</sup>, les données ont été modélisées, pour chaque participant à partir d'une fonction gaussienne cumulée dont les paramètres (moyenne et déviation standard) étaient estimés par la procédure de maximum de vraisemblance. Le Point de Simultanéité Subjectif (PSS) correspond à la moyenne de la distribution et reflète le temps physique qui doit séparer l'occurrence du changement de couleur et le début du déplacement de la balle pour que le participant les perçoive comme synchrones. La déviation standard reflète la variabilité des réponses du participant et correspond donc à la difficulté de la tâche. Une déviation standard élevée correspond à une variabilité importante des réponses du participant et donc à une tâche pouvant être considérée comme difficile.

En réalité, les données n'ont pas pu être modélisées pour une grande partie des participants. En effet, pour modéliser les données selon une fonction gaussienne cumulée, il est nécessaire d'avoir une majorité de réponses 0 pour les SOA négatifs et de réponse 1 pour les SOA positifs afin que la modélisation ait une qualité d'ajustement suffisante. Or, les réponses de 56/126 participants ne respectaient pas cette forme (44%). Cela a mené à l'obtention de modélisation représentée à la Figure 21 dont les paramètres ne peuvent pas être estimés. Les données de 44% des participants n'ayant pu être calculées, il n'est pas pertinent

scientifiquement de réaliser des statistiques et de comparer les différents groupes. Il est donc proposé en discussion de remettre en question la méthodologie de cette étude et de proposer des pistes d'amélioration pour les études futures.

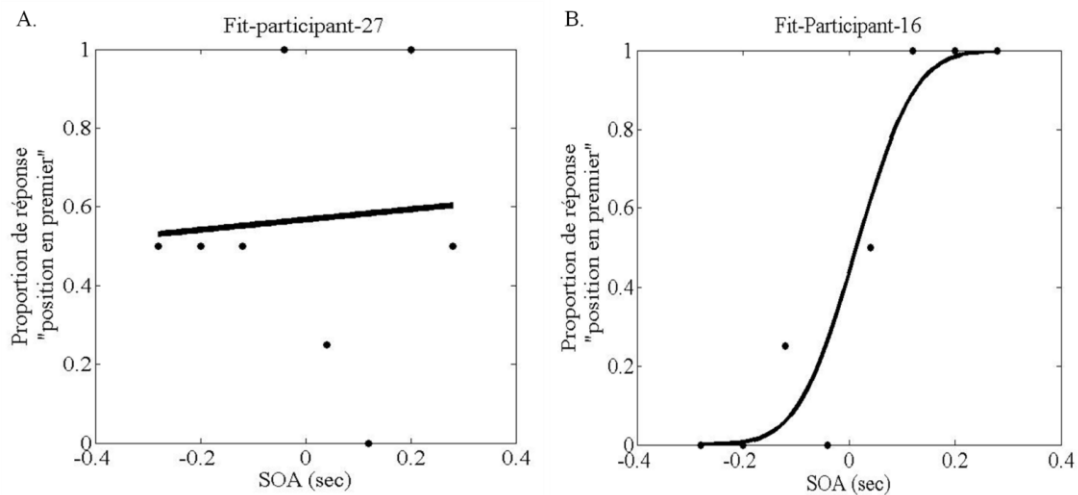


Figure 21. Graphique de résultats des participants 27 (A.) et 16 (B.) respectivement dans les conditions perceptive et motrice. Il est possible de voir que la distribution des proportions de réponse du participant 27 ne permet pas une modélisation ayant un ajustement de qualité suffisante contrairement à la modélisation des données du participant 16.

### 6.6.3. Conclusion

Cette variabilité des réponses trop importante, qui a empêché la modélisation des données avec un ajustement suffisant pour estimer les paramètres (moyenne et standard déviation), se doit d'être discutée. De nombreux pré-tests effectués sur une dizaine de participants sains avaient été réalisés afin de répondre aux critères de terrain (tâches courtes, consignes répétées,...) tout en s'assurant de la pertinence scientifique de la tâche. En particulier, ces pré-tests ont permis de vérifier l'étendue des SOA choisis (-280 à 280) et le nombre de répétitions nécessaires pour rendre possible la modélisation et l'estimation des paramètres. Néanmoins, ces derniers se sont avérés inefficaces pour cette tâche de TOJ dans le cadre d'une passation à grande échelle.

Dans le but rendre possible les modélisations lors des futures études, le nombre d'itérations est à augmenter sensiblement. Par exemple, dans une tâche similaire, le nombre d'essais était de 580 (Viviani & Aymoz, 2001) alors qu'il n'était ici que de 24 essais. De plus, un indice auditif (un son) ou visuel (croix de fixation) au début de chaque essai pourrait aider le participant à se préparer à la survenue des changements et donc à mieux les percevoir. Enfin, augmenter les SOA maximums pourrait également permettre d'obtenir des modélisations plus exploitables. En effet, les réponses aux SOA extrêmes se doivent d'être constantes pour le calcul des paramètres selon une fonction gaussienne cumulée. Or, plus le SOA est élevé, plus la réponse est facile et donc plus elle a de probabilité d'être constante (i. e. si les changements de couleur et de position sont séparés de 500 ms, savoir lequel des deux est survenu le premier est plus simple que s'ils sont séparés de 50 ms). Mais au-delà de ces critères méthodologiques, les retours oraux des participants, lors du débriefing en fin de passation, révèlent que pour beaucoup de participants la compréhension de la tâche a été laborieuse voire impossible. En effet, alors qu'il semble assez naturel de se demander si l'on peut ou pas atteindre un objet (comme dans la tâche d'atteignabilité), il n'existe presque aucune situation où l'on se demande si un évènement est survenu avant ou après un autre. Enfin, un entraînement plus long, constitué de SOA très grands pourrait être mis en place afin que les participants puissent s'habituer à cette tâche de TOJ.

## 6.7. Conclusion et discussion de l'étude 5.

Le vieillissement sain est caractérisé par une baisse de l'efficacité perceptivo-motrice (Bellgrove et al., 1997 ; Cooke, Brown, & Cunningham, 1989 ; Darling, Cooke, & Brown, 1989 ; Pohl, Winstein, & Fisher, 1996 ; Pratt, Chasteen, & Abrams, 1994 ; Seidler-Dobrin & Stelmach, 1998 ; Spirduso, 1982 ; Seidler and Stelmach, 1995, 1996 ; Welford, 1984). Au-delà des pertes effectives des capacités de production motrice et d'intégration perceptive, les relations perception/action d'un point de vue cognitif semblent également moins performantes (Danion, Descoins et Bootsma, 2007). Ces déficits des couplages perception/action pourraient même être présents à des phases débutantes de la pathologie (Brogmus, 1991; Cole, Rotella, & Harper, 1998 ; Nowak & Hermsdörfer, 2005) et servir d'indices dans le diagnostic précoce (Werner et al., 2006) sans influence des autres troubles cognitifs (Camarda et al., 2007). Pourtant, à ce jour, aucune batterie neuropsychologique standardisée ne teste réellement le fonctionnement du couplage perception-action. Le but de la dernière étude était d'explorer différentes tâches qui pourraient être proposées de manière standardisée aux populations vieillissantes. Dans ce cadre, ces tâches devaient respecter un certain nombre de contraintes, notamment celles liées au terrain. Ainsi, l'utilisation d'un matériel simple était requis tout comme des consignes simples et pouvant être répétées à plusieurs reprises. Enfin, des tâches courtes et de nombreuses pauses ont été prévues afin de prendre en compte la fatigabilité de la population étudiée. Les quatre tâches proposées étaient une tâche d'imagerie motrice, une tâche de rotation mentale, une tâche d'atteignabilité et une tâche de TOJ.

Concernant **les temps de réponses**, les tâches de rotation mentale et d'atteignabilité révèlent une augmentation des latences (de parcours et de réponses) avec l'âge, et ce, de manière plus prononcée pour les participants ayant un profil de type Alzheimer comparés aux participants du groupe apparié. Plus intéressant encore, un pattern de résultats spécifiques pour les participants ayant un profil de type Alzheimer est observé dans la tâche d'imagerie



motrice. En effet, contrairement à l'imagerie mentale (condition Fourmi), ces participants du groupe "Alz" ont un ralentissement plus prononcé pour l'imagerie motrice (condition Main) comparés aux participants appariés. Cela permet de dire que les ralentissements observés ne sont pas seulement dus à un ralentissement général mais bien à un ralentissement cognitif impliquant la motricité. De plus, la tâche de rotation mentale ajoute une donnée supplémentaire aux différences observées dans les temps de réponses. L'augmentation du temps de réponse est majorée par l'augmentation de la difficulté de l'imagerie motrice à mettre en place (angle à 180°, Parsons, 1994), et ce, de manière plus importante chez des participants ayant un profil de type Alzheimer comparés aux participants du groupe apparié. Ainsi, au-delà de toute différence dans les temps de réponse, les couplages perception/action chez ces patients sont moins efficaces. **En résumé**, les temps de réponse dans les trois premières tâches permettent de dissocier nos participants ayant un profil de type Alzheimer ou syndromes apparentés des participants appariés. Par exemple, les participants ayant un profil cognitif de type Alzheimer ont des temps de réponse qui augmentent avec la difficulté de la rotation mentale comparés aux participants appariés. Ceci est un des patterns spécifiques qui met en avant des difficultés à mettre en rapport des informations perceptives et motrices chez ces patients. Ce type de tâche pourrait donc, à long terme, être utilisé dans le diagnostic de pathologie dégénérative.

Concernant **l'estimation de leur limite d'atteignabilité**, même si les groupes ont des estimations de leur limite d'atteignabilité similaires, ils ont des patterns de résultats qui se dissocient sur la variabilité de cette estimation et les temps de réponse pour effectuer cette tâche. La tâche d'atteignabilité révèle en effet que les participants du groupe "Alz" mettent plus de temps mais réussissent aussi bien à estimer leurs capacités d'action dans un environnement virtuel que les autres participants appariés, et ce, avec la même difficulté (pas de différence des SD). Même s'ils sont plus ralentis, cela suggère une certaine efficacité des

modèles internes chez ces patients. En revanche, les participants les plus âgés (groupe "85 et +") ont une variabilité plus importante dans l'estimation de leur limite d'atteignabilité comparés aux groupes plus jeunes mais également au groupe des participants ayant un profil cognitif de type Alzheimer. Cette augmentation de la variabilité avec l'âge est en accord avec la littérature (Morgan et al., 94 ; Cooke et al. 1989; Darling et al. 1989 ; Seidler and Stelmach 1995 ; Enoka, Christou, Hunter, Kornatz, Semmler, Taylor, et al., 2003) et pourrait suggérer que les personnes ayant un profil cognitif de type Alzheimer obtiennent des performances similaires lorsqu'on leur en laisse le temps et que d'eux-mêmes, ils prennent automatiquement le temps afin de réaliser correctement la tâche.

Enfin, **le pourcentage de bonnes réponses** à la tâche de rotation mentale diminue avec l'âge. De plus, même si les participants ayant un profil de type Alzheimer obtenaient moins de bonnes réponses comparés aux participants du groupe apparié, il est intéressant de noter qu'ils obtenaient plus de bonnes réponses que les participants du groupe "85 et +". Ainsi, la pathologie de type Alzheimer entraîne une accélération de cette diminution des bonnes réponses par rapport à un groupe apparié, même si cette diminution semble appartenir au processus naturel du vieillissement.

Au vu des résultats, ces trois tâches semblent pertinentes pour l'élaboration d'une batterie neuropsychologique évaluant l'efficacité des couplages perception/action. Premièrement, les résultats à ces dernières sont différents en terme de temps de réponse et de nombre de bonnes réponses en fonction du groupe d'appartenance des participants, et notamment entre les participants ayant un profil cognitif de type Alzheimer comparés à des participants appariés. De plus, la tâche d'imagerie motrice permet de dissocier le ralentissement général lié à l'âge du ralentissement lié aux déficits de la cognition motrice. Enfin, ces tâches ont été réalisées facilement par nos participants (temps, consignes,...) et elles répondent aux contraintes imposés par le terrain. Elles requièrent peu de matériel, sont

courtes et comportent de nombreuses pauses où les consignes sont répétées. Il apparaît cependant nécessaire de modifier certains paramètres des tâches lors de futures recherches et notamment dans le cadre de l'élaboration d'une batterie neuropsychologique. Par exemple, les temps de réponses excessifs posent question. En effet, même si, une cohérence est retrouvée parmi les participants, les temps de réponse étaient particulièrement élevés par rapport à ceux trouvés habituellement dans la littérature. Plusieurs facteurs pourraient être à l'origine de ces temps de réponses élevés. Le premier est l'absence d'une croix de fixation avant chaque essai. Cette croix de fixation permettrait de préparer les participants à l'arrivée du stimulus et les aider à se concentrer sur la tâche. Cette erreur méthodologique devra impérativement être corrigée lors des prochaines études. Deuxièmement, l'utilisation d'un logiciel comme E-prime® ne permet pas une mesure sensible des temps de réponses, de surcroît lorsqu'il est associé à un appui clavier qui peut également amener à des variations dans les temps de réponses. Cependant, l'ajout d'un boîtier réponse va à contre-sens du but de ces tâches ; à savoir la possibilité qu'elles puissent être passées facilement par tous les cliniciens qui seraient intéressés. Enfin, rendre les tâches plus attirantes, par exemple visuellement, permettrait peut-être de rompre la monotonie de certaines tâches. Ce dernier point est en adéquation avec la nécessité d'augmenter les indices visuels dans la tâche d'atteignabilité afin de trouver des limites d'atteignabilité plus cohérentes avec celles trouvées dans la littérature (Carello, Grosfky, Reichel, Solomon, et Turvey, 1989). Enfin, la tâche de TOJ doit être entièrement modifiée afin d'obtenir des données permettant une modélisation avec un ajustement de qualité. Cela permettra de calculer les PSS et les SD et d'obtenir les premières données sur les capacités des modèles internes à réduire les asynchronies perceptives chez une population vieillissante saine et pathologique.

En conclusion, même si de nombreuses études sont encore nécessaires, avant d'aboutir à une batterie neuropsychologique standardisée, cette étude princeps permet néanmoins d'être confiant dans la direction à emprunter. De plus, étudier les relations perception/action dans le cadre de l'imagerie permettra non seulement de diagnostiquer plus précocement les différents types de démences, mais également de les prendre en soin. Cette prise en soin passera alors par la stimulation et la remédiation cognitive des modèles de la cognition motrice.



# **Partie III**

## **DISCUSSION**

### **GENERALE**



### **Partie 3. DISCUSSION GENERALE**

*"Perception is naturally surpassed toward action;  
better yet, it can be revealed only in and through projects of action.  
The world is revealed as an "always future hollow",  
for we are always future to ourselves."  
Jean-Paul Sartre, *Being and Nothingness**

#### **1. Liage sensoriel par l'action et modèles internes**

Ce travail de thèse avait pour but premier de tester l'hypothèse qu'une action motrice volontaire, et les signaux endogènes associés, pourraient être à l'origine d'une diminution des asynchronies temporelles habituellement observées entre les changements de deux attributs d'un même objet (Aymoz & Viviani, 2004; Corveleyn & Coello, 2013; Corveleyn et al., 2012; Livingstone & Hubel, 1987; Moutoussis & Zeki, 1997a, 1997b; Nishida & Johnston, 2002; Pisella, Arzi, & Rossetti, 1998; Viviani & Aymoz, 2001). Cette hypothèse était basée sur l'existence des couplages perception/action associés à la programmation d'une action motrice (Jordan & Rumelhart, 1992; Wolpert & Flanagan, 2010). Les modèles internes liés à l'action permettraient de prédire les conséquences sensorielles à partir d'une copie du programme moteur (copie d'efférence), dans les situations d'exécution motrice effective ou de préparation à l'action. Ces prédictions des conséquences sensorielles seraient élaborées à partir des expériences sensori-motrices passées et en respecteraient donc les propriétés telles que la contiguïté temporelle et la congruence spatiale qui existent entre une action et ses conséquences sensorielles (Kawato & Wolpert, 1998; Wolpert & Kawato, 1998; Wolpert et al., 1998). Dans ce cadre, le paradigme de Jugement d'Ordre Temporel (TOJ) pour l'évaluation du changement de couleur et de position d'une cible visuelle a été utilisé. Ce TOJ était effectué seul ou en présence d'une action motrice. Les résultats de l'étude 1 mettent en évidence que l'asynchronie observée entre le changement de position et de couleur dans la tâche de TOJ (46,6 ms) disparaissait lorsque ces mêmes jugements étaient réalisés en



présence d'une action motrice (12,6 ms). Premièrement, ces résultats vont dans le sens des études précédentes ayant montré la présence d'une asynchronie entre le changement de position et de couleur en situation d'observation passive (Aymoz & Viviani, 2004; Corveleyn et al., 2012; Corveleyn & al., 2013 ; Livingstone & Hubel, 1987; Moutoussis & Zeki, 1997a, 1997b; Nishida & Johnston, 2002; Viviani & Aymoz, 2001). Deuxièmement, le fait que cette asynchronie diminue avec la présence d'une action motrice concomitante aux changements perceptifs va dans le sens de l'hypothèse selon laquelle l'action motrice et les signaux endogènes associés contribueraient au liage des informations sensorielles présentes dans notre environnement. Ceci n'avait jamais été montré auparavant. Plusieurs interprétations peuvent être proposées pour expliquer ce résultat. La première interprétation possible est que ce n'est pas l'action motrice qui réduit l'asynchronie mais la stimulation tactile entre le contact du doigt du participant avec l'écran lors du mouvement d'atteinte de la cible. Ce contact pourrait servir de signal de référence pour calibrer le changement de couleur et de position (Holcombe & Cavanagh, 2008). Afin de tester cette hypothèse, une condition de l'étude 2 consistait en la présentation des changements visuels (couleur et position) de manière concomitante avec une stimulation tactile du doigt localisé au niveau de la cible. Dans cette condition, aucune réduction de l'asynchronie n'a été observée (PSS = 36 ms), laissant penser que ce n'était pas le contact du doigt avec l'écran mais bien l'action motrice et les signaux endogènes associés qui étaient à l'origine de cette réduction de l'asynchronie. La seconde interprétation possible était celle d'une recalibration sensori-motrice qui interviendrait entre le pointage et les changements visuels. En effet, dans le paradigme de l'étude 1, le changement référent survenait systématiquement au moment du contact doigt-cible. Cette concomitance aurait pu entraîner l'émergence d'une recalibration entre la fin de l'action et les changements perceptifs (Stetson *et al.*, 2006) aboutissant à percevoir les deux changements comme survenant de manière synchrone à la fin de l'action motrice. Afin de tester cette hypothèse, l'occurrence du

changement perceptif référent a été présentée avec un écart de  $\pm 100$  ms par rapport à la fin de l'action motrice dans l'étude 2. Malgré cette variabilité temporelle entre les changements perceptifs et la fin de l'action motrice, l'asynchronie était encore proche de 0 ms dans les tâches où l'action motrice était présente (3,3 ms) par rapport à une tâche purement perceptive (39,7 ms). Par conséquent, l'interprétation la plus vraisemblable est que la réduction de l'asynchronie serait liée à la présence d'une action motrice (et des signaux endogènes associés) concomitante aux changements perceptifs (liage sensoriel par l'action). Le liage sensoriel par l'action serait associé au fonctionnement des modèles internes et, plus particulièrement, aux prédictions des conséquences sensorielles des actes moteurs volontaires. Ces mécanismes prédictifs seraient basés sur les expériences sensori-motrices antérieures et en respecteraient leurs propriétés telles que la contiguïté temporelle et la congruence spatiale qui existent entre une action et les conséquences sensorielles de cette action (Kawato & Wolpert, 1998; Wolpert & Kawato, 1998; Wolpert et al., 1998). Il était alors essentiel de tester l'adéquation entre les propriétés spatio-temporelles des prédictions sensori-motrices et les caractéristiques du liage sensoriel par l'action. Dans ce contexte, les études 3 et 4 ont été réalisées respectivement pour tester l'effet de la contiguïté temporelle et de la congruence spatiale. Pour cela, la fin de l'action motrice était décalée dans le temps ou l'espace par rapport à l'occurrence des changements visuels. Ainsi, lorsque la fin de l'action motrice et l'occurrence des changements étaient séparées de plus de 250 ms ou de plus de 4 cm, le liage sensoriel par l'action disparaissait et l'on retrouvait, même en présence d'une action motrice, l'asynchronie habituellement observée dans la tâche perceptive (respectivement PSS = 35,7 ms et PSS = 29,6 ms). Enfin, les résultats de l'expérience 2 de l'étude 3 ont permis de montrer que le liage sensoriel par l'action est sensible à une recalibration sensori-motrice, ce qui est cohérent avec l'influence de l'apprentissage sur les modèles internes et, en particulier, sur les mécanismes prédictifs qui y sont associés. Dans cette étude, les participants ayant bénéficié d'une session

d'apprentissage (où dans 60% des essais, les changements survenaient de manière synchrone 1000 ms après la fin de l'action motrice), présentaient dans les essais tests, un effet de liage sensoriel par l'action (PSS = 3 ms).

