

Bases neuronales des interactions sociales non-verbales : implication du système moteur & hyperscanning

Mathilde Menoret Ménoret

▶ **To cite this version:**

Mathilde Menoret Ménoret. Bases neuronales des interactions sociales non-verbales : implication du système moteur & hyperscanning. Neurosciences [q-bio.NC]. Université Claude Bernard - Lyon I, 2013. Français. ⟨NNT : 2013LYO10267⟩. ⟨tel-01147067⟩

HAL Id: tel-01147067

https://theses.hal.science/tel-01147067v1

Submitted on 29 Apr 2015

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.



HAL Authorization

N° d'ordre

Année 2013

THESE DE L'UNIVERSITE DE LYON

Délivrée par

L'UNIVERSITE CLAUDE BERNARD LYON 1

Ecole Doctorale 476 Neurosciences et Cognition (NsCo)

DIPLOME DE DOCTORAT

Discipline : Neurosciences

(arrêté du 7 août 2006)

Soutenue publiquement le 3 décembre 2013 par

Mathilde Ménoret

Bases neuronales des interactions sociales non-verbales : Implication du système moteur & hyperscanning

Directeur de thèse : Yves Paulignan
Co-directrice de thèse : Tatjana Nazir

Membres du jury :

Fabien Perrin	**Président**
Yvonne Delevoye-Turrell	**Rapporteur**
Marco Congedo	**Rapporteur**
Julie Grèzes	**Examinateur**
Didier Bazalgette	**Examinateur**
Yves Paulignan	**Directeur de thèse**
Tatjana Nazir	**Co-directrice de thèse**

Remerciements :

Je souhaite tout d'abord remercier Yves Paulignan pour m'avoir permis de participer à ce superbe projet qui m'a apporté un nouveau regard sur ce qui était possible de faire en neurosciences. Merci pour tes encouragements et ta disponibilité tout au long de cette thèse, j'ai beaucoup appris, du plus technique (la soudure!) au théorique. Tu m'as transmis le goût des manips complexes ! Je veux également remercier ma co-directrice Tatjana Nazir pour ses remarques toujours pertinentes sur mes écrits. Vous m'avez fait confiance pour démarrer ce projet, en Master, fraichement débarquée de Manchester (ou Cambridge ? ☺) et vous m'avez guidée, en toute complémentarité, tout au long de ces quatre années.

Je veux également remercier mes rapporteurs Marco Congedo et Yvonne Delevoye-Turell qui m'ont fait l'honneur de lire et d'évaluer mon manuscrit et Didier Bazalgette, Julie Grèzes et Fabien Perrin pour avoir accepté de faire partie de mon jury.

Je souhaite enfin remercier toutes les personnes qui ont contribué à ce travail de thèse : Yves et Tatjana bien sur mais également Raphaël Fargier, Léo Varnet, Anne Cheylus, Aurore Curie, Vincent des Portes, Nathaniel Zerbib, Marjolaine Walle, Maël Garnotel et tous les participants qui ont bien voulu passer quelques heures à déplacer des objets avec un casque EEG sur la tête. Je remercie également la DGA pour avoir soutenu ce projet financièrement.

Ces années ont été riches, à la fois scientifiquement et personnellement. Je remercie tous les membres du L2C2, pour les discussions au détour d'un couloir, les conseils et le support technique... Alice, Anne, Christiane, Fanny, Jean-Baptiste, Jacques, Michel, Sylvain ainsi que les personnes rencontrées en conférence qui m'ont permis d'alimenter ma réflexion théorique.
Je souhaite plus particulièrement remercier les étudiants de l'ISC qui m'ont permis de faire de Lyon, ma ville et du labo, une extension de ma maison pour ces 4 ans!

Tout d'abord, un grand merci à Raphaël, mon mate de bureau ! Merci pour tes conseils tout au long de la thèse, pour nos échanges, scientifiques ou non, et surtout pour les délires chantés et dansés. Marie, bien qu'arrivée en cours de route, nos discussions ont été sources d'inspiration constante (de la pêche aux canards dans le bassin à ta passion des tramways). Merci pour le soutien de fin de thèse, les craquages et les gros délires. Merci à Audrey, pour nos aventures San Franciscaines, les petites attentions et la motivation encore et toujours !
Et un grand Merci à tous pour les pauses au soleil, les soirées lyonnaises, les aventures doctoresques : Pia et Armelle (pour mes pauses dans votre bureau), Amandine (et nos débuts en M2), Emilie (pour la relecture méticuleuse), Marjo, Gwendoline, Léo (may Matlab be with you), Eric, Melody, Rawan, Aurore, Tiffany, Nicola, Romain et tous les autres... sans oublier Marie-Christine pour ton soutien et ton accueil!

Et puis parce qu'il y a quand même une vie en dehors du labo, merci aux amis lyonnais et grenoblois pour avoir partagé mon aventure, Magali (pour les soirées ciné), Marianne, AL et les groupes de théâtre qui m'ont permis de décompresser et libérer un peu de folie une fois par semaine en particulier Lucie-Orianne, Marie-Aude, Amandine, Maryse et Karolina.

Je n'oublie surtout pas les amis de longue date qui ont été présents malgré les distances : Rosa, Mariiie, Gaëtan, Leslie, Noëlie, Antoine, Mona, Daniel, Loreleï, Alejandra. Même si nos retrouvailles ont été rares ces dernières années, elles sont toujours précieuses et riches en souvenirs !

Je remercie évidemment toute ma famille pour leurs encouragements. Un immense merci à mes parents pour leur soutien inconditionnel et leurs conseils. Merci de m'avoir permis d'être ce que je suis aujourd'hui et de m'avoir donné cette curiosité et ce goût des découvertes.

Last but not least, Jérémy, comment te remercier pour tout ce que tu m'as apporté ? Merci pour ton amour, pour ta patience à toute épreuve, pour toutes tes petites attentions et pour ton soutien formidable. En route pour notre nouvelle aventure Finlandaise !

Résumé :

Cette thèse s'est intéressée à l'impact des interactions sociales sur l'activité motrice, à la fois au niveau comportemental et cérébral et de caractériser cette modulation au cours d'actions simultanées et d'actions conjointes.
Dans un premier temps, nous avons étudié les effets de l'observation d'une action sur l'exécution motrice. En couplant analyse cinématique et enregistrement EEG, nous avons mis en évidence que l'activation du système des neurones miroirs facilitait l'action seulement lorsque les événements d'exécution et d'observation étaient temporellement coordonnés.
Dans un deuxième temps, nous avons cherché à mieux caractériser l'influence du contexte interactif sur l'activité cérébrale de deux participants d'une interaction grâce à une étude en double-EEG et cinématique. Grâce à la comparaison des activités cérébrales motrices intra- et inter-individuelles chez deux participants qui effectuaient ou observaient des actions isolées ou des actions conjointes, nous avons pu mettre en évidence des modulations de l'activité motrice similaires chez les deux participants ainsi que certaines modulations spécifiques à la fois du contexte social (humain *vs* robot) et du rôle dans l'interaction. L'analyse inter-individuelle a par ailleurs mis en évidence un couplage entre les aires visuelles et motrices des deux participants pendant la condition d'action conjointe.
L'ensemble des résultats suggère que le système moteur permet un couplage fin entre les participants d'une interaction, à la fois au travers d'un couplage temporel qui pourrait faciliter l'interaction et également au travers d'une boucle d'action-perception formant une représentation commune de l'action conjointe.