Pour **résumer**, trois arguments en faveur de l'hypothèse selon laquelle le liage sensoriel par l'action serait sous-tendu par les prédictions des conséquences sensorielles liées aux actes moteurs volontaires, ressortent des quatre premières études de cette thèse. Premièrement, un stimulus externe (son dans la condition perceptive de toutes les études ou stimuli tactiles dans l'étude 2) ne permet pas la mise en place du liage sensoriel par l'action. Ainsi, les hypothèses attentionnelles semblent être difficilement défendables ici puisqu'un indice exogène permettant de focaliser l'attention n'a pas permis d'observer une diminution des asynchronies (Deubel & Schneider, 1996; Holcombe & Cavanagh, 2008 ; Rizzolatti, Riggio, Dascola, & Umiltá, 1987; Rizzolatti & Craighero, 1998). Deuxièmement, les contraintes spatio-temporelles entre la fin de l'action motrice et les changements perceptifs, pour observer le liage sensoriel par l'action, sont compatibles avec les propriétés de contiguïté temporelle et de congruence spatiale des mécanismes prédictifs au sein des modèles internes (Kawato & Wolpert, 1998; Wolpert & Kawato, 1998; Wolpert et al., 1998). Troisièmement, une phase de recalibration sensori-motrice, visant à modifier les relations temporelles entre la fin de l'action et les changements perceptifs, permet de retrouver un liage sensoriel par l'action même pour des délais importants entre la fin de l'action motrice et les changements visuels (1000 ms). Ainsi, le liage sensoriel par l'action est sensible aux nouvelles contingences sensori-motrices, ce qui est cohérent avec la plasticité des modèles internes en fonction des contraintes environnementales (Blakemore et al., 2000; Davidson & Wolpert, 2005; Flanagan & Wing, 1997; Guenther & Barreca, 1997; Jordan & Rumelhart, 1992; Wolpert & Miall, 1996; Wolpert et al., 1998; Wolpert, Diedrichsen, & Flanagan, 2011).

## 1.1 Approche neurophysiologique du liage sensoriel par l'action

L'intervention des mécanismes prédictifs dans le liage sensoriel par l'action peut s'expliquer de différentes manières. Tout d'abord, ils pourraient agir en modulant la vitesse de traitement des informations sensorielles. Ainsi, un ralentissement (i.e. la position) ou une accélération (i.e. la couleur) pourrait survenir lors du traitement des attributs de la cible en présence d'une action. Toutefois cette interprétation s'accorde difficilement avec l'ensemble des asynchronies décrites dans la littérature. En effet, dans les asynchronies couleur/mouvement, le traitement de la couleur devrait être ralenti, alors que dans les asynchronies couleur/position, il devrait être accéléré. Il est difficile d'imaginer un modèle de fonctionnement où toutes les possibilités seraient prises en compte. Une autre interprétation possible serait que les signaux prédictifs interviendraient sur les mécanismes ondulatoires au sein des systèmes sensoriels. Par exemple, un stimulus auditif présenté 40 à 70 ms avant un stimulus visuel permet de diminuer les temps de réaction mis pour détecter ce stimulus (Naue, Rach, Strüber, Huster, Zaehle, Körner, Herrmann, 2011). L'enregistrement EEG de cette étude a permis de mettre en évidence une augmentation de l'activité bêta, qui est associée au traitement du stimulus auditif, au sein des aires visuelles. Ces ondes bêta atteignaient leurs phases maximales de dépolarisation entre 40 et 70 ms après la présentation du stimulus auditif. Les auteurs considèrent que cette activité bêta au sein des aires visuelles permet d'augmenter l'efficacité des traitements neuronaux puisque lorsque le stimulus visuel est présenté au sommet de l'onde bêta (soit 40 à 70 ms après la présentation du stimulus auditif), les temps de réaction observés sont plus petits. Dans le contexte du liage sensoriel par l'action, les prédictions des conséquences sensorielles d'une action pourraient être à l'origine d'une variation des ondes gamma (~40 Hz) au sein des réseaux neuronaux susceptibles d'être impliqués dans le traitement des conséquences sensorielles de l'action. En effet, les ondes gamma pourraient contribuer aux liages des informations sensorielles (Adjamian et al., 2004 ;

Hall et al., 2005 ; Posada, Hugues, Franck, Vianin, & Kilner, 2003 ; Siegel, Donner, Oostenveld, Fries, & Engel, 2007). Ces ondes gamma peuvent être influencées par une origine *top-down* (Tallon-Baudry, Bertrand, Delpuech, & Permier, 1997), sans que cette origine *top-down* ne soit bien identifiée à ce jour (Gruber, Trujillo-Barreto, Giabbiconi, Valdés-Sosa, & Müller, 2006 ; Hoogenboom, Schoffelen, Oostenveld, Parkes, & Fries, 2006). Par exemple, il est possible d'observer ces oscillations gamma lorsque des participants cherchent une forme visuelle spécifique dans un contexte visuel bruyant (image célèbre du dalmatien, Tallon-Baudry, Bertrand, Delpuech, & Permier, 1997). Un des mécanismes possibles pourrait être que les prédictions des conséquences sensorielles, élaborées à partir des modèles internes, permettraient de pré-potentialiser les zones sensorielles dont les champs récepteurs pourraient être impliqués lors de l'exécution de l'action motrice. Cette pré-potentialisation pourrait consister à synchroniser ces zones sensorielles sur une fréquence d'onde donnée. Cette pré-activation permettrait au système perceptif de traiter de manière plus pertinente les informations sensorielles au moment attendu de leur présentation, et de relier ensemble les informations traitées par ces zones synchronisées sur la même longueur d'onde. En accord avec cette hypothèse, des réafférences motrices sur les zones sensorielles ont déjà été observées même si l'impact précis de ces réafférences n'est pas encore connu (Stekelenburg, Sugano, & Vroomen, 2011). Afin de tester cette hypothèse de réafférences dans le cadre du liage sensoriel par l'action, notre paradigme pourrait être couplé à une technique d'enregistrement de l'activité cérébrale. Par exemple, l'utilisation d'un électroencéphalogramme (EEG) permettrait de voir la relation entre le déroulement temporel des ondes cérébrales dans les zones sensorielles et dans les zones motrices au cours d'un acte moteur. Concernant les zones motrices du cortex cérébral, une attention particulière pourrait être accordée à l'aire pré-motrice supplémentaire (pré-AMS). En effet, en utilisant les stimulations thêta consistant à appliquer de manière répétée des stimulations magnétiques

transcrâniennes (TMS), Moore et al. (2010) ont pu supprimer l'activité neurale de certaines zones cérébrales (Huang, Edwards, Rounis, Bhatia, & Rothwell, 2005). Ils ont ainsi pu étudier le rôle de l'aire pré-motrice supplémentaire (pré-AMS) et du cortex moteur primaire (M1) dans l'effet du liage intentionnel. Ce choix est pertinent car ces deux aires sous-tendent des fonctions très différentes. L'aire pré-AMS est davantage activée dans des tâches de haut niveau cognitif tel que la conscience de vouloir agir (Fried et al., 1991), alors que le cortex primaire au contraire sera davantage activé dans des tâches dites de plus bas niveau comme l'exécution de l'action motrice. Comparée à une stimulation sur une zone neutre du cortex (aire sensorielle de la jambe), seule l'inhibition du cortex pré-AMS réduisait significativement le liage intentionnel entre l'action et le stimulus sensoriel. Notre postulat étant que le liage sensoriel par l'action et le liage intentionnel sont tous deux basés sur les modèles internes de la motricité, l'étude du rôle joué par la pré-AMS semble donc tout à fait pertinent dans le cadre notre paradigme.

## **1.2. Perspectives de recherches sur le liage par l'action**

Des études complémentaires pourraient être envisagées pour évaluer le rôle joué par l'action dans le liage sensoriel. Dans un premier temps, il serait pertinent de tester l'effet d'apprentissage sur les contraintes spatiales mais également d'associer les contraintes spatiales et temporelles lors d'un même apprentissage en couplant les paradigmes de l'étude 3 et 4 de cette thèse. Il serait également pertinent de tester la nécessité du caractère volontaire de l'action motrice pour observer le liage sensoriel par l'action. En effet, les prédictions des conséquences sensorielles des modèles internes ne sont générées que dans le cas de la production ou de l'observation d'une action motrice volontaire. Par exemple, dans le paradigme mettant en évidence de liage intentionnel, Haggard et al., (2002) ont ajouté une condition où l'action motrice d'appui sur le bouton n'est pas déclenchée volontairement mais

par stimulation magnétique transcrânienne (TMS). Cette TMS déclenche une action motrice involontaire d'appui sur le bouton similaire en termes de cinématique à l'action motrice volontaire. Dans cette condition, le liage intentionnel n'était pas obtenu. Les auteurs interprètent ce résultat comme un argument supplémentaire en faveur d'une implication de la motricité volontaire dans la perception. En complément, il serait pertinent, par l'intermédiaire de la TMS, de tester également l'aspect volontaire de l'action motrice dans le liage sensoriel par l'action. De manière similaire, l'efficacité des prédictions des modèles internes, lors de l'observation d'actes moteurs, pourrait également être testée en utilisant notre paradigme (Gallese, Fadiga, Fogassi, & Rizzolatti, 1996; Hari et al., 1998; Rizzolatti, Fadiga, Gallese, & Fogassi, 1996; Rizzolatti & Craighero, 2004). Les jugements d'ordre temporel, des changements de deux attributs visuels (couleur et position), pourraient être réalisés en observant un compère effectuant une action de pointage sur une cible visuelle. Cette observation de l'action d'un compère devrait activer les zones du cortex moteur (en particulier le système miroir) et déclencher l'émergence d'une copie d'efférence, permettant aux modèles internes de générer une prédiction des conséquences de l'action observée. Ainsi, le liage sensoriel par l'action devrait également être présent dans le cas de l'observation d'une action concomitante à des changements environnementaux. Si tel était le cas, la généralisation du liage sensoriel par l'action motrice volontaire ou observée prendrait tout son sens dans les différentes situations de la vie quotidienne. En effet, beaucoup de changement de notre environnement (lumière qui s'allume, objet qui se déplace,...) sont de notre fait ou du fait d'une tierce personne lors d'interactions sociales. Le liage sensoriel par l'action ou par l'observation d'une action permettrait d'améliorer le traitement d'une très grande partie des changements environnementaux. Il reste également à vérifier si le liage sensoriel par l'action est restreint à la perception de la couleur et de la position d'une cible visuelle, ou concerne d'autres attributs visuels (forme, intensité, orientation,...) et non visuels (auditif,

somesthésique,...). Cette question est d'autant plus importante que les résultats de l'étude 2 (expérience 2) montrent une absence de liage sensoriel par l'action lorsque le TOJ s'effectue entre un attribut visuel (couleur ou position) et un stimulus tactile.

Un autre point apporté par ce travail de thèse est celui des différents effets qui semblent être sous-tendus par un même et seul modèle théorique. En effet, le liage intentionnel (Engbert, Wohlschläger, & Haggard, 2008 ; Haggard, Clark, & Kalogeras, 2002 ; Haggard et al., 2005 ; Moore, Wegner, & Haggard, 2009), l'atténuation sensorielle (Blakemore, Frith and Wolpert, 1999; Weiskrantz et al., 1971), le sentiment d'agentivité (Farrer, Franck, Paillard, & Jeannerod, 2003; Farrer, Franck, Georgieff, et al., 2003; Jeannerod, 2003), et le liage sensoriel par l'action démontré dans cette thèse (Corveleyn et al., 2012 ; Corveleyn & Coello, 2013), seraient sous-tendus par les mêmes modèles internes de l'action. Toutefois la manière avec laquelle un même mécanisme peut atténuer l'effet d'un stimulus (atténuation sensorielle), le "rapprocher" temporellement de la fin de l'action motrice (liage intentionnel) et le "lier" à un autre événement sensoriel (liage sensoriel par l'action de deux évènements sensoriels) n'est pas claire. Nos recherches ou les données de la littérature ne permettent pas de répondre pour l'instant à cette question. Même si une distinction dans les caractéristiques des stimuli mis en jeu peut-être notée (stimulus tactile auto-provoqué, auditif, visuel,...), des expériences futures devront être mises en place afin de mieux comprendre les différents processus sous-tendant ces multiples effets comportementaux liés au fonctionnement des modèles internes.

Un dernier aspect important de nos travaux concerne **la flexibilité et la généralisation du liage sensoriel par l'action**, notamment dans le contexte des situations d'apprentissages. Concernant la flexibilité des apprentissages, il serait intéressant de tester les limites de la recalibration des relations perception/action (mises en évidence jusqu'à une seconde dans l'expérience 3). Par ailleurs, la généralisation des effets d'apprentissage pourrait être testée en



étudiant le liage sensoriel par l'action dans différentes conditions spatiales et temporelles suite à l'adaptation à d'autres contingences sensori-motrices. Il serait enfin intéressant de tester la généralisation de l'effet de l'apprentissage de nouvelles contingences sensori-motrices sur le liage sensoriel par l'action (par exemple couleur et position) à de nouveaux attributs (par exemple couleur et son). Les effets observés seraient le reflet du fonctionnement des modèles internes.

### **1.3. Liage sensoriel par l'action et pathologies**

Un autre champ d'investigation est celui de la pathologie. Par exemple, Haggard, Martin, Taylor-Clarke, Jeannerod, & Franck (2003) ont comparé l'importance du liage intentionnel chez des patients schizophrènes par rapport à un groupe contrôle. Étonnement, les patients schizophrènes souffrant de trouble de l'agentivité et du contrôle de leur action motrice ont montré un plus fort liage intentionnel comparé au groupe contrôle (Voss et al., 2010). Dans le même sens, plusieurs études ont montré que les patients schizophrènes avaient tendance à surestimer les conséquences de leurs actions motrices (Daprati et al., 1997; Franck et al., 2001; Synofzik, Thier, Leube, Schlotterbeck, & Lindner, 2010) et que l'importance des déficits prédictifs étaient corrélés positivement avec la sévérité de certains symptômes positifs (Voss et al., 2010). D'autres études proposent même ce type de test comme détecteur des phases prodromales de la schizophrénie (Hauser et al., 2011). Ces déficits seraient dus à des déficiences dans les réseaux dopaminergiques et glutaminergiques (Corlett, Honey, & Fletcher, 2007; Corlett, Honey, Krystal, & Fletcher, 2011; Fletcher & Frith, 2009). L'importance des neurotransmissions dopaminergiques dans l'effet de liage intentionnel a également été mise en évidence chez des patients atteints d'une pathologie de type parkinsonienne. En effet, ces patients, ayant des difficultés à mettre en place et à contrôler un mouvement volontaire, montrent un liage intentionnel similaire à celui d'un groupe contrôle

apparié en âge, sauf chez les patients ayant un traitement dopaminergique en place (Moore et al., 2010). Cela laisse penser que le traitement dopaminergique majore le sens de l'agentivité chez ces patients. Les auteurs suggèrent que cette majoration du sens de l'agentivité pourrait à terme augmenter le développement des comportements non contrôlés. En effet, ces patients traités se sentent hautement agents de leurs actions et des conséquences sensorielles en résultant. Ils pourraient donc catégoriser des mouvements involontaires comme étant volontaires. Ces patients seraient donc moins à même d'inhiber leurs mouvements futurs, même lorsque ces derniers sont involontaires puisque ces patients, ayant un fort sens de l'agentivité, les catégorisent comme volontaires. Cette catégorisation excessive pourrait à terme augmenter le nombre de mouvements non contrôlés inversant ainsi le but premier du traitement médicamenteux. Mais, à nouveau, ces paradigmes s'intéressent à l'agentivité et à l'effet d'une action motrice sur un seul événement sensoriel. Pourtant, le liage sensoriel par l'action mis en avant dans cette thèse suggère que l'action motrice permettrait également d'intégrer de manière plus pertinente des informations de notre environnement et donc en généralisant, d'augmenter l'efficacité des relations de l'individu avec son environnement. C'est pourquoi il serait pertinent de tester le liage sensoriel par l'action dans le cadre de ces pathologies. D'ailleurs la dernière étude de cette thèse avait pour but d'explorer les modèles internes au cours du vieillissement sain et pathologique dans le cadre de l'élaboration future d'une batterie de test neuropsychologique.

## **2. Modèles internes au cours du vieillissement sain et pathologique**

Comme vu en introduction, le vieillissement sain est caractérisé par une baisse de l'efficacité perceptivo-motrice (Bellgrove et al., 1997 ; Cooke, Brown, & Cunningham, 1989 ; Darling, Cooke, & Brown, 1989 ; Pohl, Winstein, & Fisher, 1996 ; Pratt, Chasteen, & Abrams, 1994 ; Seidler-Dobrin & Stelmach, 1998 Spirduso, 1982 ; Welford, 1984 ; Seidler and Stelmach, 1995, 1996). Au-delà des pertes effectives de production motrice et des traitements perceptifs, les modèles internes semblent également moins performants (Danion, Descoins et Bootsma, 2007). Ces déficits affectant le fonctionnement des modèles internes pourraient même être présents lors des phases précoces de la pathologie (Brogmus, 1991; Warabi, Noda, & Kato, 1986 ; Cole, Rotella, & Harper, 1998 ; Nowak & Hermsdörfer, 2005) et pourraient servir d'indice dans le diagnostic précoce (Pai & Jacobs, 2004; Werner et al., 2006) sans qu'ils soient influencés par les autres troubles cognitifs (Camarda et al., 2007). C'est dans ce contexte que l'étude 5 a été mise en place. Pour rappel, cette étude consistait en la passation de quatre tâches expérimentales qui, pour être réussies, nécessitaient un recours aux représentations motrices. Les tâches étaient écologiques dans leur présentation et leur durée. Les tâches d'imagerie motrice, de rotation mentale et d'atteignabilité ont été passées avec succès par l'ensemble des participants. De surcroît, des patterns de résultats spécifiques ont été observés entre les différents groupes et en particulier entre le groupe des participants ayant un profil cognitif de type Alzheimer et les participants appariés. Ces patterns de résultats se différençaient au niveau des temps de réponse, et spécifiquement lorsque l'imagerie motrice était en jeu (condition Main plus déficitaire que condition Fourmi dans la tâche d'imagerie motrice) notamment pour les tâches d'imagerie complexe (Angle 180° de la tâche de rotation mentale plus ralentie pour le groupe "Alz" que pour le groupe "App"). Enfin, le pourcentage de bonnes réponses à la tâche de rotation mentale révèle également des patterns spécifiques pour les participants ayant un profil cognitif de type Alzheimer. En effet,

les participants du groupe "Alz" obtenaient significativement moins de bonnes réponses que les participants du groupe apparié, suggérant ainsi que les différences ne se situent pas uniquement au niveau du temps. Mais ces tâches ont également révélé que les participants ayant un profil cognitif de type Alzheimer pouvaient avoir des performances similaires que les participants appariés lorsqu'ils avaient un temps suffisant pour réaliser la tâche. En effet, dans la tâche d'atteignabilité les participants du groupe "Alz" réussissaient aussi bien que les participants appariés à estimer leurs capacités d'actions (PES équivalents) et avec la même difficulté (SD égaux) dans un environnement virtuel. Cependant, ils étaient significativement plus lents. En revanche, les participants les plus âgés (groupe "85 et +") étaient plus rapides que les participants du groupe "Alz" mais montraient une variabilité plus importante dans l'estimation de leur limite d'atteignabilité par rapport à ce même groupe.

Pour conclure, même si la tâche de TOJ n'a pas permis de dissocier les participants selon leur groupe, les trois autres tâches semblent pertinentes pour l'élaboration d'une batterie neuropsychologique évaluant l'efficacité des couplages perception/action. Premièrement, les participants ayant un profil cognitif de type Alzheimer se différencient en termes de temps de réponse dans une tâche d'imagerie motrice par rapport à une tâche d'imagerie mentale. Deuxièmement, cette différence est d'autant plus marquée pour les tâches complexes. Il semble donc possible de mettre en évidence la pathologie grâce aux épreuves qui impliquent les relations sensori-motrices. Par conséquent, ces premières données sont encourageantes, même si des modifications sont nécessaires dans les études futures, notamment pour la tâche de TOJ, afin d'aboutir à une batterie neuropsychologique plus complète. Afin de ne pas répéter les modifications méthodologiques déjà proposées et discutées lors de la conclusion de l'étude 5, nous proposons maintenant d'aborder la pertinence de tester les liens perception/action dans le contexte du vieillissement sain et pathologique, notamment en regard des possibilités de remédiation cognitive et des groupes de stimulation.

### **3. Remédiation et stimulation cognitive**

#### **3.1. Définition**

La stimulation cognitive consiste à stimuler certaines fonctions cognitives afin que ces dernières conservent un fonctionnement efficace le plus longtemps possible. La remédiation cognitive consiste à trouver des moyens et méthodes permettant de remédier à une fonction cognitive déficitaire. Plusieurs méthodes peuvent être utilisées indépendamment l'une de l'autre ou simultanément, comme par exemple la facilitation des performances (Lipinska & Bäckman, 1997; Salmon et al., 2006), l'apprentissage de nouvelles connaissances et/ou automatismes (Camp, Foss, O'Hanlon, & Stevens, 1996; Camp & Stevens, 1990; Clare et al., 2000; Clare, Wilson, Breen, & Hodges, 1999; Glisky, Schacter, & Tulving, 1986; Quittre, Olivier, & Salmon, 2005), ou encore l'aménagement de l'environnement (Signoret, 1997).

La stimulation cognitive et la remédiation se font en groupe ou en séance individuelle. Il s'agit la plupart du temps d'exercices basés sur des impressions papiers (images, textes,...) ou de la manipulation d'objet. Les séances sur ordinateur, écran ou tablette sont encore plutôt minoritaires bien qu'elles croissent ces dernières années. La question de la pertinence de ces exercices est encore un sujet de débat aujourd'hui. En effet, même si des résultats positifs sont obtenus (Boccardi & Frisoni, 2006), les études sont souvent limitées à un seul type de groupe et les effectifs sont de petite taille. L'étude ETNA3 menée par le Pr. Dartigues de l'Université de Bordeaux est une étude européenne de grande envergure qui a pour but de tester l'efficacité de trois méthodes de stimulations sur la vie des participants ayant un profil cognitif de type Alzheimer. Les résultats, qui devraient être publiés prochainement, devraient permettre d'éclaircir le débat.

### **3.2. Remédiation et capacités sensori-motrices**

Concernant la cognition motrice, peu d'études connues à ce jour ont été réalisées sur l'impact de groupe de remédiation. Elles portent principalement sur des effets potentiellement bénéfiques de l'activité physique sur des indicateurs très généraux comme la vitesse des processus de traitement de l'information (Spirduso, 1980). Par exemple, d'un point de vue moteur, de nombreuses études ont montré que l'activité physique régulière, même à un âge avancé (> 70 ans), telle que la participation à un programme de musculation permettait d'observer une augmentation de la force musculaire, de la vitesse de marche (11 %), de la puissance développée lors de la montée d'escaliers (28 %) et du temps consacré aux activités physiques spontanées (34 %) après un programme de musculation chez des personnes de 72 à 98 ans (Ferri et al., 2003; Macaluso & De Vito, 2004; Porter, Vandervoort, & Lexell, 1995). De plus, l'ensemble des participants ont déclaré avoir ressenti une amélioration de leur bien-être pendant et après le programme d'entraînement (Fox, Davies, Stathi, 2005). D'un point de vue neuronal, l'activité physique régulière engendrerait une augmentation du taux de survie des neurones (Barde, 1994), du développement de nouveaux neurones (van Praag, Christie, Sejnowski, & Gage, 1999) et du développement synaptique (Häkkinen et al., 1998; Morse et al., 2005). Ainsi, de manière générale, la capacité d'adaptation du système neuromusculaire semble préservée au cours du vieillissement (Hedden & Gabrieli, 2004). Ces adaptations mettent en jeu des mécanismes situés non seulement au niveau du muscle mais aussi du système nerveux. Ces améliorations consécutives à l'exercice régulier ont des répercussions positives sur la qualité de la vie, l'autonomie physique ainsi que la prévention des chutes dans la population âgée (Duchateau, Klass, & Baudry, 2006). D'un point de vue épidémiologique, d'autres études ont également montré que l'intensité de l'activité cognitive a un effet protecteur sur la maladie d'Alzheimer (Nun Study, étude Paquid). Mais ces études se sont concentrées uniquement sur les impacts de cette activité sur les fonctions sensori-motrices primaires.

Pourtant, dans une revue de la littérature récente sur l'activité physique, Hillman, Erickson et Kramer (2008) ont conclu que l'entraînement physique a un rôle protecteur sur les tâches spatiales dans le vieillissement cérébral. Par conséquent, la diminution des aptitudes physiques et la sédentarité chez les personnes âgées joueraient par exemple un rôle sur l'évaluation des possibilités d'action (Hillman, Erickson, & Kramer, 2008). La mise en place de groupe de stimulation des couplages perception/actions paraît donc pertinente pour améliorer les interactions des individus avec leur environnement. En effet, étant donné que les mécanismes prédictifs associés à la motricité volontaire sont sensibles à l'apprentissage, on pourrait s'attendre à ce qu'ils puissent être sensibles à la remédiation cognitive. Une amélioration des capacités cognitives et augmentation des interactions avec l'environnement des participants assistant à ces groupes pourraient alors être observées.

### **3.3. Argument en faveur de la sensibilité des modèles internes à la remédiation cognitive**

Un premier point essentiel dans l'évaluation de la pertinence des groupes de remédiation cognitive centrés sur la cognition motrice est que les modèles internes sont automatiques et inconscients. En effet, contrairement aux exercices de mémoire par exemple, les modèles internes sont, comme nous l'avons déjà vu, très sensibles à l'apprentissage (Jordan & Rumelhart, 1992; Wolpert & Flanagan, 2010). De plus, cet apprentissage se fait notamment de manière implicite. Par exemple, Nowak & Hermsdörfer (2003) demandent à des participants de soulever avec précision une tasse posée devant eux. Cette action était réalisée deux fois. La première fois, la tasse était pleine d'eau. Les participants soulevaient la tasse et la force, noté  $F_1$ , appliquée sur la tasse était mesurée. Puis, les chercheurs demandaient aux participants de boire à l'aide d'une paille l'eau contenue dans la tasse avant de recommencer à soulever la tasse pour le second essai. La force appliquée à la tasse était alors notée  $F_2$ . Malgré la connaissance explicite que la tasse était plus légère dans le second essai (puisque une partie

de l'eau avait été bue), les forces  $F_1$  et  $F_2$  appliquées sur la tasse n'étaient pas différentes (Figure 22).

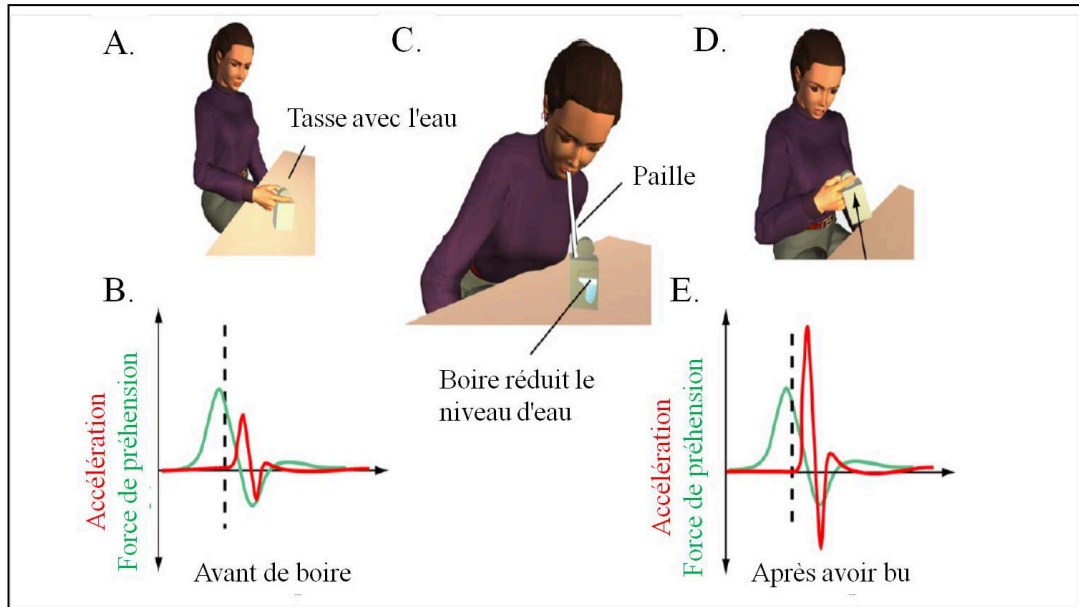


Figure 22. Illustration du paradigme de Nowak & Hermsdörfer (2003). (A.) Le participant soulève une tasse remplie d'eau et (B.) la force appliquée et l'accélération du mouvement sont mesurés. Puis (C.), le participant doit boire avec une paille l'eau présente dans la tasse. (D.) Le participant doit à nouveau soulever la tasse tout en sachant explicitement qu'elle est plus légère puisqu'elle ne contient plus d'eau. (E.) La force et l'accélération du second mouvement est enregistré. Il est intéressant de noter l'égalité des niveaux de force appliquée dans les deux mouvements (courbe verte des graphiques B. et E.).

Les connaissances explicites n'auraient donc aucun effet sur l'élaboration des prédictions sensorielles par les modèles internes (Salimi, Hollender, Frazier, & Gordon, 2000). A l'inverse, les expériences sensori-motrices passées seraient utilisées pour créer de nouveaux modèles internes (Davidson & Wolpert, 2004, 2005; Lamberg, Mateika, Cherry, & Gordon, 2003; Poon, 1996; Quaney, Rotella, Peterson, & Cole, 2003) laissant penser qu'un programme de remédiation pourrait rapidement améliorer les capacités prédictives basées sur la motricité des personnes âgées et ainsi améliorer leurs capacités d'interactions avec l'environnement. Dans un second temps, et de manière plus particulière pour nos tâches, il a



été montré que les limites de l'espace péri-personnel sont sensibles à l'expérience sensori-motrice et à l'ajout de contraintes biomécaniques supplémentaires (Bourgeois & Coello, 2009; Coello & Delevoeye-Turrell, 2007). En d'autres termes, la limite de l'espace péri-personnel est capable de s'adapter à l'apparition de nouvelles règles sensori-motrices. Ainsi en modifiant les réafférences visuelles renvoyées au participant comme conséquence de leur action, il serait possible de modifier la perception de leur espace péri-personnel et de leur possibilité d'action (Bourgeois & Coello, 2012). Il serait donc pertinent de développer des exercices facilitant des procédures de *feedback* sensorimoteurs (Chéron & Bengoetxea, 2006) afin de rendre plus efficaces les modèles de la cognition motrice et augmenter les capacités d'interaction des individus vieillissants. En conclusion, ces quelques études semblent indiquer que la précision et la pertinence des prédictions sensorielles des modèles internes pourraient être maintenues dans le cadre d'exercice régulier de remédiation cognitive. Ces exercices consisteraient en des interactions avec notre environnement (éventuellement virtuel afin d'en contrôler plus précisément les paramètres).

L'ensemble de ces travaux de recherche nous amène à proposer un nouveau cadre de prise en soin de la maladie d'Alzheimer. En effet, les tendances actuelles sont de proposer une prise en soin individualisée en prenant en compte l'ensemble des capacités de l'individu. L'action étant un déterminant essentiel de la perception et de la cognition, elle doit être un des critères centraux dans le diagnostic et la prise en soin individualisée.





## BIBLIOGRAPHIE

- Abernethy, B., & Russell, D. G. (1987). The relationship between expertise and visual search strategy in a racquet sport. *Human Movement Science*, 6(4), 283-319. doi:10.1016/0167-9457(87)90001-7
- Adams, W. J., & Mamassian, P. (2004). The effects of task and saliency on latencies for colour and motion processing. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1535), 139-146.
- Adjamian, P., Holliday, I. E., Barnes, G. R., Hillebrand, A., Hadjipapas, A., & Singh, K. D. (2004). Induced visual illusions and gamma oscillations in human primary visual cortex. *The European journal of neuroscience*, 20(2), 587-592. doi:10.1111/j.1460-9568.2004.03495.x
- Aglioti, S., DeSouza, J. F., & Goodale, M. A. (1995). Size-contrast illusions deceive the eye but not the hand. *Current biology: CB*, 5(6), 679-685.
- Andersen, R. A., Asanuma, C., & Cowan, W. M. (1985). Callosal and prefrontal associational projecting cell populations in area 7A of the macaque monkey: a study using retrogradely transported fluorescent dyes. *The Journal of comparative neurology*, 232(4), 443-455. doi:10.1002/cne.902320403
- Angel, R. W., & Malenka, R. C. (1982). Velocity-dependent suppression of cutaneous sensitivity during movement. *Experimental Neurology*, 77(2), 266-274. doi:10.1016/0014-4886(82)90244-8
- Aniansson, A., Hedberg, M., Henning, G. B., & Grimby, G. (1986). Muscle morphology, enzymatic activity, and muscle strength in elderly men: a follow-up study. *Muscle & nerve*, 9(7), 585-591. doi:10.1002/mus.880090702
- Arnold, D. H., Clifford, C. W. ., & Wenderoth, P. (2001). Asynchronous processing in vision: Color leads motion. *Current Biology*, 11(8), 596-600. doi:10.1016/S0960-9822(01)00156-7
- Atkeson, C. G. (1989). *Using local models to control movement*.
- Aymoz, C., & Viviani, P. (2004). Perceptual asynchronies for biological and non-biological visual events. *Vision Research*, 44(13), 1547-1563. doi:10.1016/j.visres.2003.12.011
- Barbeau, E. J., Taylor, M. J., Regis, J., Marquis, P., Chauvel, P., & Liégeois-Chauvel, C. (2008). Spatio temporal Dynamics of Face Recognition. *Cerebral Cortex*, 18(5), 997-1009. doi:10.1093/cercor/bhm140
- Barde, Y. A. (1994). Neurotrophins: a family of proteins supporting the survival of neurons. *Progress in clinical and biological research*, 390, 45-56.
- Bartels, A., & Zeki, S. (2006). The temporal order of binding visual attributes. *Vision Research*, 46(14), 2280-2286. doi:10.1016/j.visres.2005.11.017
- Bartolo, A., Weisbecker, A., & Coello, Y. (2007). Linguistic and spatial information for action. *Behavioural brain research*, 184(1), 19-30.
- Bays, P. M., Flanagan, J. R., & Wolpert, D. M. (2006). Attenuation of Self-Generated Tactile Sensations Is Predictive, not Postdictive. *PLoS Biol*, 4(2), e28. doi:10.1371/journal.pbio.0040028
- Bays, P. M., Wolpert, D. M., & Flanagan, J. R. (2005). Perception of the Consequences of Self-Action Is Temporally Tuned and Event Driven. *Current Biology*, 15(12), 1125-1128. doi:10.1016/j.cub.2005.05.023
- Bedell, H. E., Chung, S. T. L., Ogmen, H., & Patel, S. S. (2003). Color and motion: which is the tortoise and which is the hare? *Vision Research*, 43(23), 2403-2412. doi:10.1016/S0042-6989(03)00436-X
- Bellgrove, M. A., Phillips, J. G., Bradshaw, J. L., Hall, K. A., Presnell, I., & Hecht, H. (1997). Response programming in dementia of the Alzheimer type: A kinematic analysis. *Neuropsychologia*, 35(3), 229-240. doi:10.1016/S0028-3932(96)00081-4
- Bian, Z., & Andersen, G. J. (2008). Aging and the perceptual organization of 3-D scenes. *Psychology and aging*, 23(2), 342-352. doi:10.1037/0882-7974.23.2.342