Mots Clés: Hyperscanning, EEG, Cinématique, Action conjointe, Interactions sociales, Système moteur, Neurones miroirs

Laboratoire sur le Langage, le Cerveau et la Cognition
CNRS UMR 5304
Institut des Sciences Cognitives
67, Bd Pinel
69675 Bron Cedex

Neural basis of non-verbal social interactions: Implication of the motor system and hyperscanning

Abstract :

This research investigated the impact of social interaction on motor activity, both on a behavioural and cerebral level. More precisely, the aim of the thesis was to characterise this modulation during simultaneous actions, when two participants interact, jointly or not, and to determine its functions.

First, we studied the effect of action observation on motor execution. Coupling kinematics analysis and EEG recordings, we gave evidence that the temporal time course of motor system activation was crucial for motor interference. We found that motor performances were facilitated by the observation of an action, only when execution and observation events were temporally coordinated.

Second, we sought to characterise the influence of an interactive context on brain activity of two interacting participants through the coupling of dual-EEG and kinematics recordings. Thanks to the comparison of intra- and inter-individual brain activities of two participants that observed or performed individual or joint actions, we were able to highlight modulations of cerebral motor activity common in both participants as well as modulations of brain activity specific to the social context (human *vs* robot) and to the role in the interaction (actor *vs* observer). Moreover, the inter-individual analysis revealed a coupling between the two participants' visual and motor brain areas during the joint action condition.

Taken together, these results suggest that the motor system allows a tight coupling between interacting participants, mediated by temporal coupling that could facilitate the interaction and through an action-perception loop forming a common motor representation of the joint action.

Keywords: Hyperscanning, EEG, Kinematics, Joint action, Social interactions, Motor system, Mirror neurons.

Table des matières

Partie I : Contexte théorique

Introduction Générale 17
Chapitre I : Communication et Interactions sociales 21
1. Les premiers modèles de la communication 21
2. Vers une approche multimodale de la communication 22
3. De la communication à l'interaction sociale 24
4. Définition des interactions sociales 25
5. Le cas particulier de l'action conjointe 27
6. Conclusion 29

Chapitre II : Système moteur et Neurones Miroirs 31
1. Le système moteur cérébral 31
   1.1. Cortex moteur 31
   1.2. Cortex Sensoriel 33
   1.3. Régions sous-corticales 34
   1.4. Modèles et représentations motrices 34
2. Système visuo-moteur 35
3. Les Neurones miroirs 35
   3.1. Neurones canoniques 36
   3.2. Neurones miroirs chez le singe 36
   3.3. Neurones miroirs chez l'homme 37
   3.4. Propriétés des Neurones miroirs 39
   3.5. Rôle fonctionnel des neurones miroirs 40
   3.6. Débats actuels 43
4. Conclusion 44

Chapitre III : Système des neurones miroirs et Interactions sociales 45
1. Boucle Action-Perception 45
2. Interférence et Facilitation 46
3. Coordination interpersonnelle 48
4. Interactions sociales 49
   4.1. Effet du contexte social sur l'observation 50
   4.2. Effet du contexte social sur l'exécution 51
   4.3. Hypothèses sur la fonction de ces modulations 51
5. Rôle du sillon temporal supérieur dans les interactions sociales 52
6. Conclusion 53

Chapitre IV : L'hyperscanning, une nouvelle approche pour étudier les interactions sociales 55
1. Importance théorique de l'hyperscanning 55
2. Etudes en « hyperscanning » 56
   2.1. Comparaisons interindividuelles et perceptions communes 57
   2.2. Dynamique des actions coordonnées synchrones 57
   2.3. Attention et actions conjointes 59
   2.4. Communication et compréhension 60
3. Conclusion 61

Chapitre V : Synthèse et Problématique générale 63

Partie II : Apports Expérimentaux

Chapitre VI 69
Simultaneous action execution and observation optimise grasping actions 71
1. Introduction 72
2. Experiment 1 74
   2.1. Material and Methods 74

2.2. Results Experiment 1 76
2.3. Discussion Experiment 1 80
3. Experiment 2 80
3.1. Material and Methods 80
3.2. Results Experiment 2 81
3.3. Discussion Experiment 2 84
4. General Discussion 84
5. Acknowledgments 86
6. References 86
Chapitre VII 89
Motor resonance facilitates movement execution: an ERP and kinematic study 91
1. Introduction 92
2. Material and Methods 94
2.1. Participants 94
2.2. Procedure 94
2.3. Kinematics acquisition and analysis 95
2.4. EEG acquisition and analysis 96
2.5. Motor related potentials /Statistical analysis 96
3. Results 97
3.1. Behavioural results 97
3.2. Electrophysiological Results 102
4. Discussion 102
4.1. Movement observation facilitates congruent movement execution 103
4.2. Functional interpretation: insights from the MRPs 104
4.3. Non-specific facilitation: a competition effect? 105
4.4. The temporal tuning of the co-activation of the motor system 106
4.5. Conclusions 106
5. Acknowledgments 107
6. References 107
Chapitre VIII 111
Neural correlates of non-verbal social interactions: a Dual-EEG study 113
1. Introduction 114
2. Material and Methods 116
2.1. Participants 116
2.2. Procedure 116
2.3. Material 118
2.4. Kinematics acquisition and analysis 118
2.5. EEG acquisition and analysis 119
3. Results 120
3.1. Kinematic Results 120
3.2. Electrophysiological Results 122
4. Discussion 127
4.1. Influence of the goal of an action on brain activity 127
4.2. Specificity of social relevance? 128
4.3. Role of this motor modulation 129
4.4. Effect of the role assignment in the interaction 131
4.5. Conclusion 131
5. Acknowledgments 131
6. Bibliography 132
7. Supplementary material 136
Chapitre IX 139
Increased inter-brain coherence during two participants' non-verbal social interaction: a Dual-EEG study 141