- Black, C. B., & Wright, D. L. (2000). Can Observational Practice Facilitate Error Recognition and Movement Production? *Research Quarterly for Exercise and Sport*, 71(4), 331-339. doi:10.1080/02701367.2000.10608916
- Blakemore, S. J., Frith, C. D., & Wolpert, D. M. (1999). Spatio-temporal prediction modulates the perception of self-produced stimuli. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 11(5), 551-559.
- Blakemore, S. J., Wolpert, D., & Frith, C. (2000). Why can't you tickle yourself? *Neuroreport*, 11(11), R11-16.
- Boccardi, M., & Frisoni, G. B. (2006). Cognitive rehabilitation for severe dementia: critical observations for better use of existing knowledge. *Mechanisms of ageing and development*, 127(2), 166-172. doi:10.1016/j.mad.2005.09.027
- Bond, J., Stave, C., Sganga, A., O'Connell, B., & Stanley, R. L. (2005). Inequalities in dementia care across Europe: key findings of the Facing Dementia Survey. *International journal of clinical practice. Supplement*, (146), 8-14.
- Bootsma, R. J., Bakker, F. C., van Snippenberg, F. E. J., & Tdlohreg, C. W. (1992). The Effects of Anxiety on Perceiving the Reachability of Passing Objects. *Ecological Psychology*, 4(1), 1-16. doi:10.1080/10407413.1992.10530790
- Bourgeois, J., & Coello, Y. (2009). Rôle des propriétés inertielles segmentaires sur la perception de l'étendue de l'espace péripersonnel. *Psychologie Française*, 54(3), 225-239. doi:10.1016/j.psfr.2009.04.001
- Bourgeois, J., & Coello, Y. (2012). Effect of visuomotor calibration and uncertainty on the perception of peripersonal space. *Attention, perception & psychophysics*, 74(6), 1268-1283. doi:10.3758/s13414-012-0316-x
- Boussaoud, D., Jouffrais, C., & Bremmer, F. (1998). Eye position effects on the neuronal activity of dorsal premotor cortex in the macaque monkey. *Journal of neurophysiology*, 80(3), 1132-1150.
- Bremmer, F., Ilg, U. J., Thiele, A., Distler, C., & Hoffmann, K. P. (1997). Eye position effects in monkey cortex. I. Visual and pursuit-related activity in extrastriate areas MT and MST. *Journal of neurophysiology*, 77(2), 944-961.
- Bremmer, F., Schlack, A., Shah, N. J., Zafiris, O., Kubischik, M., Hoffmann, K., ... Fink, G. R. (2001). Polymodal motion processing in posterior parietal and premotor cortex: a human fMRI study strongly implies equivalencies between humans and monkeys. *Neuron*, 29(1), 287-296.
- Brogmus, G. E. (1991). Effects of Age and Sex on Speed and Accuracy of Hand Movements: And the Refinements they Suggest for Fitts' Law. *Proceedings of the Human Factors and Ergonomics Society Annual Meeting*, 35(3), 208-212. doi:10.1177/154193129103500311
- Buccino, G., Binkofski, F., Fink, G. R., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., ... Freund, H.-J. (2001). Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study.
- Buehner, M. J., & Humphreys, G. R. (2009). Causal binding of actions to their effects. *Psychological Science: A Journal of the American Psychological Society / APS*, 20(10), 1221-1228. doi:10.1111/j.1467-9280.2009.02435.x
- Bullier, J., Hupé, J., James, A., & Girard, P. (1996). Functional interactions between areas V1 and V2 in the monkey. *Journal of Physiology-Paris*, 90(3-4), 217-220. doi:10.1016/S0928-4257(97)81426-X
- Bullier, J. (2001). Integrated model of visual processing. *Brain Research Reviews*, 36(2-3), 96-107. doi:10.1016/S0165-0173(01)00085-6
- Bullier, J., & Nowak, L. G. (1995). Parallel versus serial processing: new vistas on the distributed organization of the visual system. *Current Opinion in Neurobiology*, 5(4), 497-503. doi:10.1016/0959-4388(95)80011-5

- Buschke, H., Kuslansky, G., Katz, M., Stewart, W. F., Sliwinski, M. J., Eckholdt, H. M., & Lipton, R. B. (1999). Screening for dementia with the Memory Impairment Screen. *Neurology*, *52*(2), 231-231. doi:10.1212/WNL.52.2.231
- Camarda, R., Camarda, C., Monastero, R., Grimaldi, S., Camarda, L. K. C., Pipia, C., ... Gangitano, M. (2007). Movements execution in amnesic mild cognitive impairment and Alzheimer's disease. *Behavioural neurology*, *18*(3), 135-142.
- Camp, C. J., Foss, J. W., O'Hanlon, A. M., & Stevens, A. B. (1996). Memory Interventions for Persons with Dementia. *Applied Cognitive Psychology*, *10*(3), 193-210. doi:10.1002/(SICI)1099-0720(199606)10:3<193::AID-ACP374>3.0.CO;2-4
- Camp, C. J., & Stevens, A. B. (1990). Spaced-retrieval: A memory intervention for dementia of the Alzheimer's type. *Clinical Gerontologist: The Journal of Aging and Mental Health*, *10*(1), 58-61.
- Cardoso-Leite, P., Gorea, A., & Mamassian, P. (2007). Temporal order judgment and simple reaction times: Evidence for a common processing system. *Journal of Vision*, *7*(6).
- Carello, C., Groszofsky, A., Reichel, F. D., Solomon, H. Y., & Turvey, M. T. (1989). Visually Perceiving What is Reachable. *Ecological Psychology*, *1*(1), 27-54. doi:10.1207/s15326969eco0101\_3
- Carlton, L. G. (1980). Movement control characteristics of aiming responses\*. *Ergonomics*, *23*(11), 1019-1032. doi:10.1080/00140138008924811
- Casagrande, V. A. (1994). A third parallel visual pathway to primate area V1. *Trends in neurosciences*, *17*(7), 305-310.
- Chao, L. L., Martin, A., & Haxby, J. V. (1999). Are face-responsive regions selective only for faces? *Neuroreport*, *10*(14), 2945-2950.
- Chapman, C. E., Bushnell, M. C., Miron, D., Duncan, G. H., & Lund, J. P. (1987). Sensory perception during movement in man. *Experimental brain research. Experimentelle Hirnforschung. Expérimentation cérébrale*, *68*(3), 516-524.
- Chaput, S., & Proteau, L. (1996). Aging and motor control. *The journals of gerontology. Series B, Psychological sciences and social sciences*, *51*(6), P346-355.
- Chéron, G., & Bengoetxea, A. (2006). Vieillesse et contrôle cérébral de l'exercice. *Science & Sports*, *21*(4), 204-208. doi:10.1016/j.scispo.2006.06.003
- Clare, L., Wilson, B. A., Carter, G., Breen, K., Gosses, A., & Hodges, J. R. (2000). Intervening with everyday memory problems in dementia of Alzheimer type: an errorless learning approach. *Journal of clinical and experimental neuropsychology*, *22*(1), 132-146. doi:10.1076/1380-3395(200002)22:1;1-8;FT132
- Clare, L., Wilson, B. A., Breen, K., & Hodges, J. R. (1999). Errorless learning of face-name associations in early Alzheimer's disease. *Neurocase*, *5*(1), 37-46. doi:10.1080/13554799908404063
- Clifford, C. W. G., Spehar, B., & Pearson, J. (2004). Motion transparency promotes synchronous perceptual binding. *Vision Research*, *44*(26), 3073-3080. doi:10.1016/j.visres.2004.07.022
- Coello, Y., Bartolo, A., Amiri, B., Devanne, H., Houdayer, E., & Derambure, P. (2008). Perceiving What Is Reachable Depends on Motor Representations: Evidence from a Transcranial Magnetic Stimulation Study. *PLoS ONE*, *3*(8), e2862. doi:10.1371/journal.pone.0002862
- Coello, Y., & Delevoeye-Turrell, Y. (2007). Embodiment, spatial categorisation and action. *Consciousness and Cognition*, *16*(3), 667-683. doi:10.1016/j.concog.2007.07.003
- Coello, Y., & Iwanow, O. (2006). Effect of structuring the workspace on cognitive and sensorimotor distance estimation: no dissociation between perception and action. *Perception & psychophysics*, *68*(2), 278-289.
- Colby, C. L., & Duhamel, J. R. (1991). Heterogeneity of extrastriate visual areas and multiple parietal areas in the macaque monkey. *Neuropsychologia*, *29*(6), 517-537.

- Colby, C. L., & Goldberg, M. E. (1999). Space and attention in parietal cortex. *Annual review of neuroscience*, 22, 319-349. doi:10.1146/annurev.neuro.22.1.319
- Cole, K J, & Beck, C. L. (1994). The stability of precision grip force in older adults. *Journal of motor behavior*, 26(2), 171-177. doi:10.1080/00222895.1994.9941671
- Cole, K J, Rotella, D. L., & Harper, J. G. (1998). Tactile impairments cannot explain the effect of age on a grasp and lift task. *Experimental brain research. Experimentelle Hirnforschung. Expérimentation cérébrale*, 121(3), 263-269.
- Cole, K. J., Rotella, D. L., & Harper, J. G. (1999). Mechanisms for Age-Related Changes of Fingertip Forces during Precision Gripping and Lifting in Adults. *The Journal of Neuroscience*, 19(8), 3238-3247.
- Collins, D. F., Cameron, T., Gillard, D. M., & Prochazka, A. (1998). Muscular sense is attenuated when humans move. *The Journal of Physiology*, 508(2), 635-643. doi:10.1111/j.1469-7793.1998.00635.x
- Cooke, J. D., Brown, S. H., & Cunningham, D. A. (1989). Kinematics of arm movements in elderly humans. *Neurobiology of Aging*, 10(2), 159-165. doi:10.1016/0197-4580(89)90025-0
- Corlett, P. R., Honey, G. D., & Fletcher, P. C. (2007). From prediction error to psychosis: ketamine as a pharmacological model of delusions. *Journal of psychopharmacology (Oxford, England)*, 21(3), 238-252. doi:10.1177/0269881107077716
- Corlett, P. R., Honey, G. D., Krystal, J. H., & Fletcher, P. C. (2011). Glutamatergic model psychoses: prediction error, learning, and inference. *Neuropsychopharmacology: official publication of the American College of Neuropsychopharmacology*, 36(1), 294-315. doi:10.1038/npp.2010.163
- Corveleyn, X., & Coello, Y. (2013). Effet de l'action motrice sur les asynchronies perceptives. *Psychologie Française*. doi:10.1016/j.psfr.2013.07.004
- Corveleyn, X., López-Moliner, J., & Coello, Y. (2012). Motor action reduces temporal asynchrony between perceived visual changes. *Journal of Vision*, 12(11). doi:10.1167/12.11.20
- Craik, F. I., & Dirks, E. (1992). Age-related differences in three tests of visual imagery. *Psychology and aging*, 7(4), 661-665.
- Culham, J C, & Kanwisher, N. G. (2001). Neuroimaging of cognitive functions in human parietal cortex. *Current opinion in neurobiology*, 11(2), 157-163.
- Culham, J. C., Cavina-Pratesi, C., & Singhal, A. (2006). The role of parietal cortex in visuomotor control: what have we learned from neuroimaging? *Neuropsychologia*, 44(13), 2668-2684. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2005.11.003
- Culham, J. C., Danckert, S. L., DeSouza, J. F. X., Gati, J. S., Menon, R. S., & Goodale, M. A. (2003). Visually guided grasping produces fMRI activation in dorsal but not ventral stream brain areas. *Experimental brain research. Experimentelle Hirnforschung. Expérimentation cérébrale*, 153(2), 180-189. doi:10.1007/s00221-003-1591-5
- Cutting, J. E., & Vishton, P. M. (1995). Perceiving layout and knowing distances: The integration, relative potency, and contextual use of different information about depth. In W. Epstein & S. J. Rogers (Éd.), *Perception of space and motion* (p. 69-117). San Diego, CA, US: Academic Press.
- Danion, F., Descoin, M., & Bootsma, R. J. (2007). Aging affects the predictive control of grip force during object manipulation. *Experimental Brain Research*, 180(1), 123-137. doi:10.1007/s00221-006-0846-3
- Daprati, E., Franck, N., Georgieff, N., Proust, J., Pacherie, E., Dalery, J., & Jeannerod, M. (1997). Looking for the agent: an investigation into consciousness of action and self-consciousness in schizophrenic patients. *Cognition*, 65(1), 71-86.
- Darling, W. G., Cooke, J. D., & Brown, S. H. (1989). Control of simple arm movements in elderly humans. *Neurobiology of Aging*, 10(2), 149-157. doi:10.1016/0197-4580(89)90024-9

- Davidson, P. R., & Wolpert, D. M. (2004). Internal models underlying grasp can be additively combined. *Experimental brain research. Experimentelle Hirnforschung. Expérimentation cérébrale*, 155(3), 334-340. doi:10.1007/s00221-003-1730-z
- Davidson, P. R., & Wolpert, D. M. (2005). Widespread access to predictive models in the motor system: a short review. *Journal of neural engineering*, 2(3), S313-319. doi:10.1088/1741-2560/2/3/S11
- De Vignemont, F., & Fourneret, P. (2004). The sense of agency: a philosophical and empirical review of the « Who » system. *Consciousness and cognition*, 13(1), 1-19. doi:10.1016/S1053-8100(03)00022-9
- Decety, J. (1996). Neural representations for action. *Reviews in the neurosciences*, 7(4), 285-297.
- Decety, J., & Jeannerod, M. (1995). Mentally simulated movements in virtual reality: does Fitts's law hold in motor imagery? *Behavioural brain research*, 72(1-2), 127-134.
- Decety, J., & Michel, F. (1989). Comparative analysis of actual and mental movement times in two graphic tasks. *Brain and cognition*, 11(1), 87-97.
- Dement, W., & Kleitman, N. (1957). Cyclic variations in EEG during sleep and their relation to eye movements, body motility, and dreaming. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 9(4), 673-690. doi:10.1016/0013-4694(57)90088-3
- Desantis, A., Roussel, C., & Waszak, F. (2011). On the influence of causal beliefs on the feeling of agency. *Consciousness and Cognition*, 20(4), 1211-1220. doi:10.1016/j.concog.2011.02.012
- Deubel, H., & Schneider, W. X. (1996). Saccade target selection and object recognition: Evidence for a common attentional mechanism. *Vision Research*, 36(12), 1827-1837. doi:10.1016/0042-6989(95)00294-4
- Di Lollo, V. (2012). The feature-binding problem is an ill-posed problem. *Trends in Cognitive Sciences*, 16(6), 317-321. doi:10.1016/j.tics.2012.04.007
- Di Pastena, A., Schiaratura, L. T., Askevis-Leherpeux, F. (in revision). Joindre le geste à la parole : La place des gestes co-verbaux dans la communication interpersonnelle.
- Doherty, T. J., Vandervoort, A. A., & Brown, W. F. (1993). Effects of ageing on the motor unit: a brief review. *Canadian journal of applied physiology = Revue canadienne de physiologie appliquée*, 18(4), 331-358.
- Doherty, T. J. (2003). Invited Review: Aging and sarcopenia. *Journal of Applied Physiology*, 95(4), 1717-1727. doi:10.1152/jappphysiol.00347.2003
- Dominey, P., Decety, J., Broussolle, E., Chazot, G., & Jeannerod, M. (1995). Motor imagery of a lateralized sequential task is asymmetrically slowed in hemi-Parkinson's patients. *Neuropsychologia*, 33(6), 727-741.
- Dorfman, L. J., & Bosley, T. M. (1979). Age-related changes in peripheral and central nerve conduction in man. *Neurology*, 29(1), 38-44.
- Dror, I. E., & Kosslyn, S. M. (1994). Mental imagery and aging. *Psychology and aging*, 9(1), 90-102.
- Duchateau, J., Klass, M., & Baudry, S. (2006). Évolution et adaptations à l'entraînement du système neuromusculaire au cours du vieillissement. *Science & Sports*, 21(4), 199-203. doi:10.1016/j.scispo.2006.03.006
- Ebert, J. P., & Wegner, D. M. (2010). Time warp: Authorship shapes the perceived timing of actions and events. *Consciousness and Cognition*, 19(1), 481-489. doi:10.1016/j.concog.2009.10.002
- Efron, B., Tibshirani, R., & Tibshirani, R. J. (1993). *An introduction to the bootstrap*. Chapman & Hall.
- Efron, R., & Yund, E. W. (1974). Dichotic competition of simultaneous tone bursts of different frequency. I. Dissociation of pitch from lateralization and loudness. *Neuropsychologia*, 12(2), 249-256.
- Elliott, D., Helsen, W. F., & Chua, R. (2001). A century later: Woodworth's (1899) two-component model of goal-directed aiming. *Psychological bulletin*, 127(3), 342-357.



- Engbert, K., & Wohlschläger, A. (2007). Intentions and expectations in temporal binding. *Consciousness and Cognition*, *16*(2), 255-264. doi:10.1016/j.concog.2006.09.010
- Engbert, K., Wohlschläger, A., & Haggard, P. (2008). Who is causing what? The sense of agency is relational and efferent-triggered. *Cognition*, *107*(2), 693-704. doi:10.1016/j.cognition.2007.07.021
- Engbert, K., Wohlschläger, A., Thomas, R., & Haggard, P. (2007). Agency, subjective time, and other minds. *Journal of experimental psychology. Human perception and performance*, *33*(6), 1261-1268. doi:10.1037/0096-1523.33.6.1261
- Engel, A. K., & Singer, W. (2001). Temporal binding and the neural correlates of sensory awareness. *Trends in cognitive sciences*, *5*(1), 16-25.
- Enoka, R. M., Christou, E. A., Hunter, S. K., Kornatz, K. W., Semmler, J. G., Taylor, A. M., & Tracy, B. L. (2003). Mechanisms that contribute to differences in motor performance between young and old adults. *Journal of electromyography and kinesiology: official journal of the International Society of Electrophysiological Kinesiology*, *13*(1), 1-12.
- Fadiga, L., Fogassi, L., Pavesi, G., & Rizzolatti, G. (1995). Motor facilitation during action observation: a magnetic stimulation study. *Journal of Neurophysiology*, *73*(6), 2608-2611.
- Farrer, C., Bouchereau, M., Jeannerod, M., & Franck, N. (2008). Effect of distorted visual feedback on the sense of agency. *Behavioural neurology*, *19*(1-2), 53-57.
- Farrer, C., Franck, N., Georgieff, N., Frith, C. ., Decety, J., & Jeannerod, M. (2003). Modulating the experience of agency: a positron emission tomography study. *NeuroImage*, *18*(2), 324-333. doi:10.1016/S1053-8119(02)00041-1
- Farrer, C., Franck, N., Paillard, J., & Jeannerod, M. (2003). The role of proprioception in action recognition. *Consciousness and Cognition*, *12*(4), 609-619. doi:10.1016/S1053-8100(03)00047-3
- Faugier-Grimaud, S., Frenois, C., & Stein, D. G. (1978). Effects of posterior parietal lesions on visually guided behavior in monkeys. *Neuropsychologia*, *16*(2), 151-168. doi:10.1016/0028-3932(78)90103-3
- Ferri, A., Scaglioni, G., Pousson, M., Capodaglio, P., Van Hoecke, J., & Narici, M. V. (2003). Strength and power changes of the human plantar flexors and knee extensors in response to resistance training in old age. *Acta physiologica Scandinavica*, *177*(1), 69-78. doi:10.1046/j.1365-201X.2003.01050.x
- Festinger, L., Lance, & Canon, K. (1965). Information about spatial location based on knowledge about efference. *Psychol. Rev*, 373-384.
- Fischer, M. (2000). Estimating reachability: Whole body engagement or postural stability? *Human Movement Science*, *19*(3), 297-318.
- Fischer, M. H. (2005). Action simulation for others is not constrained by one's own postures. *Neuropsychologia*, *43*(1), 28-34. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2004.06.003
- Flanagan, J. R., & Wing, A. M. (1997). The Role of Internal Models in Motion Planning and Control: Evidence from Grip Force Adjustments during Movements of Hand-Held Loads. *The Journal of Neuroscience*, *17*(4), 1519 -1528.
- Fletcher, P. C., & Frith, C. D. (2009). Perceiving is believing: a Bayesian approach to explaining the positive symptoms of schizophrenia. *Nature Reviews Neuroscience*, *10*(1), 48-58. doi:10.1038/nrn2536
- Folstein, M. F., Folstein, S. E., & McHugh, P. R. (1975). « Mini-mental state ». A practical method for grading the cognitive state of patients for the clinician. *Journal of psychiatric research*, *12*(3), 189-198.
- Fougnie, D., & Marois, R. (2009). Attentive Tracking Disrupts Feature Binding in Visual Working Memory. *Visual cognition*, *17*(1-2), 48-66. doi:10.1080/13506280802281337
- Franck, N., Farrer, C., Georgieff, N., Marie-Cardine, M., Daléry, J., d' Amato, T., & Jeannerod, M. (2001). Defective recognition of one's own actions in patients with schizophrenia. *The American journal of psychiatry*, *158*(3), 454-459.

- Fried, I., Katz, A., McCarthy, G., Sass, K. J., Williamson, P., Spencer, S. S., & Spencer, D. D. (1991). Functional organization of human supplementary motor cortex studied by electrical stimulation. *The Journal of neuroscience: the official journal of the Society for Neuroscience*, *11*(11), 3656-3666.
- Frith, C. D. (1992). *The cognitive neuropsychology of schizophrenia / Christopher D. Frith*. Hove, U.K. ; Hillsdale, U.S: L. Erlbaum Associates.
- Gabbard, C., Ammar, D., & Lee, S. (2006). Perceived reachability in single- and multiple-degree-of-freedom workspaces. *Journal of motor behavior*, *38*(6), 423-429. doi:10.3200/JMBR.38.6.423-429
- Gabbard, C., Ammar, D., & Rodrigues, L. (2005). Perceived reachability in hemispace. *Brain and cognition*, *58*(2), 172-177. doi:10.1016/j.bandc.2004.10.001
- Gabbard, C., Caçola, P., & Cordova, A. (2011). Is there an advanced aging effect on the ability to mentally represent action? *Archives of gerontology and geriatrics*, *53*(2), 206-209. doi:10.1016/j.archger.2010.10.006
- Galganski, M. E., Fuglevand, A. J., & Enoka, R. M. (1993). Reduced control of motor output in a human hand muscle of elderly subjects during submaximal contractions. *Journal of Neurophysiology*, *69*(6), 2108-2115.
- Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L., & Rizzolatti, G. (1996). Action recognition in the premotor cortex. *Brain*, *119*(2), 593-609. doi:10.1093/brain/119.2.593
- Gauch, A., & Kerzel, D. (2008). Perceptual asynchronies between color and motion at the onset of motion and along the motion trajectory. *Attention, Perception, & Psychophysics*, *70*(6), 1092-1103. doi:10.3758/PP.70.6.1092
- Gauthier, I., Skudlarski, P., Gore, J. C., & Anderson, A. W. (2000). Expertise for cars and birds recruits brain areas involved in face recognition. *Nature neuroscience*, *3*(2), 191-197. doi:10.1038/72140
- Gauthier, I., Tarr, M. J., Anderson, A. W., Skudlarski, P., & Gore, J. C. (1999). Activation of the middle fusiform « face area » increases with expertise in recognizing novel objects. *Nature neuroscience*, *2*(6), 568-573. doi:10.1038/9224
- Gilles, M. A., & Wing, A. M. (2003). Age-Related Changes in Grip Force and Dynamics of Hand Movement. *Journal of Motor Behavior*, *35*(1), 79-85. doi:10.1080/00222890309602123
- Glisky, E. L., Schacter, D. L., & Tulving, E. (1986). Learning and retention of computer-related vocabulary in memory-impaired patients: method of vanishing cues. *Journal of clinical and experimental neuropsychology*, *8*(3), 292-312. doi:10.1080/01688638608401320
- Gnadt, J. W., & Andersen, R. A. (1988). Memory related motor planning activity in posterior parietal cortex of macaque. *Experimental brain research. Experimentelle Hirnforschung. Expérimentation cérébrale*, *70*(1), 216-220.
- Goggin, N. L., & Meeuwssen, H. J. (1992). Age-related differences in the control of spatial aiming movements. *Research quarterly for exercise and sport*, *63*(4), 366-372.
- Gonzalez A. S. L., Michel, C. M., Thut, G., Landis, T., & Grave de Peralta, R. (2005). Prediction of response speed by anticipatory high-frequency (gamma band) oscillations in the human brain. *Human brain mapping*, *24*(1), 50-58. doi:10.1002/hbm.20056
- Goodale, M. A., & Milner, A. D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends in Neurosciences*, *15*(1), 20-25. doi:10.1016/0166-2236(92)90344-8
- Goodale, M. A., Milner, A. D., Jakobson, L. S., & Carey, D. P. (1991). A neurological dissociation between perceiving objects and grasping them. , *Published online: 10 January 1991; | doi:10.1038/349154a0*, *349*(6305), 154-156. doi:10.1038/349154a0
- Gouras, P., & Krüger, J. (1979). Responses of cells in foveal visual cortex of the monkey to pure color contrast. *Journal of neurophysiology*, *42*(3), 850-860.

- Grafton, S. T., Fadiga, L., Arbib, M. A., & Rizzolatti, G. (1997). Premotor cortex activation during observation and naming of familiar tools. *NeuroImage*, 6(4), 231-236. doi:10.1006/nimg.1997.0293
- Grezes, J., Costes, N., & Decety, J. (1998). Top down effect of strategy on the perception of human biological motion: a pet investigation. *Cognitive Neuropsychology*, 15(6), 553-582. doi:10.1080/026432998381023
- Grossberg, S. (1976). Adaptive pattern classification and universal recoding: II. Feedback, expectation, olfaction, illusions. *Biological Cybernetics*, 23(4), 187-202.
- Grossberg, S. (1999). How does the cerebral cortex work? Learning, attention, and grouping by the laminar circuits of visual cortex. *Spatial vision*, 12(2), 163-185.
- Gruber, T., Trujillo-Barreto, N. J., Giabbiconi, C.-M., Valdés-Sosa, P. A., & Müller, M. M. (2006). Brain electrical tomography (BET) analysis of induced gamma band responses during a simple object recognition task. *NeuroImage*, 29(3), 888-900. doi:10.1016/j.neuroimage.2005.09.004
- Grush, R. (2004). The emulation theory of representation: motor control, imagery, and perception. *The Behavioral and brain sciences*, 27(3), 377-396; discussion 396-442.
- Guenther, F. H., & Barreca, D. M. (1997). Neural models for flexible control of redundant systems. In Pietro Morasso and Vittorio Sanguineti (Éd.), *Advances in Psychology* (Vol. Volume 119, p. 383-421). North-Holland. Consulté à l'adresse <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0166411597800143>
- Guralnik, J. M., Ferrucci, L., Simonsick, E. M., Salive, M. E., & Wallace, R. B. (1995). Lower-Extremity Function in Persons over the Age of 70 Years as a Predictor of Subsequent Disability. *New England Journal of Medicine*, 332(9), 556-562. doi:10.1056/NEJM199503023320902
- Haaland, K. Y., Harrington, D. L., & Grice, J. W. (1993). Effects of aging on planning and implementing arm movements. *Psychology and aging*, 8(4), 617-632.
- Haggard, P. (2005). Conscious intention and motor cognition. *Trends in Cognitive Sciences*, 9(6), 290-295. doi:10.1016/j.tics.2005.04.012
- Haggard, P., & Clark, S. (2003). Intentional action: Conscious experience and neural prediction. *Consciousness and Cognition*, 12(4), 695-707. doi:10.1016/S1053-8100(03)00052-7
- Haggard, P., Clark, S., & Kalogeras, J. (2002). Voluntary action and conscious awareness. *Nat Neurosci*, 5(4), 382-385. doi:10.1038/nn827
- Haggard, P., & Cole, J. (2007). Intention, attention and the temporal experience of action. *Consciousness and Cognition*, 16(2), 211-220. doi:10.1016/j.concog.2006.07.002
- Haggard, P., Martin, F., Taylor-Clarke, M., Jeannerod, M., & Franck, N. (2003). Awareness of action in schizophrenia. *Neuroreport*, 14(7), 1081-1085. doi:10.1097/01.wnr.0000073684.00308.c0
- Häkkinen, K., Kallinen, M., Izquierdo, M., Jokelainen, K., Lassila, H., Mälikä, E., ... Alen, M. (1998). Changes in agonist-antagonist EMG, muscle CSA, and force during strength training in middle-aged and older people. *Journal of applied physiology (Bethesda, Md.: 1985)*, 84(4), 1341-1349.
- Hall, S. D., Holliday, I. E., Hillebrand, A., Singh, K. D., Furlong, P. L., Hadjipapas, A., & Barnes, G. R. (2005). The missing link: analogous human and primate cortical gamma oscillations. *NeuroImage*, 26(1), 13-17. doi:10.1016/j.neuroimage.2005.01.009
- Hari, R., Forss, N., Avikainen, S., Kirveskari, E., Salenius, S., & Rizzolatti, G. (1998). Activation of human primary motor cortex during action observation: A neuromagnetic study. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95(25), 15061-15065.
- HAS. (2011). Prise en charge de la maladie d'Alzheimer et des maladies apparentés.
- Hauser, M., Moore, J. W., de Millas, W., Gallinat, J., Heinz, A., Haggard, P., & Voss, M. (2011). Sense of agency is altered in patients with a putative psychotic prodrome. *Schizophrenia research*, 126(1-3), 20-27. doi:10.1016/j.schres.2010.10.031

- Hedden, T., & Gabrieli, J. D. E. (2004). Insights into the ageing mind: a view from cognitive neuroscience. *Nature Reviews Neuroscience*, 5(2), 87-96. doi:10.1038/nrn1323
- Heft, H. (1993). A Methodological Note on Overestimates of Reaching Distance: Distinguishing Between Perceptual and Analytical Judgments. *Ecological Psychology*, 5(3), 255-271. doi:10.1207/s15326969eco0503\_3
- Held, R. (1965). Plasticity in sensory-motor systems. *Scientific American*, 213(5), 84-94.
- Held, R., & Hein, A. (1963). Movement-produced stimulation in the development of visually guided behavior. *Journal of comparative and physiological psychology*, 56, 872-876.
- Helmholtz, H. von. (1867). *Handbuch der physiologischen Optik*. Leipzig : Leopold Voss. Consulté à l'adresse <http://archive.org/details/handbuchderphysi00helm>
- Hillman, C. H., Erickson, K. I., & Kramer, A. F. (2008). Be smart, exercise your heart: exercise effects on brain and cognition. *Nature reviews. Neuroscience*, 9(1), 58-65. doi:10.1038/nrn2298
- Holcombe, A. O., & Cavanagh, P. (2008). Independent, synchronous access to color and motion features. *Cognition*, 107(2), 552-580. doi:10.1016/j.cognition.2007.11.006
- Holst, Erich, & Mittelstaedt, H. (1950). Das Refferenzprinzip. *Die Naturwissenschaften*, 37(20), 464-476. doi:10.1007/BF00622503
- Hommel, B., Müsseler, J., Aschersleben, G., & Prinz, W. (2001). The Theory of Event Coding (TEC): a framework for perception and action planning. *The Behavioral and brain sciences*, 24(5), 849-878; discussion 878-937.
- Hoogenboom, N., Schoffelen, J.-M., Oostenveld, R., Parkes, L. M., & Fries, P. (2006). Localizing human visual gamma-band activity in frequency, time and space. *NeuroImage*, 29(3), 764-773. doi:10.1016/j.neuroimage.2005.08.043
- Horst, A. C. ter, Lier, R. van, & Steenbergen, B. (2011). Spatial dependency of action simulation. *Experimental Brain Research*, 212(4), 635-644. doi:10.1007/s00221-011-2748-2
- Huang, Y.-Z., Edwards, M. J., Rounis, E., Bhatia, K. P., & Rothwell, J. C. (2005). Theta burst stimulation of the human motor cortex. *Neuron*, 45(2), 201-206. doi:10.1016/j.neuron.2004.12.033
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1968). Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *The Journal of physiology*, 195(1), 215-243.
- Hughes, G., Desantis, A., & Waszak, F. (2013). Mechanisms of intentional binding and sensory attenuation: The role of temporal prediction, temporal control, identity prediction, and motor prediction. *Psychological Bulletin*, 139(1), 133-151. doi:10.1037/a0028566
- Humphrey, N. K., & Weiskrantz, L. (1967). Vision in Monkeys after Removal of the Striate Cortex. , *Published online: 05 August 1967*; | doi:10.1038/215595a0, 215(5101), 595-597. doi:10.1038/215595a0
- Humphreys, G. R., & Buehner, M. J. (2009). Magnitude estimation reveals temporal binding at super-second intervals. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 35(5), 1542-1549.
- Hunter, S., White, M., & Thompson, M. (1998). Techniques to evaluate elderly human muscle function: a physiological basis. *The journals of gerontology. Series A, Biological sciences and medical sciences*, 53(3), B204-216.
- Hupé, J. M., James, A. C., Payne, B. R., Lomber, S. G., Girard, P., & Bullier, J. (1998). Cortical feedback improves discrimination between figure and background by V1, V2 and V3 neurons. *Nature*, 394(6695), 784-787.
- Hupé, J.-M., James, A. C., Girard, P., Lomber, S. G., Payne, B. R., & Bullier, J. (2001). Feedback Connections Act on the Early Part of the Responses in Monkey Visual Cortex. *Journal of Neurophysiology*, 85(1), 134-145.

- Iachini, T., & Giusberti, F. (2004). Metric properties of spatial images generated from locomotion: The effect of absolute size on mental scanning. *European Journal of Cognitive Psychology*, *16*(4), 573-596. doi:10.1080/09541440340000321
- Iachini, T., Iavarone, A., Senese, V., Ruotolo, F., & Ruggiero, G. (2009). Visuospatial Memory in Healthy Elderly, AD and MCI: A Review. *Current Aging Science*, *2*(1), 43-59. doi:10.2174/1874609810902010043
- Ionta, S., Perruchoud, D., Draganski, B., & Blanke, O. (2012). Body Context and Posture Affect Mental Imagery of Hands. *PLoS ONE*, *7*(3), e34382. doi:10.1371/journal.pone.0034382
- Ishai, A., Ungerleider, L. G., Martin, A., Schouten, J. L., & Haxby, J. V. (1999). Distributed representation of objects in the human ventral visual pathway. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *96*(16), 9379-9384.
- Jaśkowski, P. (1992). Temporal-order judgment and reaction time for short and long stimuli. *Psychological Research*, *54*(3), 141-145. doi:10.1007/BF00922093
- Jeannerod, M. (1984). The timing of natural prehension movements. *Journal of Motor Behavior*, *16*(3), 235-254.
- Jeannerod, M. (2001). Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. *NeuroImage*, *14*(1 Pt 2), S103-109. doi:10.1006/nimg.2001.0832
- Jeannerod, M., Decety, J., & Michel, F. (1994). Impairment of grasping movements following a bilateral posterior parietal lesion. *Neuropsychologia*, *32*(4), 369-380.
- Jeannerod, M. (1988). *The neural and behavioural organization of goal-directed movements*. Oxford University Press, USA.
- Jeannerod, M. (1997). The cognitive neuroscience of action, 236.
- Jeannerod, M. (2003). The mechanism of self-recognition in humans. *Behavioural Brain Research*, *142*(1-2), 1-15. doi:10.1016/S0166-4328(02)00384-4
- Jeannerod, M. (2006). *Motor cognition: what actions tell the self*. Oxford [u.a.: Oxford Univ. Press.
- Jeannerod, M. (2011). *La Fabrique des idées*. Odile Jacob.
- Johansson, G. (1973). Visual perception of biological motion and a model for its analysis. *Perception & Psychophysics*, *14*(2), 201-211. doi:10.3758/BF03212378
- Jordan, M. I., & Rumelhart, D. E. (1992). Forward models: Supervised learning with a distal teacher. *COGNITIVE SCIENCE*, *16*, 307-354.
- Kahneman, D., Treisman, A., & Gibbs, B. J. (1992). The reviewing of object files: Object-specific integration of information. *Cognitive Psychology*, *24*(2), 175-219. doi:10.1016/0010-0285(92)90007-O
- Kandel, E. R., Schwartz, J. H., & Jessell, T. M. (2000). *Principles of neural science*. McGraw-Hill, Health Professions Division.
- Kanizsa, G. (1955). Margini quasi-percettivi in campi con stimolazione omogenea. *Rivista di psicologia*, *49*(1), 7-30.
- Kanwisher, N., McDermott, J., & Chun, M. M. (1997). The Fusiform Face Area: A Module in Human Extrastriate Cortex Specialized for Face Perception. *The Journal of Neuroscience*, *17*(11), 4302-4311.
- Kaplan, F. S., Nixon, J. E., Reitz, M., Rindfleisch, L., & Tucker, J. (1985). Age-related changes in proprioception and sensation of joint position. *Acta orthopaedica Scandinavica*, *56*(1), 72-74.
- Kawato, M., & Wolpert, D. (1998). Internal models for motor control. *Novartis Foundation symposium*, *218*, 291-304; discussion 304-307.
- Kawato, M., Furukawa, K., & Suzuki, R. (1987). A hierarchical neural-network model for control and learning of voluntary movement. *Biological Cybernetics*, *57*(3), 169-185. doi:10.1007/BF00364149