1. Introduction 142
2. Material and Methods 144
2.1. Participants 144
2.2. Procedure 144
2.3. Kinematics acquisition and analysis 145
2.4. EEG acquisition and analysis 146
2.5. Statistical analysis 146
3. Results 147
3.1. Kinematic Results 147
3.2. Temporal window of interest 147
3.3. Coherence Results 147
4. Discussion 150
5. Acknowledgments 153
6. Bibliography 153

Partie III : Discussion Générale

Chapitre X : Discussion Générale 159
1. Résumé des principaux résultats obtenus 161
2. Discussion 165
2.1. Implication du système moteur lors des interactions et mise en place de boucles d'action-perception 165
2.2. Rôle des boucles d'action-perception dans les représentations motrices 166
2.3. Couplage interpersonnel et coordination temporelle 167
2.4. Sens d'agentivité 169
2.5. Asymétrie des interactions sociales et régulation 169
3. Perspectives 170
3.1. Mise en place d'une représentation motrice commune 171
3.2. Impact des relations sociales sur les représentations et les couplages interpersonnels : du fonctionnement cognitif normal au pathologique 171
3.3. Perspectives pour l'hyperscanning 172
3.4. Interactions et cognition sociale 172
4. Conclusion Générale 173
Bibliographie 175
Annexe : Curriculum Vitae 191

Table des figures

Figure 1.1 : Modèle de Shannon et Weaver…… 22
Figure 1.2 : Niveaux d'étude de l'action conjoint…… 28
Figure 2.1 : Système prémoteur chez le singe et chez l'homme…….. 32
Figure 2.2 : Réponses visuelle et motrice d'un neurone miroir…… 37
Figure 2.3 : Organisation somatotopique des cortex prémoteur et pariétal pendant l'observation d'actions…….. 38
Figure 2.4 : Modulation de l'activité du SNM en fonction du contexte…….. 42
Figure 3.1 : Boucle d'Action-Perception interindividuelle……..…. 46
Figure 3.2 : Interférence motrice lors de l'observation et l'exécution simultanées d'actions……. 47
Figure 3.3 : Modulation de l'activité motrice liée à l'observation par le contexte social…… 50
Figure 4.1: Différentes installations d'enregistrement en hyperscanning…….. 57
Figure 4.2 : Synchronisation inter-cérébrale mesurée lors d'actions simultanées……..…… 58
Figure 4.3 : Connectivité inter-cérébrale lors de situations de coopération ou de compétition… 60
Figure 6.1 : Experimental design……..……..…… 75
Figure 6.2 : Experiment 1…… 78
Figure 6.3 : Experiment 2…… 82
Figure 7.1 : Experimental design……..…….. 95
Figure 7.2: Kinematic parameters of the movement…….. 98
Figure 7.3 : Coordinates of the extrema of the trajectory……..…….. 101
Figure 7.4 : EEG Results……..…… 102
Figure 8.1 : Experimental setting…….. 117
Figure 8.2 : Movement profiles…….. 121
Figure 8.3 : Actor's ERP synchronised to the onset his/her movement…… 122
Figure 8.4 : Observer's ERP synchronised to the onset of the human actor's movement…….. 123
Figure 8.5 : Observer's ERP synchronised to the onset of the robot's movement……..…. 124
Figure 8.6 : Actor's time-frequency plots…… 125
Figure 8.7 : Observer's time-frequency plots during the human actor observation……..…… 126
Figure 8.8 : Observer's time-frequency plots during the robot observation……..…… 127
Figure 8.9 : Results for ObservationH2 condition for the Actor and the Observer……. 137
Figure 9.1 : Experimental setting……..…… 145
Figure 9.2 : Box plot of the averaged Coherence values for "Observation" and "Interaction" conditions for all frequency bands……..…… 148
Figure 9.3 : Significant pairs of electrodes displaying significant different distribution in the "Interaction" and "Observation" conditions……..…… 150
Figure 10.1 : Représentation d'une action individuelle de l'acteur…… 163
Figure 10.2 : Représentation de l'action conjointe par une boucle action-perception…… 164
Figure 10.3 :Recrutement de la représentation commune dès l'initiation de l'action conjointe. 164

Table des Tableaux

Table 6.1 : Kinematic results for Experiment 1……..……..…… 79
Table 6.2 : Kinematic results for Experiment 2…….. 83
Table 7.1 : Actor's Averaged values for all analysed parameters for each condition…… 99
Table 7.2 : Observer's Averaged values for all analysed parameters for each condition…….. 99
Table 9.1 : Averaged Coherence values for all frequency bands……..…… 148
Table 9.2 : Coherence values for "Observation" and "Interaction" conditions for each significant pair of electrodes……..……..…… 149

Partie I :
Contexte théorique

Introduction Générale

L'Homme est un être social et, d'entre toutes les espèces, il a développé des capacités uniques de communication et d'interactions sociales. En effet, nos comportements et nos actions sont en grande partie dirigées vers autrui et entrainent un grand nombre d'actions conjointes avec nos pairs, dans des situations de coopération, de compétition, ou encore de communication.

Ce n'est que récemment que le domaine des neurosciences sociales a émergé afin de comprendre la mise en place de tels comportements. En effet, historiquement, les neurosciences et les sciences cognitives ont étudié de façon bien distincte les fonctions « primaires », communes avec d'autres espèces animales, telles que les fonctions perceptives ou motrices et les fonctions dites de « haut-niveau », plus spécifiques aux êtres humains telles que la communication, le langage, le raisonnement logique par exemple. Cependant, il est difficile de distinguer complètement les interactions sociales des actes moteurs qui sont effectués. En effet, que ce soit pour communiquer ou réaliser des actions conjointes, le système moteur est constamment impliqué pour effectuer des gestes, parler, se déplacer… Ainsi, des systèmes complexes sous-tendent les interactions sociales et font appel à un grand nombre de fonctions, des plus « primaires » aux plus « haut-niveau ». De ce fait, bien que lier ces domaines représente un défi, il semble nécessaire d'étudier les interactions sociales d'un point de vue plus global.

L'approche des neurosciences sociales qui a dominé ces dernières années s'est penchée sur les processus sociaux d'un point de vue « spectateur » : il s'agissait d'étudier dans des conditions isolées ou unilatérales différents processus sociaux (traitement des visages, des émotions, théorie de l'esprit, raisonnement) ou des situations de communication unilatérale (i.e. un émetteur transmet un message à un récepteur) (voir Van Overwalle, 2009 pour une revue). Grâce à une approche multidisciplinaire, les neurosciences sociales ont cherché à comprendre les phénomènes sociaux à différents niveaux : la perception sociale, la cognition sociale et enfin les régulations sociales (Adolphs, 2009, 2010). Ces études ont ainsi mis en évidence l'expertise du cerveau humain concernant les compétences sociales et cherché à identifier un « cerveau social », qui serait composé d'aires impliquées spécifiquement dans ces phénomènes sociaux. Certaines aires sont maintenant connues pour avoir un rôle spécifique dans la perception d'actions biologiques, des visages, dans des phénomènes de projection mentale de l'esprit (mentalisation) ou dans le contrôle des comportements et la régulation de nos actions (Adolphs, 2009; Frith, 2007; Frith and Frith, 2010).