- Kawato, M. (1999). Internal models for motor control and trajectory planning. *Current Opinion in Neurobiology*, 9(6), 718-727. doi:10.1016/S0959-4388(99)00028-8
- Keizer, A. W., Colzato, L. S., & Hommel, B. (2008). Integrating faces, houses, motion, and action: Spontaneous binding across ventral and dorsal processing streams. *Acta Psychologica*, 127(1), 177-185. doi:10.1016/j.actpsy.2007.04.003
- Kelso, A., J. (1977). Planning and efferent components in the coding of movement. *Journal of Motor Behavior*, 9(1), 33-47.
- Kemps, E., & Newson, R. (2005). Patterns and Predictors of Adult Age Differences in Mental Imagery. *Aging, Neuropsychology, and Cognition*, 12(1), 99-128. doi:10.1080/13825580590925152
- Kennedy, J. S., Buehner, M. J., & Rushton, S. K. (2009). Adaptation to sensory-motor temporal misalignment: instrumental or perceptual learning? *Quarterly journal of experimental psychology (2006)*, 62(3), 453-469. doi:10.1080/17470210801985235
- Kertzman, C., Schwarz, U., Zeffiro, T. A., & Hallett, M. (1997). The role of posterior parietal cortex in visually guided reaching movements in humans. *Experimental brain research. Experimentelle Hirnforschung. Expérimentation cérébrale*, 114(1), 170-183.
- Ketcham, C. J., Dounskaia, N. V., & Stelmach, G. E. (2004). Age-related differences in the control of multijoint movements. *Motor control*, 8(4), 422-436.
- Kilner, J., Bott, L., & Posada, A. (2005). Modulations in the degree of synchronization during ongoing oscillatory activity in the human brain. *The European journal of neuroscience*, 21(9), 2547-2554. doi:10.1111/j.1460-9568.2005.04069.x
- Kinoshita, H., & Francis, P. R. (1996). A comparison of prehension force control in young and elderly individuals. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 74(5), 450-460. doi:10.1007/BF02337726
- Kohonen, T. (1982). Self-organized formation of topologically correct feature maps. *Biological Cybernetics*, 43(1), 59-69. doi:10.1007/BF00337288
- König, P., & Engel, A. K. (1995). Correlated firing in sensory-motor systems. *Current Opinion in Neurobiology*, 5(4), 511-519. doi:10.1016/0959-4388(95)80013-1
- 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 and performance*, 4(1), 47-60.
- Kurokawa, D., Kitajima, T., Mitsunaga-Nakatsubo, K., Amemiya, S., Shimada, H., & Akasaka, K. (1999). HpEts, an ets-related transcription factor implicated in primary mesenchyme cell differentiation in the sea urchin embryo. *Mechanisms of Development*, 80(1), 41-52. doi:10.1016/S0925-4773(98)00192-0
- Lacoste, L., & Trivalle, C. (2005). Echelles d'évaluation de la dépression en consultation gériatrique. *NPG Neurologie - Psychiatrie - Gériatrie*, 5(26), 44-51. doi:10.1016/S1627-4830(05)82565-6
- Lamberg, E. M., Mateika, J. H., Cherry, L., & Gordon, A. M. (2003). Internal representations underlying respiration during object manipulation. *Brain research*, 982(2), 270-279.
- Lamme, V. A. F., & Roelfsema, P. R. (2000). The distinct modes of vision offered by feedforward and recurrent processing. *Trends in Neurosciences*, 23(11), 571-579. doi:10.1016/S0166-2236(00)01657-X
- Lee, T. S., & Nguyen, M. (2001). Dynamics of subjective contour formation in the early visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(4), 1907-1911. doi:10.1073/pnas.98.4.1907
- Lewis, J. W., & Van Essen, D. C. (2000). Mapping of architectonic subdivisions in the macaque monkey, with emphasis on parieto-occipital cortex. *The Journal of comparative neurology*, 428(1), 79-111.

- Lexell, J. (1993). Ageing and human muscle: observations from Sweden. *Canadian journal of applied physiology = Revue canadienne de physiologie appliquée*, 18(1), 2-18.
- Lexell, J. (1995). Human aging, muscle mass, and fiber type composition. *The journals of gerontology. Series A, Biological sciences and medical sciences*, 50 Spec No, 11-16.
- Libet, B., Gleason, C. A., Wright, E. W., & Pearl, D. K. (1983). Time of conscious intention to act in relation to onset of cerebral activity (readiness-potential). The unconscious initiation of a freely voluntary act. *Brain: a journal of neurology*, 106 (Pt 3), 623-642.
- Linares, D., & López-Moliner, J. (2007). Absence of flash-lag when judging global shape from local positions. *Vision Research*, 47(3), 357-362. doi:10.1016/j.visres.2006.10.013
- Lipinska, B., & Bäckman, L. (1997). Encoding-retrieval interactions in mild Alzheimer's disease: the role of access to categorical information. *Brain and cognition*, 34(2), 274-286. doi:10.1006/brcg.1997.0916
- Livingstone, M., & Hubel, D. (1987). Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *J. Neurosci.*, 7(11), 3416-3468.
- Livingstone, M. S., & Hubel, D. H. (1982). Thalamic inputs to cytochrome oxidase-rich regions in monkey visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 79(19), 6098-6101.
- Llinas, R. R. R., & Churchland, P. S. A. (1996). *The Mind-Brain Continuum: Sensory Processes*. MIT Press.
- López-Moliner, J., & Linares, D. (2006). The flash-lag effect is reduced when the flash is perceived as a sensory consequence of our action. *Vision Research*, 46(13), 2122-2129. doi:10.1016/j.visres.2005.11.016
- Lord, S. R., & Sturnieks, D. L. (2005). The physiology of falling: assessment and prevention strategies for older people. *Journal of science and medicine in sport / Sports Medicine Australia*, 8(1), 35-42.
- Lyons, J., & Elliott, D. (1996). The use of vision in manual aiming by young and older adults. *Journal of aging and physical activity*.
- Macaluso, A., & De Vito, G. (2004). Muscle strength, power and adaptations to resistance training in older people. *European journal of applied physiology*, 91(4), 450-472. doi:10.1007/s00421-003-0991-3
- Mackenzie, R. A., & Phillips, L. H., 2nd. (1981). Changes in peripheral and central nerve conduction with aging. *Clinical and experimental neurology*, 18, 109-116.
- Mahieux-Laurent, F., Fabre, C., Galbrun, E., Dubrulle, A., & Moroni, C. (2009). Validation d'une batterie brève d'évaluation des praxies gestuelles pour consultation Mémoire. Évaluation chez 419 témoins, 127 patients atteints de troubles cognitifs légers et 320 patients atteints d'une démence. *Revue Neurologique*, 165(6-7), 560-567. doi:10.1016/j.neurol.2008.11.016
- Mahoney, M. J., & Avenier, M. (1977). Psychology of the elite athlete: An exploratory study. *Cognitive Therapy and Research*, 1(2), 135-141. doi:10.1007/BF01173634
- Malsburg, C. V. D. (1986). Am I Thinking Assemblies? In D. G. Palm & D. A. Aertsen (Éd.), *Brain Theory* (p. 161-176). Springer Berlin Heidelberg. Consulté à l'adresse [http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-642-70911-1\\_10](http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-642-70911-1_10)
- Malsburg, C. von der. (1995). Binding in models of perception and brain function. *Current Opinion in Neurobiology*, 5(4), 520-526. doi:10.1016/0959-4388(95)80014-X
- Mandelli, M.-J. F., & Kiper, D. C. (2005). The local and global processing of chromatic Glass patterns. *Journal of vision*, 5(5), 405-416. doi:10.1167/5.5.2
- Mather, G., Pavan, A., Campana, G., & Casco, C. (2008). The motion aftereffect reloaded. *Trends in Cognitive Sciences*, 12(12), 481-487. doi:10.1016/j.tics.2008.09.002
- Maunsell, J. H., & van Essen, D. C. (1983). The connections of the middle temporal visual area (MT) and their relationship to a cortical hierarchy in the macaque monkey. *The Journal of neuroscience: the official journal of the Society for Neuroscience*, 3(12), 2563-2586.

- McIntyre, J., Gurfinkel, E. V., Lipshits, M. I., Droulez, J., & Gurfinkel, V. S. (1995). Measurements of human force control during a constrained arm motion using a force-actuated joystick. *Journal of neurophysiology*, *73*(3), 1201-1222.
- McKeefry, D. J., & Zeki, S. (1997). The position and topography of the human colour centre as revealed by functional magnetic resonance imaging. *Brain*, *120*(12), 2229-2242. doi:10.1093/brain/120.12.2229
- Meyer, D. E., Abrams, R. A., Kornblum, S., Wright, C. E., & Keith, S. J. E. (1988). Optimality in human motor performance: Ideal control of rapid aimed movements. *Psychological Review*, *95*(3), 340-370. doi:10.1037/0033-295X.95.3.340
- Michael, G. A., Garcia, S., Fernandez, D., Sellal, F., & Boucart, M. (2006). The ventral premotor cortex (vPM) and resistance to interference. *Behavioral neuroscience*, *120*(2), 447-462. doi:10.1037/0735-7044.120.2.447
- Michel, F., Jeannerod, M., & Devic, M. (1965). Trouble de L'Orientation Visuelle Dans Les Trois Dimensions de L'Espace: A propos d'un cas anatomique. *Cortex*, *1*(4), 441-466. doi:10.1016/S0010-9452(65)80005-3
- Miller, J., & Schwarz, W. (2006). Dissociations between reaction times and temporal order judgments: a diffusion model approach. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, *32*(2), 394-412. doi:10.1037/0096-1523.32.2.394
- Milne, R. J., Aniss, A. M., Kay, N. E., & Gandevia, S. C. (1988). Reduction in perceived intensity of cutaneous stimuli during movement: a quantitative study. *Experimental Brain Research*, *70*(3), 569-576. doi:10.1007/BF00247604
- Milner, A. D., & Goodale, M. A. (1996). *The Visual Brain in Action (Ops 27)*. Oxford University Press.
- Milner, A. D., & Goodale, M. A. (2008). Two visual systems re-viewed. *Neuropsychologia*, *46*(3), 774-785. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2007.10.005
- Milner, P. M. (1974). A model for visual shape recognition. *Psychological Review*, *81*(6), 521-535. doi:10.1037/h0037149
- Mioche, L., & Singer, W. (1989). Chronic recordings from single sites of kitten striate cortex during experience-dependent modifications of receptive-field properties. *Journal of neurophysiology*, *62*(1), 185-197.
- Mishkin, M., Ungerleider, L. G., & Macko, K. A. (1983). Object vision and spatial vision: two cortical pathways. *Trends in Neurosciences*, *6*(0), 414-417. doi:10.1016/0166-2236(83)90190-X
- Moore, C. J., & Price, C. J. (1999). A functional neuroimaging study of the variables that generate category-specific object processing differences. *Brain: a journal of neurology*, *122 (Pt 5)*, 943-962.
- Moore, J., & Haggard, P. (2008). Awareness of action: Inference and prediction. *Consciousness and Cognition*, *17*(1), 136-144. doi:10.1016/j.concog.2006.12.004
- Moore, J. W., Lagnado, D., Deal, D. C., & Haggard, P. (2009). Feelings of control: Contingency determines experience of action. *Cognition*, *110*(2), 279-283. doi:10.1016/j.cognition.2008.11.006
- Moore, J. W., & Obhi, S. S. (2012). Intentional binding and the sense of agency: A review. *Consciousness and Cognition*, (0). doi:10.1016/j.concog.2011.12.002
- Moore, J. W., Schneider, S. A., Schwingenschuh, P., Moretto, G., Bhatia, K. P., & Haggard, P. (2010). Dopaminergic medication boosts action-effect binding in Parkinson's disease. *Neuropsychologia*, *48*(4), 1125-1132. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2009.12.014
- Moore, J. W., Wegner, D. M., & Haggard, P. (2009). Modulating the sense of agency with external cues. *Consciousness and Cognition*, *18*(4), 1056-1064. doi:10.1016/j.concog.2009.05.004
- Morand, S., Thut, G., de Peralta, R. G., Clarke, S., Khateb, A., Landis, T., & Michel, C. M. (2000). Electrophysiological evidence for fast visual processing through the human koniocellular pathway when stimuli move. *Cerebral cortex (New York, N.Y.: 1991)*, *10*(8), 817-825.



- Morgan, M., Phillips, J. G., Bradshaw, J. L., Mattingley, J. B., Iansek, R., & Bradshaw, J. A. (1994). Age-related motor slowness: simply strategic? *Journal of gerontology*, *49*(3), M133-139.
- Morse, C. I., Thom, J. M., Mian, O. S., Muirhead, A., Birch, K. M., & Narici, M. V. (2005). Muscle strength, volume and activation following 12-month resistance training in 70-year-old males. *European journal of applied physiology*, *95*(2-3), 197-204. doi:10.1007/s00421-005-1342-3
- Mountcastle, V. B., Lynch, J. C., Georgopoulos, A., Sakata, H., & Acuna, C. (1975). Posterior parietal association cortex of the monkey: command functions for operations within extrapersonal space. *Journal of neurophysiology*, *38*(4), 871-908.
- Moutoussis, K., & Zeki, S. (1997a). A direct demonstration of perceptual asynchrony in vision. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *264*(1380), 393-399. doi:10.1098/rspb.1997.0056
- Moutoussis, K., & Zeki, S. (1997b). Functional segregation and temporal hierarchy of the visual perceptive systems. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *264*(1387), 1407-1414. doi:10.1098/rspb.1997.0196
- Moutoussis, K. (2012). Asynchrony in visual consciousness and the possible involvement of attention. *Frontiers in Consciousness Research*, *3*, 314. doi:10.3389/fpsyg.2012.00314
- Murata, A., Gallese, V., Luppino, G., Kaseda, M., & Sakata, H. (2000). Selectivity for the shape, size, and orientation of objects for grasping in neurons of monkey parietal area AIP. *Journal of neurophysiology*, *83*(5), 2580-2601.
- Nakayama, K. (1985). Biological image motion processing: a review. *Vision research*, *25*(5), 625-660.
- Naue, N., Rach, S., Strüber, D., Huster, R. J., Zaehle, T., Körner, U., Herrmann, C. S. (2011). Auditory event-related response in visual cortex modulates subsequent visual responses in humans. *J Neurosci*, *25*;31(21), 7729-36. doi: 10.1523/JNEUROSCI.1076-11.2011.
- Narici, M. V., Bordini, M., & Cerretelli, P. (1991). Effect of aging on human adductor pollicis muscle function. *Journal of applied physiology (Bethesda, Md.: 1985)*, *71*(4), 1277-1281.
- Nishida, S., & Johnston, A. (2002). Marker Correspondence, Not Processing Latency, Determines Temporal Binding of Visual Attributes. *Current Biology*, *12*(5), 359-368. doi:10.1016/S0960-9822(02)00698-X
- Nowak, D. A., & Hermsdörfer, J. (2003). Sensorimotor memory and grip force control: does grip force anticipate a self-produced weight change when drinking with a straw from a cup? *The European journal of neuroscience*, *18*(10), 2883-2892.
- Nowak, D. A., & Hermsdörfer, J. (2005). Grip force behavior during object manipulation in neurological disorders: Toward an objective evaluation of manual performance deficits. *Movement Disorders*, *20*(1), 11-25. doi:10.1002/mds.20299
- Nowak, L. G., & Bullier, J. (1997). The timing of information transfer in the visual system. *Cerebral cortex: extrastriate cortex in primate*, *12*.
- Obhi, S. S., & Hall, P. (2011a). Sense of agency and intentional binding in joint action. *Experimental brain research. Experimentelle Hirnforschung. Expérimentation cérébrale*, *211*(3-4), 655-662. doi:10.1007/s00221-011-2675-2
- Obhi, S. S., & Hall, P. (2011b). Sense of agency in joint action: influence of human and computer co-actors. *Experimental brain research. Experimentelle Hirnforschung. Expérimentation cérébrale*, *211*(3-4), 663-670. doi:10.1007/s00221-011-2662-7
- Occelli, V., Spence, C., & Zampini, M. (2008). Audiotactile temporal order judgments in sighted and blind individuals. *Neuropsychologia*, *46*(11), 2845-2850. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2008.05.023
- Op de Beeck, H. P., Haushofer, J., & Kanwisher, N. G. (2008). Interpreting fMRI data: maps, modules and dimensions. *Nat Rev Neurosci*, *9*(2), 123-135. doi:10.1038/nrn2314

- Orliaguet, J. P., Kandel, S., & Boë, L. J. (1997). Visual perception of motor anticipation in cursive handwriting: influence of spatial and movement information on the prediction of forthcoming letters. *Perception*, 26(7), 905-912.
- Pai, M.-C., & Jacobs, W. J. (2004). Topographical disorientation in community-residing patients with Alzheimer's disease. *International journal of geriatric psychiatry*, 19(3), 250-255. doi:10.1002/gps.1081
- Parsons, L. M. (1994). Temporal and kinematic properties of motor behavior reflected in mentally simulated action. *Journal of experimental psychology. Human perception and performance*, 20(4), 709-730.
- Pelli, D. G., Cavanagh, P., Desimone, R., Tjan, B., & Treisman, A. (2007). Crowding: Including illusory conjunctions, surround suppression, and attention. *Journal of Vision*, 7(2). doi:10.1167/7.2.i
- Perenin, M. T., & Jeannerod, M. (1975). Residual vision in cortically blind hemiphiolds. *Neuropsychologia*, 13(1), 1-7. doi:10.1016/0028-3932(75)90041-X
- Personnier, P., Ballay, Y., & Papaxanthis, C. (2010). Mentally represented motor actions in normal aging: III. Electromyographic features of imagined arm movements. *Behavioural brain research*, 206(2), 184-191. doi:10.1016/j.bbr.2009.09.011
- Personnier, P., Kubicki, A., Laroche, D., & Papaxanthis, C. (2010). Temporal features of imagined locomotion in normal aging. *Neuroscience letters*, 476(3), 146-149. doi:10.1016/j.neulet.2010.04.017
- Personnier, P., Paizis, C., Ballay, Y., & Papaxanthis, C. (2008). Mentally represented motor actions in normal aging II. The influence of the gravito-inertial context on the duration of overt and covert arm movements. *Behavioural brain research*, 186(2), 273-283. doi:10.1016/j.bbr.2007.08.018
- Peterhans, E., & Heydt, R. von der. (1989). Mechanisms of contour perception in monkey visual cortex. II. Contours bridging gaps. *The Journal of Neuroscience*, 9(5), 1749-1763.
- Pisella, L., Arzi, M., & Rossetti, Y. (1998). The timing of color and location processing in the motor context. *Experimental Brain Research*, 121(3), 270-276. doi:10.1007/s002210050460
- Pisella, L., Sergio, L., Blangero, A., Torchin, H., Vighetto, A., & Rossetti, Y. (2009). Optic ataxia and the function of the dorsal stream: Contributions to perception and action. *Neuropsychologia*, 47(14), 3033-3044. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2009.06.020
- Pohl, P. S., Winstein, C. J., & Fisher, B. E. (1996). The locus of age-related movement slowing: sensory processing in continuous goal-directed aiming. *The journals of gerontology. Series B, Psychological sciences and social sciences*, 51(2), P94-102.
- Poon, C. S. (1996). Self-tuning Optimal Regulation of Respiratory Motor Output by Hebbian Covariance Learning. *Neural networks: the official journal of the International Neural Network Society*, 9(8), 1367-1383.
- Pöppel, E., Held, R., & Frost, D. (1973). Residual Visual Function after Brain Wounds involving the Central Visual Pathways in Man. , *Published online: 01 June 1973; | doi:10.1038/243295a0*, 243(5405), 295-296. doi:10.1038/243295a0
- Porter, M. M., Vandervoort, A. A., & Lexell, J. (1995). Aging of human muscle: structure, function and adaptability. *Scandinavian journal of medicine & science in sports*, 5(3), 129-142.
- Posada, A., Hugues, E., Franck, N., Vianin, P., & Kilner, J. (2003). Augmentation of induced visual gamma activity by increased task complexity. *The European journal of neuroscience*, 18(8), 2351-2356.
- Pousson, M., Lepers, R., & Van Hoecke, J. (2001). Changes in isokinetic torque and muscular activity of elbow flexors muscles with age. *Experimental gerontology*, 36(10), 1687-1698.
- Pratt, J., Chasteen, A. L., & Abrams, R. A. (1994). Rapid Aimed Limb Movements: Age Differences and Practice Effects in Component Submovements. *Psychology and Aging*, 9(2), 325-334.
- Previc, F H. (1998). The neuropsychology of 3-D space. *Psychological bulletin*, 124(2), 123-164.