Néanmoins, cette approche pose aussi problème car elle étudie le cerveau de façon modulaire, en estimant que les aspects sociaux sont traités de façon isolée des aspects fonctionnels. L'approche incarnée de la cognition combat cette vision cartésienne isolant l'esprit du corps et postule que la cognition et les processus neuronaux sont fondamentalement incarnés dans le corps et l'environnement (Gibbs, 2006; Varela et al., 1991). Ainsi, d'après cette approche, ce sont nos expériences d'interaction avec notre environnement et autrui qui vont façonner la cognition sociale (De Jaegher et al., 2010; Di Paolo and De Jaegher, 2012). D'après cette théorie, on peut donc penser qu'étudier des phénomènes sociaux hors-contexte entrainerait des biais dans notre compréhension de ces derniers, ne permettant seulement qu'une connaissance partielle de ces

processus (Di Paolo and De Jaegher, 2012). En effet, les interactions sociales sont par essence dynamiques et caractérisées par l'échange constant entre les deux interlocuteurs. Par ailleurs, l'implication des personnes au sein des interactions joue un rôle essentiel. Or, jusqu'à ces dernières années, une grande majorité des études en neurosciences sociales étudiaient ces phénomènes dans des conditions plutôt passives et individuelles, et donc à l'opposé des conditions nécessaires lors de réelles situations d'interaction. Afin de prendre en compte le point de vue dynamique et rétroactif des interactions sociales, il semble donc nécessaire d'étudier ces phénomènes avec une approche plus écologique (Chatel-Goldman et al., 2013; Hari and Kujala, 2009; Konvalinka and Roepstorff, 2012; Schilbach et al., 2013).

Ces dernières années, en partie grâce au développement de nouvelles techniques, certaines études ont cherché à comprendre les interactions sociales dans un contexte réellement interactif (*e.g.* Astolfi et al., 2010; Dumas et al., 2010; Lindenberger et al., 2009; Redcay et al., 2010; Schilbach et al., 2011). Pour cela, des paradigmes plus écologiques ont été proposés en prenant en compte la dynamique des interactions sociales afin de voir l'effet de l'interaction réelle avec autrui sur le comportement et l'activité cérébrale. Le but de cette thèse est de contribuer à cette approche, en cherchant à comprendre ce qu'il se passe lors d'interactions entre plusieurs participants. Nous nous intéresserons particulièrement aux actions conjointes et à l'implication du système moteur dans la mise en place d'actions effectuées en parallèle ou avec autrui.

La première partie de cette thèse permettra de donner un cadre théorique au travail effectué, en présentant les connaissances actuelles sur les interactions sociales, dans la perception et l'exécution d'action. Cela conduira à s'intéresser aux méthodes récentes et innovantes pour étudier les interactions sociales au travers d'enregistrements simultanés des activités cérébrales de participants au cours d'interactions réelles.

Dans un premier chapitre, je présenterai différents modèles de la communication et des interactions sociales. Nous verrons l'évolution de ces théories, passant d'un modèle très linéaire de la communication, illustré par exemple par le modèle de la communication de Shannon et Weaver (1949), à des modèles sur les interactions sociales prenant en compte la grande diversité des moyens de communication et des situations, introduits par l'école de Palo Alto puis par les théories incarnées de la cognition (Bateson, 1955; Goffman, 1981, 1961; Newcomb, 1953; Varela et al., 1991). J'introduirai également la notion d'action conjointe, c'est-à-dire les actions effectuées en association avec un partenaire afin d'aboutir à un résultat commun, ainsi que des théories dynamiques des interactions sociales (Knoblich et al., 2011; Sebanz et al., 2006a). La formalisation de ces « actions conjointes » d'un point de vue plutôt neurocognitif est assez récente et permet de rapprocher les études sur le système moteur avec les études s'intéressant aux interactions sociales.

Le deuxième chapitre portera sur les bases neuronales sous-tendant les systèmes moteurs et perceptifs, qui sont essentiels pour agir avec autrui et intégrer les actions perçues. Plus particulièrement, nous nous intéressons aux neurones miroirs, qui forment un lien direct entre le système visuel et le système moteur et dont la découverte à entrainé une petite révolution dans les neurosciences cognitives (Casile et al., 2011; di Pellegrino et al., 1992; Rizzolatti and Craighero, 2004). En effet, les neurones miroirs pourraient former une base neuronale pour les interactions sociales en permettant une compréhension motrice des actions d'autrui. Je reviendrai sur leur découverte ainsi que leurs propriétés, chez le singe et l'homme. Je conclurai ce chapitre en abordant le débat, toujours d'actualité, sur le potentiel rôle des neurones miroirs dans la compréhension de l'action et l'attribution des buts d'autrui.

Le troisième chapitre présentera les liens entre action et perception dans les interactions sociales. Pour cela, j'introduirai l'idée de la boucle d'action-perception proposée par Hari et Kujala (2009). Cette approche permet de modéliser les relations entre les systèmes moteurs et perceptifs entre des partenaires d'une interaction. Cette boucle qui évolue au cours des interactions pourrait permettre de former une représentation commune de l'action conjointe et impliquer les neurones miroirs. Nous verrons tout d'abord des études qui ont montré que le fait d'interagir avec un individu pouvait modifier sa propre activité, à la fois motrice et cérébrale, lors d'interactions simultanées. En effet, suite à la découverte des neurones miroirs, plusieurs travaux ont cherché à comprendre quelle pouvait être l'implication d'un tel système lors de situations où on agit et observe simultanément (Blakemore and Frith, 2005; Brass et al., 2000; Casile and Giese, 2006; Kilner et al., 2003; Schütz-Bosbach and Prinz, 2007). Par ailleurs, certaines études ont également montré la modulation du système moteur lors de situations interactives et en fonction du contexte social (Kilner et al., 2006; Kourtis et al., 2010; Oberman et al., 2007). Ces études mettent de ce fait en lumière l'importance du contexte pour étudier les interactions sociales.

Dans un quatrième chapitre, je présenterai les études récentes essayant de proposer une alternative aux études « individualistes » sur les interactions sociales. Grâce au développement de nouvelles techniques permettant l'enregistrement simultané de l'activité cérébrale de deux ou plusieurs participants, il est désormais possible d'étudier ces interactions de façon dynamique chez l'ensemble des protagonistes. Cette technique dite d'hyperscanning a été rapportée pour la première fois en 2002 lors d'enregistrements synchrones de deux IRM (Montague et al., 2002), et a connu une importante expansion depuis les années 2010, en parallèle à l'élaboration de cette thèse. Ces études utilisant des enregistrements multiples en imagerie par résonnance magnétique (IRM), en électroencéphalographie (EEG) ou même en spectroscopie proche infrarouge (NIRS) et en magnétoencéphalographie (MEG), tendent ainsi à montrer les liens étroits qui se forment entre des individus lors d'interactions synchrones (Dumas et al., 2010; Lindenberger et al., 2009; Tognoli et al., 2007) ou lors d'actions conjointes (Astolfi et al., 2010; Babiloni et al., 2006; Cui et al., 2012; De Vico Fallani et al., 2010).

Ce changement de perspective, d'un point de vue « individualiste » à un point de vue « interactionnel », pose aussi de nouvelles questions pour les recherches à venir, et principalement sur l'importance du couplage interpersonnel lors des interactions sociales (Chatel-Goldman et al., 2013; Kelso et al., 2013). Ce travail de thèse a consisté à mieux comprendre ce couplage en s'intéressant plus particulièrement aux rôles du système moteur et du système des neurones miroirs lors des interactions sociales. Nous nous sommes ainsi interrogés sur la conséquence et le rôle de leur implication lors d'actions coordonnées ainsi que lors d'actions conjointes.

La deuxième partie de ce manuscrit présentera les travaux expérimentaux qui ont été effectués au cours de cette thèse. Ils s'articulent en deux volets. Dans un premier temps nous avons cherché à comprendre l'importance des interactions et les effets « automatiques » de l'observation d'une action sur sa propre exécution motrice ainsi que sur son activité cérébrale. Etant donné qu'une coordination temporelle est essentielle au succès des actions conjointes, nous avons étudié en particulier comment les délais entre une action observée et exécutée modulent cette influence. L'étude présentée dans le chapitre VI est une étude purement cinématique qui cherche à comprendre cet effet sur des actions de préhension, en fonction du délai entre les actions observées et exécutées (Ménoret et al., 2013a). La deuxième étude (Chapitre VII) a permis de préciser ces effets, et particulièrement leur latence, au niveau de l'activité cérébrale d'un

observateur grâce au couplage de l'analyse cinématique et de l'analyse EEG (Ménoret et al., 2013b).

Dans un deuxième temps, afin de mieux comprendre le rôle de l'implication motrice dans les interactions sociales, nous avons cherché à caractériser la modulation du système moteur au cours des interactions, concernant à la fois sa « spécificité sociale » (c'est-à-dire si les effets sont spécifiques des interactions humain-humain), et le rôle joué lors de l'interaction. En effet, étant donné l'asymétrie qui existe au cours des interactions sociales entre un « émetteur / acteur » et un « récepteur/observateur », on peut se demander si la modulation du système moteur au cours des interactions se fait de la même manière chez tous les protagonistes. La troisième étude visait donc à comprendre quelle était l'influence du contexte sur l'activité cérébrale de deux participants d'une interaction ou d'un participant en interaction avec un robot. Nous avons comparé les modulations de l'activité motrice chez un acteur et chez un observateur en situations d'interaction et d'observation (non-interaction). Grâce au couplage de l'enregistrement simultané en double-EEG de l'activité cérébrale des deux participants avec l'enregistrement de leurs mouvements, nous sommes en mesure de décrire et comparer l'effet de l'interaction sur l'activité motrice et cérébrale de chaque individu (Chapitre VIII - Ménoret et al., en révision).

De plus, pour examiner les liens directs qui se créent entre les deux participants, une deuxième analyse a été effectuée afin de comparer directement les activités cérébrales de l'acteur et de l'observateur. Cette analyse inter-cerveaux, présentée dans un quatrième article (Chapitre IX), permet de mettre en évidence le couplage qui se développe entre les deux participants au cours d'une interaction (Ménoret et al., en préparation).

Dans la dernière partie de ce manuscrit, les résultats acquis au cours de cette thèse seront discutés à la lumière de la littérature récente. Il s'agit de les intégrer dans le cadre des théories « interactives » et de proposer un modèle dynamique des interactions sociales.

Chapitre I

Communication et Interactions sociales

Les interactions sociales font partie intégrante de notre vie et du fait de leurs multiples formes, leur analyse est très complexe. Dans cette thèse nous nous sommes concentrés sur un type précis d'interactions, à savoir les interactions non-verbales entre deux participants, et plus particulièrement les actions conjointes. Ces dernières se définissent comme l'interaction de deux individus afin d'aboutir à un but commun.

Afin de présenter l'approche expérimentale choisie dans le cadre de cette thèse, il est nécessaire de revenir à un cadre plus général sur les interactions sociales et la communication. Dans ce chapitre, je présenterai brièvement les théories de la communication et des représentations sociales telles qu'elles ont été posées dans les années 1950 et leur évolution. J'évoquerai ensuite les théories développées plus récemment pour comprendre les interactions sociales et particulièrement les interactions non-verbales et l'action conjointe. Le but de ce chapitre n'est pas de fournir une description exhaustive des théories et modèles de la communication, mais d'observer l'évolution des recherches sur les interactions sociales. Nous verrons qu'au fil du temps, ces approches tendent à devenir plus globales et multidisciplinaires.

Tout d'abord, en préambule, le Robert définit la communication comme (1) le fait d'être en relation et (2) l'action de transmettre une information. Avec cette définition assez large on voit que la communication semble être un processus complexe qui implique au moins deux individus qui interagissent pour transmettre une information. Traditionnellement l'échange d'un message se fait par le langage. Historiquement les études en sciences humaines ont tenté d'expliquer la communication au travers de « modèles » afin de formaliser le système de communication. Cependant, ces approches ont eu en partie pour conséquence de limiter la communication au seul fait de transmettre une information, au dépend de la complexité des interactions sociales et de la multiplicité des modes de communication.

1. Les premiers modèles de la communication

Le premier modèle de référence a été introduit par Shannon et Weaver (1949). Il cherchait à modéliser la communication de façon mathématique afin de schématiser au mieux la transmission d'un message. En s'appuyant sur le cadre de la transmission de message télégraphique, le travail conjoint de l'ingénieur et du philosophe a permis de donner un cadre plus formel à la communication, en proposant un modèle général canonique de la communication. Ce modèle peut se traduire par *« un émetteur, grâce à un codage, envoie un message à un récepteur qui effectue le décodage dans un contexte perturbé de bruit. »* tel que schématisé en Figure 1.