- Previc, Fred H. (1990). Functional specialization in the lower and upper visual fields in humans: Its ecological origins and neurophysiological implications. *Behavioral and Brain Sciences*, 13(03), 519-542. doi:10.1017/S0140525X00080018
- Puce, A., Allison, T., Bentin, S., Gore, J. C., & McCarthy, G. (1998). Temporal Cortex Activation in Humans Viewing Eye and Mouth Movements. *The Journal of Neuroscience*, 18(6), 2188-2199.
- Quaney, B. M., Rotella, D. L., Peterson, C., & Cole, K. J. (2003). Sensorimotor memory for fingertip forces: evidence for a task-independent motor memory. *The Journal of neuroscience: the official journal of the Society for Neuroscience*, 23(5), 1981-1986.
- Quittre, A., Olivier, C., & Salmon, E. (2005). Compensating strategies for impaired episodic memory and time orientation in a patient with Alzheimer's disease. *Acta neurologica Belgica*, 105(1), 30-38.
- Rantanen, T., Guralnik, J. M., Foley, D., Masaki, K., Leveille, S., Curb, J. D., & White, L. (1999). Midlife Hand Grip Strength as a Predictor of Old Age Disability. *JAMA: The Journal of the American Medical Association*, 281(6), 558-560. doi:10.1001/jama.281.6.558
- Reilly, R. C. O., Busby, R. S., & Soto, R. (2001). Three Forms of Binding and their Neural Substrates : Alternatives to Temporal Synchrony. *Psychology*, (June), 168-192.
- Reynaud, E. (2002). Modélisation connexionniste d'une mémoire associative multimodale. Consulté à l'adresse <http://www.physiol.ox.ac.uk/~er/mainnew.pdf>
- Rey-Robert, B., Temprado, J.-J., Lemaire, P., & Berton, E. (2012). Combining movement kinematics, efficiency functions, and Brinley plots to study age-related slowing of sensorimotor processes: insights from Fitts' task. *Gerontology*, 58(2), 171-180. doi:10.1159/000329347
- Rizzolatti, G., Camarda, R., Fogassi, L., Gentilucci, M., Luppino, G., & Matelli, M. (1988). Functional organization of inferior area 6 in the macaque monkey. II. Area F5 and the control of distal movements. *Experimental brain research. Experimentelle Hirnforschung. Expérimentation cérébrale*, 71(3), 491-507.
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V., & Fogassi, L. (1996a). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Brain research. Cognitive brain research*, 3(2), 131-141.
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V., & Fogassi, L. (1996b). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Brain research. Cognitive brain research*, 3(2), 131-141.
- Rizzolatti, G., Matelli, M., & Pavesi, G. (1983). Deficits in attention and movement following the removal of postarcuate (area 6) and prearcuate (area 8) cortex in macaque monkeys. *Brain: a journal of neurology*, 106 (Pt 3), 655-673.
- Rizzolatti, G., Riggio, L., Dascola, I., & Umiltá, C. (1987). Reorienting attention across the horizontal and vertical meridians: evidence in favor of a premotor theory of attention. *Neuropsychologia*, 25(1A), 31-40.
- Rizzolatti, G., & Craighero, L. (1998). Spatial attention: Mechanisms and theories. In M. Sabourin, F. Craik, & M. Robert (Ed.), *Advances in psychological science, Vol. 2: Biological and cognitive aspects* (p. 171-198). Hove, England: Psychology Press/Erlbaum (UK) Taylor & Francis.
- Rizzolatti, G., & Craighero, L. (2004). The Mirror-Neuron System. *Annual Review of Neuroscience*, 27(1), 169-192. doi:10.1146/annurev.neuro.27.070203.144230
- Rizzolatti, G., & Matelli, M. (2003). Two different streams form the dorsal visual system: anatomy and functions. *Experimental brain research. Experimentelle Hirnforschung. Expérimentation cérébrale*, 153(2), 146-157. doi:10.1007/s00221-003-1588-0
- Robinovitch, S. N. (1998). Perception of postural limits during reaching. *Journal of motor behavior*, 30(4), 352-358. doi:10.1080/00222899809601349

- Rochat, P., & Wraga, M. (1997). An account of the systematic error in judging what is reachable. *Journal of experimental psychology. Human perception and performance*, 23(1), 199-212.
- Roskies, A. L. (1999). The Binding Problem. *Neuron*, 24(1), 7-9. doi:10.1016/S0896-6273(00)80817-X
- Rossetti, Y., Koga, K., & Mano, T. (1993). Prismatic displacement of vision induces transient changes in the timing of eye-hand coordination. *Perception & Psychophysics*, 54(3), 355-364.
- Ruggiero, G., Sergi, I., & Iachini, T. (2008). Gender differences in remembering and inferring spatial distances. *Memory (Hove, England)*, 16(8), 821-835. doi:10.1080/09658210802307695
- Saimpont, A., Pozzo, T., & Papaxanthis, C. (2009). Aging Affects the Mental Rotation of Left and Right Hands. *PLoS ONE*, 4(8), e6714. doi:10.1371/journal.pone.0006714
- Sakata, H., Taira, M., Murata, A., & Mine, S. (1995). Neural mechanisms of visual guidance of hand action in the parietal cortex of the monkey. *Cerebral cortex (New York, N.Y.: 1991)*, 5(5), 429-438.
- Sakata, H., & Kusunoki, M. (1992). Organization of space perception: neural representation of three-dimensional space in the posterior parietal cortex. *Current Opinion in Neurobiology*, 2(2), 170-174. doi:10.1016/0959-4388(92)90007-8
- Salimi, I., Hollender, I., Frazier, W., & Gordon, A. M. (2000). Specificity of internal representations underlying grasping. *Journal of neurophysiology*, 84(5), 2390-2397.
- Salmon, E., Adam, S., Lekeu, F., Marique, P., Olivier, C., Quittre, A., & Wojtasik, V. (2006). Principes d'adaptation cognitive dans les démences. Consulté 6 septembre 2013, à l'adresse <http://orbi.ulg.ac.be/handle/2268/69632>
- Saltzman, E. (1979). Levels of sensorimotor representation. *Journal of Mathematical Psychology*, 20(2), 91-163. doi:10.1016/0022-2496(79)90020-8
- Salzman, C. D., Britten, K. H., & Newsome, W. T. (1990). Cortical microstimulation influences perceptual judgements of motion direction. *Nature*, 346(6280), 174-177. doi:10.1038/346174a0
- Savelsbergh, G. J. P., Haans, S. H. A., Kooijman, M. K., & van Kampen, P. M. (2010). A method to identify talent: Visual search and locomotion behavior in young football players. *Human Movement Science*, 29(5), 764-776. doi:10.1016/j.humov.2010.05.003
- Savelsbergh, G. J. P., Williams, A. M., Kamp, J. V. D., & Ward, P. (2002). Visual search, anticipation and expertise in soccer goalkeepers. *Journal of Sports Sciences*, 20(3), 279-287. doi:10.1080/026404102317284826
- Schmidt, R. A. (1991). *Motor Learning and Performance: From Principles to Practice*. Human Kinetics Pub.
- Schmidt, T. (2009). Perception: The Binding Problem and the Coherence of Perception. In *Encyclopedia of Consciousness* (p. 147-158). Oxford: Academic Press. Consulté à l'adresse <http://www.sciencedirect.com/science/article/B9B1X-4VT7MC6-1P/2/430e805393d08f44b9f2121f2ed6158b>
- Schmolesky, M. T., Wang, Y., Hanes, D. P., Thompson, K. G., Leutgeb, S., Schall, J. D., & Leventhal, A. G. (1998). Signal timing across the macaque visual system. *Journal of neurophysiology*, 79(6), 3272-3278.
- Schoffelen, J.-M., Oostenveld, R., & Fries, P. (2005). Neuronal coherence as a mechanism of effective corticospinal interaction. *Science (New York, N.Y.)*, 308(5718), 111-113. doi:10.1126/science.1107027
- Seidler, R. D., & Stelmach, G. E. (1995). Reduction in Sensorimotor Control With Age. *Quest*, 47(3), 386-394. doi:10.1080/00336297.1995.10484165
- Seidler-Dobrin, R. D., & Stelmach, G. E. (1998). Persistence in visual feedback control by the elderly. *Experimental Brain Research*, 119(4), 467-474. doi:10.1007/s002210050362
- Sekiyama, K. (1982). Kinesthetic aspects of mental representations in the identification of left and right hands. *Perception & psychophysics*, 32(2), 89-95.

- Sereno, S. C., & Rayner, K. (2003). Measuring word recognition in reading: eye movements and event-related potentials. *Trends in Cognitive Sciences*, 7(11), 489-493. doi:10.1016/j.tics.2003.09.010
- Shepard, R. N., & Metzler, J. (1971). Mental Rotation of Three-Dimensional Objects. *Science*, 171(3972), 701-703. doi:10.1126/science.171.3972.701
- Shepherd, G. M. (2003). *The Synaptic organization of the brain*. New York: Oxford University Press.
- Shergill, S. S., Bays, P. M., Frith, C. D., & Wolpert, D. M. (2003). Two Eyes for an Eye: The Neuroscience of Force Escalation. *Science*, 301(5630), 187-187. doi:10.1126/science.1085327
- Shinohara, M., Scholz, J. P., Zatsiorsky, V. M., & Latash, M. L. (2004). Finger interaction during accurate multi-finger force production tasks in young and elderly persons. *Experimental Brain Research*, 156(3), 282-292. doi:10.1007/s00221-003-1786-9
- Siegel, M., Donner, T. H., Oostenveld, R., Fries, P., & Engel, A. K. (2007). High-frequency activity in human visual cortex is modulated by visual motion strength. *Cerebral cortex (New York, N.Y.: 1991)*, 17(3), 732-741. doi:10.1093/cercor/bhk025
- Signoret, J. L. (1998). *b.e.c. 96 : evaluation des troubles de memoire et des desordres cognitifs associes*. IPSEN.
- Signoret, S. J.-L. (1997). *Rééducations neuropsychologiques: historique, développements actuels et évaluation*. De Boeck Supérieur.
- Simon, O., Mangin, J. F., Cohen, L., Le Bihan, D., & Dehaene, S. (2002). Topographical layout of hand, eye, calculation, and language-related areas in the human parietal lobe. *Neuron*, 33(3), 475-487.
- Singer, W. (1993). Synchronization of Cortical Activity and its Putative Role in Information Processing and Learning. *Annual Review of Physiology*, 55(1), 349-374. doi:10.1146/annurev.ph.55.030193.002025
- Singer, W., & Gray, C. M. (1995). Visual feature integration and the temporal correlation hypothesis. *Annual Review of Neuroscience*, 18, 555-586. doi:10.1146/annurev.ne.18.030195.003011
- Skoura, X., Papaxanthis, C., Vinter, A., & Pozzo, T. (2005). Mentally represented motor actions in normal aging. I. Age effects on the temporal features of overt and covert execution of actions. *Behavioural brain research*, 165(2), 229-239. doi:10.1016/j.bbr.2005.07.023
- Skoura, X., Personnier, P., Vinter, A., Pozzo, T., & Papaxanthis, C. (2008). Decline in motor prediction in elderly subjects: Right versus left arm differences in mentally simulated motor actions. *Cortex*, 44(9), 1271-1278. doi:10.1016/j.cortex.2007.07.008
- Sperry, R. W. (1950). Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual inversion. *Journal of comparative and physiological psychology*, 43(6), 482-489.
- Spirduso, W. W. (1980). Physical fitness, aging, and psychomotor speed: a review. *Journal of gerontology*, 35(6), 850-865.
- Stekelenburg, J. J., Sugano, Y., & Vroomen, J. (2011). Neural correlates of motor-sensory temporal recalibration. *Brain Research*, 1397(0), 46-54. doi:10.1016/j.brainres.2011.04.045
- Stelmach, G E, & Worringham, C. J. (1985). Sensorimotor deficits related to postural stability. Implications for falling in the elderly. *Clinics in geriatric medicine*, 1(3), 679-694.
- Stelmach, George E., & Hömberg, V. (Éd.). (1993). *Sensorimotor Impairment in the Elderly* (1993<sup>e</sup> éd.). Springer.
- Stemmler, M., Usher, M., & Niebur, E. (1995). Lateral interactions in primary visual cortex: a model bridging physiology and psychophysics. *Science (New York, N.Y.)*, 269(5232), 1877-1880.
- Stetson, C., Cui, X., Montague, P. R., & Eagleman, D. M. (2006). Motor-Sensory Recalibration Leads to an Illusory Reversal of Action and Sensation. *Neuron*, 51(5), 651-659. doi:10.1016/j.neuron.2006.08.006

- Strother, L., House, K. A., & Obhi, S. S. (2010). Subjective agency and awareness of shared actions. *Consciousness and Cognition, 19*(1), 12-20. doi:10.1016/j.concog.2009.12.007
- Summerfield, C., & Mangels, J. A. (2006). Dissociable neural mechanisms for encoding predictable and unpredictable events. *Journal of cognitive neuroscience, 18*(7), 1120-1132. doi:10.1162/jocn.2006.18.7.1120
- Synofzik, M., Thier, P., Leube, D. T., Schlotterbeck, P., & Lindner, A. (2010). Misattributions of agency in schizophrenia are based on imprecise predictions about the sensory consequences of one's actions. *Brain: a journal of neurology, 133*(Pt 1), 262-271. doi:10.1093/brain/awp291
- Taira, M., Mine, S., Georgopoulos, A. P., Murata, A., & Sakata, H. (1990). Parietal cortex neurons of the monkey related to the visual guidance of hand movement. *Experimental brain research. Experimentelle Hirnforschung. Expérimentation cérébrale, 83*(1), 29-36.
- Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., Delpuech, C., & Permier, J. (1997). Oscillatory gamma-band (30-70 Hz) activity induced by a visual search task in humans. *The Journal of neuroscience: the official journal of the Society for Neuroscience, 17*(2), 722-734.
- Tallon-Baudry, C. (2009). The roles of gamma-band oscillatory synchrony in human visual cognition. *Frontiers in Bioscience A Journal and Virtual Library, 14*, 321-332.
- Tanaka, Y., & Shimojo, S. (1996). Location vs Feature: Reaction Time Reveals Dissociation Between Two Visual Functions. *Vision Research, 36*(14), 2125-2140. doi:10.1016/0042-6989(95)00272-3
- Tanné, J., Boussaoud, D., Boyer-Zeller, N., & Rouiller, E. M. (1995). Direct visual pathways for reaching movements in the macaque monkey. *Neuroreport, 7*(1), 267-272.
- Teuber, H.-L. (1966). Alterations of Perception After Brain Injury. In J. C. Eccles (Éd.), *Brain and Conscious Experience* (p. 182-216). Springer Berlin Heidelberg. Consulté à l'adresse [http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-642-49168-9\\_8](http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-642-49168-9_8)
- Tootell, R. B., Reppas, J. B., Kwong, K. K., Malach, R., Born, R. T., Brady, T. J., ... Belliveau, J. W. (1995). Functional analysis of human MT and related visual cortical areas using magnetic resonance imaging. *The Journal of Neuroscience, 15*(4), 3215-3230.
- Treisman, A. (1996). The binding problem. *Current Opinion in Neurobiology, 6*(2), 171-178. doi:10.1016/S0959-4388(96)80070-5
- Treisman, A. (1999). Solutions to the Binding Problem: Progress through Controversy and Convergence. *Neuron, 24*(1), 105-125. doi:10.1016/S0896-6273(00)80826-0
- Treisman, A., & Gormican, S. (1988). Feature analysis in early vision: Evidence from search asymmetries. *Psychological Review, 95*(1), 15-48.
- Treisman, A. M., & Gelade, G. (1980). A feature-integration theory of attention. *Cognitive Psychology, 12*(1), 97-136. doi:10.1016/0010-0285(80)90005-5
- Treisman, A., & Schmidt, H. (1982). Illusory conjunctions in the perception of objects. *Cognitive Psychology, 14*(1), 107-141. doi:10.1016/0010-0285(82)90006-8
- Trevarthen, C. B. (1968). Two mechanisms of vision in primates. *Psychologische Forschung, 31*(4), 299-348.
- Trotter, Y., & Celebrini, S. (1999). Gaze direction controls response gain in primary visual-cortex neurons. *Nature, 398*(6724), 239-242. doi:10.1038/18444
- Tsakiris, M., & Haggard, P. (2005). Experimenting with the acting self. *Cognitive Neuropsychology, 22*(3-4), 387-407. doi:10.1080/02643290442000158
- Tyszka, J. M., Grafton, S. T., Chew, W., Woods, R. P., & Colletti, P. M. (1994). Parceling of mesial frontal motor areas during ideation and movement using functional magnetic resonance imaging at 1.5 tesla. *Annals of neurology, 35*(6), 746-749. doi:10.1002/ana.410350617