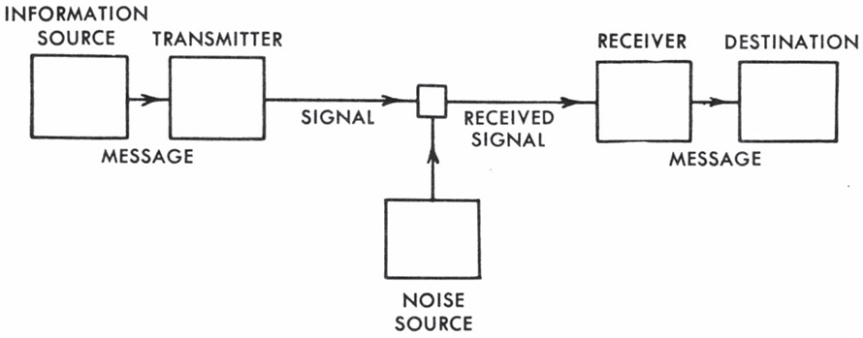


Figure 1.1 : Modèle de Shannon et Weaver. Modélisation mathématique de la communication, proposée par Shannon et Weaver afin de modéliser la transmission d'un message communicatif. *Tiré de Shannon et Weaver (1949)*

Malgré sa spécialisation, ce modèle, originellement utilisé pour résoudre des problèmes techniques de transmission, a pendant longtemps été considéré comme « le » modèle de référence de la communication de façon plus globale. En effet, la généralisation de ce modèle permet de prendre en compte par exemple le « *bruit* » qui détériore un signal entre un émetteur et un récepteur et qui peut modifier le sens de la communication, effet particulièrement illustré dans le jeu du « téléphone arabe ». Le modèle prend également en compte l'importance de l'encodage et du décodage d'un message. Cependant ce modèle, n'ayant pas été originalement conçu pour représenter la communication humaine dans sa globalité, était purement axé sur la transmission d'un message sans prendre en compte le contexte de la communication ainsi que la dynamique des échanges.

D'autres modèles ont été progressivement élaborés, en parallèle du modèle de Shannon et Weaver, afin de mieux représenter la communication (Jakobson, 1963; Lasswell, 1948; Riley and Riley, 1959; Wiener, 1948). Par exemple, l'approche de Norbert Wiener, dans ses travaux sur la cybernétique, apporte le concept du rétrocontrôle (« *feedback* » en anglais) lors des interactions (Wiener, 1948). En effet, lors de la communication la rétroaction est essentielle pour ajuster son propos en fonction d'autrui. Ce modèle permet de représenter la réaction du destinataire en réponse au message de l'émetteur. Cela apporte une plus forte réalité au modèle qui se rapproche de réels échanges où la réponse d'autrui peut modifier fortement l'échange, détourner le message voire le contredire. Du fait de son caractère essentiel dans les phénomènes de régulation, ce concept de rétroaction est omniprésent à la fois dans la communication et les interactions sociale, mais également dans d'autres domaines tels que les neurosciences, la modélisation ou l'économie.

Selon les domaines d'étude, des modèles spécifiques de la communication ont été développés, par exemple les modèles s'intéressant à la communication de masse (Barnlund, 1962; Lasswell, 1948) ou les modèles linguistiques (Hymes, 1962; Jakobson, 1963). Ces derniers ont décomposé le « message » transmis afin d'essayer de prendre en compte la complexité du message linguistique ignoré dans les précédents modèles.

2. Vers une approche multimodale de la communication

Bien que s'étant complexifiés en fonction du domaine de recherche, ces modèles s'appuient principalement sur des relations linéaires qui ont eu tendance à négliger non seulement le contexte social mais également la diversité des moyens permettant de véhiculer du sens. Cette formalisation entrainait une vision rigide de la communication, et de ce fait ne s'adaptait pas forcément aux multiples formes de communication.

En effet, si le langage reste le canal privilégié pour transmettre un message volontaire, la communication non-verbale permet également de transmettre des informations de façon consciente ou non consciente. La communication non-verbale est multimodale et désigne toute forme de communication sans parole. On considère qu'elle concerne à la fois l'aspect extérieur (physique/vêtement), la proxémique (position des corps dans l'espace : distance interpersonnelle, orientation), les mouvements du corps (gestes du corps, des mains, de la tête) ainsi que les expressions du visage et le paralangage (intonation, silences) (Argyle, 1969). Cette communication non-verbale s'appuie principalement sur des modalités visuelles mais peut incorporer d'autres modalités telles que le toucher, l'audition ou encore l'odorat.

Les premières recherches s'intéressant à la communication non-verbale ont été initiées par Charles Darwin dans son livre « L'expression des émotions chez l'homme et chez les animaux » (1965). Dans ce livre, Darwin s'intéresse aux expressions faciales communes chez l'homme et le singe permettant de transmettre des émotions, laissant supposer une évolution commune entre les deux espèces. Cependant, ce sont les travaux de Ray Birdwhistell en 1970 qui ont fortement marqué l'étude de la communication non-verbale en cherchant réellement à l'étudier dans sa globalité (Birdwhistell, 1970). Il a introduit le terme de « kinésique » afin d'étudier comment les gestes et les postures participaient aux interactions sociales. Par l'étude détaillée de vidéos, il a tenté de montrer l'importance des gestes et de la communication non-verbale en addition au langage. Il a crée un système essayant de décomposer les gestes de la même façon que le langage afin de montrer que les gestes ont des fonctions similaires au langage pour la communication. Par exemple, un « kinème », équivalent des phonèmes pour les gestes, représente une unité gestuelle qui s'associe en kinemorphème pour former un mouvement avec une signification propre.

D'après Birdwhistell (1970), le langage ne transmet que 30% de l'information, le reste étant assuré par la communication non-verbale. Cette proportion reste contestée et l'impact de la communication non-verbale sur l'interaction reste difficile à évaluer étant donné la diversité des modalités et la difficulté de la séparer complètement de la communication verbale. Les travaux d'Argyle (1969) ou d'Ekman (1992) par exemple ont essayé de classifier les fonctions de la communication non-verbale. La classification d'Ekman et Friesen (1971), par exemple, distingue cinq types de comportements non-verbaux :

- Les « Emblèmes », qui portent une fonction symbolique forte telle que les salutations ou des actions qui remplacent la parole.
- L'« Affichage d'émotions », tel que les expressions faciales de peur, joie, dégout etc.
- Les « Illustrateurs » qui sont directement reliés au langage, et accompagnent, soulignent ou illustrent la parole.
- Les « Régulateurs » qui maintiennent l'interaction, tels que les contacts oculaires, les hochements de la tête pour poursuivre les conversations.
- Les « Adaptateurs » qui seraient plutôt des gestes inconscients appris et non liés à la conversation, tels que des gestes inconscients de nettoyage (« *grooming* »), des mouvements de protection, mouvements des jambes…

Cette ouverture vers d'autres types de communication a entrainé une modification de la vision linéaire de la communication. L'approche systémique de l'école de Palo Alto fut le précurseur de cette modification en définissant de nouvelles théories de la communication (Marc et Picard, 2006).

3. De la communication à l'interaction sociale

Une translation progressive s'est donc opérée, allant de la formalisation de modèles « mathématiques » de communication linéaire, vers une prise en compte du caractère social, global et dynamique de la communication. Ainsi, l'approche psychosociale, telle que proposée par Newcomb (1953) ou par l'école de Palo Alto (Bateson, 1955; Goffman, 1981), s'intéresse à la globalité du système de communication. Selon ces approches, la communication se construit de manière dynamique, en fonction des interactions entre des interlocuteurs qui appartiennent à des groupes sociaux.

Par exemple, les représentants de l'école de Palo Alto ont considéré la communication sous un angle social et au travers des relations des protagonistes avec leur environnement. Leur approche s'est appuyée sur trois hypothèses majeures :

- « *l'essence de la communication réside dans les processus relationnels et interactionnels » :* ainsi, Goffman présente la communication non plus comme une relation linéaire entre deux individus, mais comme un système circulaire d'interactions. Outre la rétroaction qui s'est avérée essentielle aux interactions, une importance est donnée au contexte de l'interaction : le cadre, la culture et les normes mais également le statut des interlocuteurs et les enjeux de la communication (Goffman, 1981).
- *« tout comportement humain a valeur communicative »* : Bateson présuppose en effet du caractère inconscient de presque toutes communications, l'homme ne pouvant pas ne pas communiquer (Bateson, 1955).
- les troubles psychiques peuvent être ramenés à des perturbations de la communication entre un individu et son entourage, ouvrant la voie à de nouvelles thérapies.

Ainsi ces approches tendent à considérer l'interaction dans son ensemble, sans dissocier communication verbale et non-verbale. Par ailleurs, l'approche psychosociale a cherché à faire évoluer la notion de « réception » du message en associant des notions d'*interprétation* et d'*inférence* au décodage du message, c'est à dire la capacité de raisonner afin d'extraire le sens sous-entendu d'un message. Cette approche a surtout permis de définir la communication comme une construction dynamique liée à l'interaction (Picard, 1992).

G.H Mead, qui a été le premier à étudier les interactions sociales d'un point de vue psychologique, considère de plus que c'est au travers des interactions en société et du regard d'autrui que l'individu forme sa conception du soi (Mead, 1934). Il met l'accent sur l'importance de l'action et des gestes, moteurs ou langagiers, dans l'interaction et la communication, tout en distinguant les gestes inconscients qui représentent, d'après lui, une interaction non-significative, des actions principalement langagières, conscientes, qui amènent à une interaction significative ; et ce, bien que ces deux types de gestes soient essentiels dans l'interaction et permettent d'entrainer des réponses chez un interlocuteur.

Dans la continuité de ces courants, des mouvements de cognition incarnée ont essayé d'inclure ces concepts théoriques au sein d'une vision « biologique » de la communication, s'inscrivant en faux contre la vision cartésienne d'une séparation de l'esprit et du corps (Frith and Wolpert, 2004; Gibbs, 2006; Varela et al., 1991). Cette vision incarnée de la cognition présuppose les interactions avec autrui au sein de l'environnement et s'intéresse aux expériences éprouvées par un corps vivant au cours de ses interactions avec l'environnement matériel, culturel et social.

> *« By using the term embodied we mean to highlight two points: first, that cognition depends upon the kinds of experience that come from having a body with various sensorimotor capacities, and second, that these individual sensorimotor capacities are themselves embedded in a more encompassing biological, psychological and cultural context. »*
>
> *(Varela et al., 1991– Chapitre 8 – p. 172-3)*

Plus particulièrement, cette approche cherche à comprendre comment un agent autonome agit sur ses expériences au travers de boucles d'action-perception dynamiques impliquant les systèmes cérébraux de la perception et de l'action. Ainsi, cette théorie critique l'idée prépondérante que les actions du corps ne sont qu'une conséquence des intentions mentales, et remet en cause particulièrement la vision cartésienne d'un esprit séparé du corps en considérant plutôt l'action comme faisant partie du système cognitif sans distinctions.

Tout comme l'école de Palo Alto, Varela critique l'approche « d'un traitement de l'information » car il estime qu'il n'y a pas « quelque chose » à communiquer mais que la communication est dans le couplage d'un individu avec son environnement et autrui. C'est la coordination des individus, leur co-régulation pendant une interaction conjointe, qui crée le sens (Fogel, 1992). Cette approche considère de ce fait la communication comme une interaction sociale dynamique, où il n'y a pas un émetteur actif et un récepteur passif qui changent de rôle pendant la communication, mais deux interlocuteurs qui interagissent et qui s'influencent simultanément.

> *« The study of social interaction involves by definition a bi-directional perspective and is concerned with the question of how two minds shape each other mutually through reciprocal interactions. To understand interactive minds we have to understand how thoughts, feelings, intentions and beliefs can be transmitted from one mind to the other. »*
>
> *(Frith and Wolpert, 2004)*

De Jaegher et collaborateurs vont encore plus loin en affirmant que la cognition sociale n'est pas réduite aux seuls mécanismes cognitifs des individus mais se construit en association avec les interactions sociales (De Jaegher et al., 2010; Di Paolo and De Jaegher, 2012). Ils s'opposent à la vision individualiste ou internaliste dans laquelle les interactions sociales n'ont pas de rôle (ou au plus un rôle contextuel) dans la cognition, et proposent une vision interactive où les interactions sociales jouent un rôle habilitant et constitutif de la cognition sociale. Dans cette dernière perspective, les dynamiques des interactions interpersonnelles jouent un rôle central pour comprendre les gestes sociaux et peuvent compléter ou remplacer des mécanismes individuels.

4. Définition des interactions sociales

Cette approche moderne permet une étude plus complète mais également plus complexe des interactions sociales, en considérant un système bidirectionnel dynamique, modulable, évolutif et formé par l'ensemble des individus de l'interaction de façon multimodale. Cependant, étant donné les multiples formes d'interactions sociales, il est nécessaire de définir ce qu'on entend par « interaction sociale » afin de préciser le cadre de ces recherches.

Plusieurs définitions ont été données aux interactions sociales : pour Goffman, l'interaction sociale se définit comme une influence réciproque que les individus exercent sur leurs actions respectives (Goffman, 1961). Pour De Jaegher et al. (2010), les interactions sociales sont des phénomènes complexes impliquant différentes dimensions de comportements verbaux et non-verbaux, différents contextes, nombres de participants et (souvent) une médiation technologique.