- Ungerleider, L. G., & Haxby, J. V. (1994). « What » and « where » in the human brain. *Current opinion in neurobiology*, 4(2), 157-165.
- Ungerleider, L. G., & Mishkin, M. (1982). Two cortical visual systems. In *Analysis of visual behavior* (D. J. Ingle, M. A. Goodale, & R. J. W. Mansfield (Eds.)), p. 549–586.
- Valyear, K. F., Culham, J. C., Sharif, N., Westwood, D., & Goodale, M. A. (2006). A double dissociation between sensitivity to changes in object identity and object orientation in the ventral and dorsal visual streams: a human fMRI study. *Neuropsychologia*, 44(2), 218-228. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2005.05.004
- Van Praag, H., Christie, B. R., Sejnowski, T. J., & Gage, F. H. (1999). Running enhances neurogenesis, learning, and long-term potentiation in mice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(23), 13427-13431.
- Vanni, S., Dojat, M., Warnking, J., Delon-Martin, C., Segebarth, C., & Bullier, J. (2004). Timing of interactions across the visual field in the human cortex. *NeuroImage*, 21(3), 818-828. doi:10.1016/j.neuroimage.2003.10.035
- Versace, R., Labeye, É., Badard, G., & Rose, M. (2009). The contents of long-term memory and the emergence of knowledge. *European Journal of Cognitive Psychology*, 21(4), 522-560. doi:10.1080/09541440801951844
- Viviani, P., & Aymoz, C. (2001). Colour, form, and movement are not perceived simultaneously. *Vision Research*, 41(22), 2909-2918. doi:10.1016/S0042-6989(01)00160-2
- Von der Malsburg, C. (1981). *The Correlation Theory of Brain Function* (Departmental Technical Report). MPI. Consulté à l'adresse <http://cogprints.org/1380/>
- Von Holst, E. (1954). Relations between the central Nervous System and the peripheral organs. *The British Journal of Animal Behaviour*, 2(3), 89-94. doi:10.1016/S0950-5601(54)80044-X
- Voss, M., Moore, J., Hauser, M., Gallinat, J., Heinz, A., & Haggard, P. (2010). Altered awareness of action in schizophrenia: a specific deficit in predicting action consequences. *Brain: a journal of neurology*, 133(10), 3104-3112. doi:10.1093/brain/awq152
- Vroomen, J., & Keetels, M. (2010). Perception of intersensory synchrony: a tutorial review. *Attention, Perception & Psychophysics*, 72(4), 871-884. doi:10.3758/APP.72.4.871
- Vroomen, J., Keetels, M., de Gelder, B., & Bertelson, P. (2004). Recalibration of temporal order perception by exposure to audio-visual asynchrony. *Cognitive Brain Research*, 22(1), 32-35. doi:10.1016/j.cogbrainres.2004.07.003
- Wadman, W. J., Denier van der Gon, J. J., Geuze, R. H., & Mol, C. R. (1979). Control of fast goal-directed arm movements. *Journal of Human Movement Studies*, 5, 3-17.
- Warabi, T., Noda, H., & Kato, T. (1986). Effect of aging on sensorimotor functions of eye and hand movements. *Experimental Neurology*, 92(3), 686-697. doi:10.1016/0014-4886(86)90309-2
- Wegner, D. M., & Wheatley, T. (1999). Apparent mental causation. Sources of the experience of will. *The American psychologist*, 54(7), 480-492.
- Wegner, D. M. (2003). The mind's best trick: how we experience conscious will. *Trends in Cognitive Sciences*, 7(2), 65-69. doi:10.1016/S1364-6613(03)00002-0
- Wehner, T., Vogt, S., & Stadler, M. (1984). Task-specific EMG-characteristics during mental training. *Psychological Research*, 46(4), 389-401. doi:10.1007/BF00309071
- Weiskrantz, L., Elliott, J., & Darlington, C. (1971). Preliminary Observations on Tickling Oneself. *Nature*, 230(5296), 598-599. doi:10.1038/230598a0
- Weiskrantz, L., Warrington, E. K., Sanders, M. D., & Marshall, J. (1974). Visual capacity in the hemianopic field following a restricted occipital ablation. *Brain: a journal of neurology*, 97(4), 709-728.

- Welford, A. T. (1988). Reaction time, speed of performance, and age. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 515, 1-17.
- Wenke, D., & Haggard, P. (2009). How voluntary actions modulate time perception. *Experimental Brain Research*, 196(3), 311-318. doi:10.1007/s00221-009-1848-8
- Werkhoven, P., Snippe, H. P., & Alexander, T. (1992). Visual processing of optic acceleration. *Vision Research*, 32(12), 2313-2329. doi:10.1016/0042-6989(92)90095-Z
- Werner, P., Rosenblum, S., Bar-On, G., Heinik, J., & Korczyn, A. (2006). Handwriting process variables discriminating mild Alzheimer's disease and mild cognitive impairment. *The journals of gerontology. Series B, Psychological sciences and social sciences*, 61(4), P228-236.
- Whitehouse, P. J., George, D., & Van der Linden, M. (2009). *Le mythe de la maladie d'Alzheimer*. Marseille: Solal.
- Whitney, D. (2009). Neuroscience: Toward Unbinding the Binding Problem. *Current Biology*, 19(6), R251-R253. doi:10.1016/j.cub.2009.01.047
- Whitney, D., Murakami, I., & Cavanagh, P. (2000). Illusory spatial offset of a flash relative to a moving stimulus is caused by differential latencies for moving and flashed stimuli. *Vision Research*, 40(2), 137-149. doi:10.1016/S0042-6989(99)00166-2
- Witt, J. K., & Proffitt, D. R. (2008). Action-specific Influences on Distance Perception: A Role for Motor Simulation. *Journal of experimental psychology. Human perception and performance*, 34(6), 1479-1492. doi:10.1037/a0010781
- Wolfe, J. M., & Cave, K. R. (1999). The Psychophysical Evidence for a Binding Problem in Human Vision. *Neuron*, 24(1), 11-17. doi:10.1016/S0896-6273(00)80818-1
- Wolpert, D. M., & Ghahramani, Z. (2000). Computational principles of movement neuroscience. *Nature neuroscience*, 3 Suppl, 1212-1217. doi:10.1038/81497
- Wolpert, D. M., & Kawato, M. (1998). Multiple paired forward and inverse models for motor control. *Neural networks: the official journal of the International Neural Network Society*, 11(7-8), 1317-1329.
- Wolpert, D. M., & Miall, R. C. (1996). Forward Models for Physiological Motor Control. *Neural Networks: The Official Journal of the International Neural Network Society*, 9(8), 1265-1279.
- Wolpert, D. M., Miall, R. C., & Kawato, M. (1998). Internal models in the cerebellum. *Trends in Cognitive Sciences*, 2(9), 338-347. doi:10.1016/S1364-6613(98)01221-2
- Wolpert, D. M. (1997). Computational approaches to motor control. *Trends in Cognitive Sciences*, 1(6), 209-216. doi:10.1016/S1364-6613(97)01070-X
- Wolpert, D. M., & Flanagan, J. R. (2001). Motor prediction. *Current Biology*, 11(18), R729-R732. doi:10.1016/S0960-9822(01)00432-8
- Wolpert, D. M., Ghahramani, Z., & Flanagan, J. R. (2001). Perspectives and problems in motor learning. *Trends in Cognitive Sciences*, 5(11), 487-494. doi:10.1016/S1364-6613(00)01773-3
- Wolpert, D. M., Ghahramani, Z., & Jordan, M. (1995). An internal model for sensorimotor integration. *Science*, 269(5232), 1880-1882. doi:10.1126/science.7569931
- Wolpert, D. M., Diedrichsen, J., & Flanagan, J. R. (2011). Principles of sensorimotor learning. *Nature Reviews Neuroscience*, 12(12), 739-751. doi:10.1038/nrn3112
- Wolpert, D. M., & Flanagan, J. R. (2010). Motor learning. *Current Biology*, 20(11), R467-R472. doi:10.1016/j.cub.2010.04.035
- Womelsdorf, T., Fries, P., Mitra, P. P., & Desimone, R. (2006). Gamma-band synchronization in visual cortex predicts speed of change detection. *Nature*, 439(7077), 733-736. doi:10.1038/nature04258



- Yarrow, K., Haggard, P., Heal, R., Brown, P., & Rothwell, J. C. (2001). Illusory perceptions of space and time preserve cross-saccadic perceptual continuity. *Nature*, *414*(6861), 302-305. doi:10.1038/35104551
- Young, M. P. (1992). Objective analysis of the topological organization of the primate cortical visual system. *Nature*, *358*(6382), 152-155. doi:10.1038/358152a0
- Zampini, M., Brown, T., Shore, D. I., Maravita, A., Röder, B., & Spence, C. (2005). Audiotactile temporal order judgments. *Acta Psychologica*, *118*(3), 277-291. doi:10.1016/j.actpsy.2004.10.017
- Zeki, S., Watson, J. D., Lueck, C. J., Friston, K. J., Kennard, C., & Frackowiak, R. S. (1991). A direct demonstration of functional specialization in human visual cortex. *The Journal of Neuroscience*, *11*(3), 641-649.

## **ANNEXE 1. Critères diagnostiques de la maladie d'Alzheimer, NINCDS-ADRDA**

### 1. Critères de maladie d'Alzheimer probable :

- syndrome démentiel établi sur des bases cliniques et documenté par le *Mini-Mental State Examination*, le *Blessed Dementia Scale* ou tout autre test équivalent et confirmé par des preuves neuropsychologiques
- déficit d'au moins deux fonctions cognitives
- altérations progressives de la mémoire et des autres fonctions cognitives
- absence de trouble de conscience
- survenue entre 40 et 90 ans, le plus souvent au-delà de 65 ans
- en l'absence de désordres systémiques ou d'une autre maladie cérébrale pouvant rendre compte par eux-mêmes, des déficits mnésiques et cognitifs progressifs

### 2. Ce diagnostic de maladie d'Alzheimer probable est renforcé par :

- la détérioration progressive des fonctions telles que le langage (aphasie), les habilités motrices (apraxie) et perceptives (agnosie)
- la perturbation des activités de la vie quotidienne et la présence de troubles du comportement
- une histoire familiale de troubles similaires surtout si confirmés histologiquement
- le résultat aux examens standards suivants :
  - normalité du liquide céphalo-rachidien
  - EEG normal ou siège de perturbations non spécifiques comme la présence d'ondes lentes
  - présence d'atrophie cérébrale d'aggravation progressive

### 3. Autres caractéristiques cliniques compatibles avec le diagnostic de maladie d'Alzheimer probable après exclusion d'autres causes :

- période de plateaux au cours de l'évolution
- présence de symptômes tels que dépression, insomnie, incontinence, idées délirantes, illusions, hallucinations, réactions de catastrophe, désordres sexuels et perte de poids. Des anomalies neurologiques sont possibles surtout aux stades évolués de la maladie, notamment des signes moteurs tels qu'une hypertonie, des myoclonies ou des troubles de la marche.
- crises comitiales aux stades tardifs
- scanner cérébral normal pour l'âge

### 4. Signes rendant le diagnostic de maladie d'Alzheimer probable incertain ou improbable :

- début brutal
- déficit neurologique focal tel que hémiparésie, hypoesthésie, déficit du champ visuel, incoordination motrice à un stade précoce
- crises convulsives ou troubles de la marche en tout début de maladie

### 5. Le diagnostic clinique de la maladie d'Alzheimer possible :

- peut être porté sur la base du syndrome démentiel, en l'absence d'autre désordre neurologique, psychiatrique ou systémique susceptible de causer une démence, en présence de variante dans la survenue, la présentation ou le cours de la maladie ;
- peut être porté en présence d'une seconde maladie systémique ou cérébrale susceptible de produire un syndrome démentiel mais qui n'est pas considérée comme la cause de cette démence ;
- et pourrait être utilisé en recherche clinique quand un déficit cognitif sévère progressif est identifié en l'absence d'autre cause identifiable.

### 6. Les critères pour le diagnostic de maladie d'Alzheimer certaine sont :

- les critères cliniques de la maladie d'Alzheimer probable ;
- et la preuve histologique apportée par la biopsie ou l'autopsie.

## ANNEXE 2. LETTRE D'INFORMATION

Nous vous proposons de participer à une étude sur la perception visuelle chez des personnes âgées de plus de 30 ans, menée par l'équipe de psychologie du laboratoire URECA, Unité de Recherche en Sciences Cognitives et Affectives de l'université Lille 3, sous la direction du Professeur Yann Coello. L'objectif final de cette étude sera de proposer un ensemble d'exercices perceptifs appropriés selon l'âge des personnes. Cette étude concerne des personnes ne présentant pas de troubles moteurs ou visuels non corrigés.

Cette étude comporte deux phases. La première consiste en une série de petites questions simples portant sur des éléments de la vie quotidienne, d'une durée de trente minutes environ. La seconde consiste en 4 activités visuelles, présentées sur écran d'ordinateur. Il vous sera demandé d'estimer certaines propriétés d'un objet ou d'un mouvement. Les réponses se feront par appui sur une touche du clavier de l'ordinateur. Il n'y a pas de réponses particulières attendues, c'est votre propre perception de la situation qui importe. Cette seconde phase durera environ une heure, avec possibilité de faire plusieurs pauses.

Vous êtes libre d'accepter ou de refuser à tout instant de participer à cette étude. Votre participation requiert toutefois de signer au préalable la fiche de consentement. Une fois signée, vous restez libre d'interrompre la recherche quand vous le souhaitez.

Dans le cadre de cette recherche à laquelle nous vous proposons de participer, un traitement de vos données personnelles va être mis en œuvre pour permettre d'analyser les résultats de la recherche au regard de l'objectif qui vous a été présenté. A cette fin, les données vous concernant seront transmises au Promoteur de la recherche ou aux personnes ou sociétés agissant pour son compte. Ces données seront identifiées par un numéro de code. Conformément aux dispositions de la loi relative à l'informatique aux fichiers et aux libertés, vous disposez d'un droit de retrait, d'accès et de rectification. Vous disposez également d'un droit d'opposition à la transmission des données, qui est couverte par le secret professionnel. Enfin, sur simple demande, vous pourrez connaître les résultats globaux de l'étude à la fin de celle-ci.

Pour toute question relative à l'étude, les coordonnées du chercheur sont :

Professeur Yann Coello  
Laboratoire URECA  
Université Charles-de-Gaulle Lille III  
Domaine universitaire du Pont de Bois  
BP 60149  
59653 Villeneuve d'Ascq Cedex  
tél. : 03-20-41-64-46  
[yann.coello@univ-lille3.fr](mailto:yann.coello@univ-lille3.fr)

Initiales et Signature  
du responsable scientifique

Initiales et Signature du participant  
précédées de la mention « lu et approuvé »

### ANNEXE 3. CONSENTEMENT DE PARTICIPATION

Mr /Mme / Mlle Nom : ..... Nom de jeune fille : .....  
Prénom : ..... Date et lieu de naissance .....  
Adresse : .....  
Tél. : .....

Il m'a été proposé de participer à une étude sur la perception visuelle chez des personnes âgées de plus de 30 ans. Cette étude est réalisée par ..... étudiant(e) en Master ... de Psychologie, sous la responsabilité de Yann Coello, Professeur en Psychologie Cognitive et Neuropsychologie.

Afin d'éclairer ma décision, j'ai reçu et compris les informations suivantes :

- 1) Je pourrai à tout moment interrompre ma participation si je le désire, sans avoir à me justifier.
- 2) Je pourrai prendre connaissance des résultats de l'étude dans sa globalité lorsqu'elle sera achevée.
- 3) Les données recueillies demeureront strictement confidentielles.

Les données me concernant feront l'objet d'un traitement informatisé conformément à la loi n° 2004-801 du 6 août 2004 relative à la protection des personnes physiques à l'égard des traitements de données à caractère personnel et modifiant la loi n° 78-17 du 6 janvier 1978 relative à l'informatique, aux fichiers et aux libertés.

Compte-tenu des informations qui m'ont été transmises :

*cocher les cases appropriées en fonction de votre volonté (OUI / NON)*

**J'accepte librement et volontairement de participer à la recherche d'une validation de tests informatisés sur la perception de mouvement.**

OUI	NON
<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>

Date :

Signature du participant ou de la personne de confiance :

Date :

Signature de l'investigateur :



## **Résumé**

Si la perception de notre environnement paraît simple et naturelle, les attributs visuels composant les différents objets sont traités dans des espaces temps qui leurs sont propres en engageant des voies neuronales distinctes. La question du liage des informations sensorielles en un percept unique est alors posée. Dans le cadre de cette thèse, la question du liage sensoriel a été étudiée au regard des actes moteurs volontaires. En situation d'observation passive, le point de simultanéité subjective (PSS) montrait qu'un changement de couleur devait se produire 40 ms avant un changement de position pour donner lieu à une perception synchrone des deux événements. L'exécution d'un mouvement d'atteinte manuel réduisait significativement ce PSS (-3.3 ms) uniquement lorsque le délai et l'écart spatial entre la fin de l'action motrice et les changements environnementaux n'excédaient pas 250 ms (-0,6 ms) et 2 cm (3,8 ms). Cependant, dans le cas où une situation d'apprentissage était induite par la présence de nouvelles contingences sensori-motrices, le liage sensoriel par l'action pouvait être observé pour des intervalles de temps plus grands (jusqu'à 1000 ms). Ce liage sensoriel par l'action est mis en évidence pour la première fois. Il serait sous-tendu par les mécanismes prédictifs associés aux modèles internes. Une dernière étude a révélé l'intérêt diagnostique de l'étude des relations perception/action au cours du vieillissement. Des profils de réponse spécifiques ont été observés chez des patients de type Alzheimer lors de tâches testant les relations perception/action. Ces études apportent des arguments en faveur d'un rôle important de l'action dans la perception et la cognition.

Mots-clés : Asynchronies, Liage sensoriel, Action motrice, Modèles internes, Apprentissage sensori-moteur, Vieillissement sain et pathologique.

## **Abstract**

If the perception of our environment seems easy and natural, the visual attributes of various objects are processed in their own space and time by engaging distinct neural pathways. The issue of binding the sensory information into a single percept then arises. In this thesis, the issue of sensory binding was studied in relation to voluntary motor action. During passive observation, the point of subjective simultaneity (PSS) shows that a color change had to occur 40 ms before a change of position to allow the perception of two synchronous events. Performing a hand reaching movement reduced significantly the PSS (-3.3 ms) only when the time and space gap between the end of the motor action and environmental change did not exceed 250 ms (-0.6 ms) and 2 cm (3.8 ms). However, if a learning situation was induced by the presence of new sensorimotor contingencies, sensory binding by action could be observed for larger time intervals (up to 1000 ms). This sensory binding by action is being demonstrated for the first time. It could be underpinned by predictive mechanisms associated with internal models. Our last study demonstrated the relevance of studying the relationship between perception and action during the aging process for diagnostic purposes. Specific profiles of responses were observed in patients with Alzheimer on tasks testing the relationships between perception and action. These studies support the importance of the role of action in perception and cognition.

Keywords: Asynchrony, Sensory binding, Motor action, Internal models, Sensorimotor learning, healthy and pathological aging.