Elles imposent des demandes de coordination temporelle strictes, impliquent des activités réciproques et conjointes, et sont souvent robustes aux interruptions externes. Essentiellement, les interactions doivent inclure un engagement de la part des agents.

D'après Goffman, si les interactions sociales nécessitent la présence de deux individus, leur coprésence n'implique pas forcément une réelle interaction sociale (Goffman, 1961). En effet, pour avoir une interaction sociale il faut en plus une interaction focalisée. Goffman donne l'exemple de mouvements de foule dans lesquels plusieurs personnes sont en contact mais ne partagent pas forcément d'objectif commun (par exemple des personnes marchant dans une rue). Ainsi, une interaction focalisée intervient lorsque les personnes étendent une interaction à une autre personne et maintiennent une activité mutuelle.

Il définit par exemple deux types d'attention coordonnée : *l'attention mutuelle* qui se déroule lorsque deux personnes partagent un regard mutuel lors d'une situation de face-à-face qui entraine une coordination dynamique, et *l'attention conjointe* où un individu suit le regard ou le foyer d'attention de l'autre (Conein, 1998; Goffman, 1961).

Ces dernières distinctions sont retrouvées chez différents psychologues qui se sont intéressés au développement des capacités sociales (Bråten, 2003; Tomasello, 1999; Tomasello et al., 2005; Trevarthen and Hubley, 1978). Pour cela, des distinctions ont été effectuées entre des interactions « mutuelles », impliquant seulement deux individus, et des interactions de deux personnes autour d'un troisième objet, sur lequel ils portent leur attention. Les termes d'intersubjectivité primaire ou secondaire (représentant respectivement les interactions dyadique et triadique), ont ainsi été introduits par Trevarthen et Hubley (1978). Cette catégorisation a été ensuite précisée et si les chercheurs ne sont pas forcément d'accord sur les qualificatifs, ils distinguent généralement trois niveaux d'interactions : l'intersubjectivité primaire (ou interaction dyadique), l'intersubjectivité secondaire (ou interaction triadique), et l'intersubjectivité réflective et récursive (ou interaction symbolique/engagement collaboratif). Ces différentes interactions semblent se développer séparément et se manifestent progressivement chez l'enfant. Selon la catégorisation de Tomasello et al. en 2005 :

Les interactions dyadiques concernent un partage direct et mutuel de comportements et d'émotions. Chez l'enfant, il semble que ce comportement se développe très tôt, dès la naissance, et se caractérise par des partages d'expressions faciales ou de regards mais également de vocalisations. Ces interactions en face à face impliquent un lien proche entre la perception visuelle et les comportements moteurs. Les auteurs affirment que si ce niveau primaire permet d'être attentif aux mouvements d'autrui et représente un partage d'attention, il n'implique pas un partage d'intentions.

Les interactions triadiques sont caractérisées par des situations d'attention conjointe ou de partage de référence sociale, c'est-à-dire le partage d'un évènement avec autrui, la capacité à attirer et à maintenir son attention *vers* un objet ou une personne. Ces interactions triadiques impliquent des actions coordonnées entre des individus et des objets et forment un triangle référentiel. Elles requièrent un ensemble de compétences sociales telles que suivre le regard de l'autre, le pointage, l'engagement conjoint, la référence sociale, l'apprentissage par imitation. Ces capacités se développent à partir de 9 mois environ. Cependant, les auteurs considèrent que le suivi du regard vers un objet, bien que représentant un partage d'attention, reste souvent individualiste et diffère de l'engagement collaboratif.

L'engagement collaboratif est observé à partir de 12/15 mois et dénote l'évolution d'un engagement passif vers un engagement entrainant non seulement le partage de buts et de perceptions, mais également une coordination et un partage d'intentions.

A partir de cet âge, l'apprentissage du langage peut permettre d'appréhender les intentions d'autrui en passant par le langage qui constitue un système d'interaction et de coordination. Ce niveau est caractérisé par des activités collaboratives telles que l'action conjointe, le développement de capacités de théorie de l'esprit qui permettent d'attribuer des intentions à autrui notamment.

5. Le cas particulier de l'action conjointe

L'action conjointe, qui nous intéresse plus particulièrement dans cette thèse, est définie comme la coordination spatiale et temporelle d'au moins deux personnes pour produire un but conjoint et apporter un changement dans l'environnement (Knoblich et al., 2011; Sebanz et al., 2006a). On l'a vu, les capacités d'actions conjointes se mettent en place au cours du développement et il est important de les considérer non comme une unité homogène mais plutôt comme un continuum d'actions présentant différents niveaux de complexité. Ces capacités sont requises dans des activités aussi diverses qu'effectuer une chorégraphie synchrone, construire une tour de lego, porter un objet à deux, jouer aux échecs, résoudre un problème en groupe, etc.

La recherche sur l'action conjointe fait intervenir non seulement les sciences cognitives, mais également la psychologie développementale et la philosophie. Il existe en effet des questionnements communs à ces disciplines en ce qui concerne les pré-requis nécessaires à l'engagement dans une action conjointe. Plus particulièrement, sur la nécessité de partager des intentions ou de posséder des motivations, des représentations ou des raisonnements communs pour s'engager intentionnellement dans une action conjointe (Bacharach, 2006; Blomberg, 2011; Butterfill and Sebanz, 2011; Gilbert, 2009; Pacherie, 2011; Pezzulo, 2011; Searle, 1990). En effet, la coordination des agents ou l'exécution d'actions communes mais sans interaction ne suffit pas pour considérer l'action conjointe. Par exemple, agir en synchronie (telle que des personnes qui marchent de façon synchrone) ne constitue pas forcément une action conjointe si les individus ne partagent pas l'intention d'être synchrones.

De ce fait, les philosophes se sont questionnés sur les pré-requis nécessaires à l'engagement dans une action conjointe. Le philosophe Searle, par exemple, est partisan de l'idée que pour coopérer il est essentiel d'avoir une intention collective propre au groupe et partagée par les individus participants à l'action (Searle, 1990). Dans cet esprit, Gilbert défend la position qu'un engagement collectif est nécessaire et permet de lier deux individus qui décident d'interagir (Gilbert, 2006). Au contraire, Michael Bratman (1992) soutient que partager des intentions peut être réalisé au travers d'intentions individuelles qui s'entrecroisent. Ainsi, des individus n'auraient pas une intention collective mais possèderaient un engagement mutuel dans l'activité conjointe. Bacharach, quant à lui, propose que pour s'engager dans une action conjointe, les individus doivent posséder un sentiment d'appartenance à un groupe et agir en commun lorsqu'ils considèrent que l'action à effectuer représente le meilleur choix pour le groupe (Bacharach, 2006; Pacherie, 2011).

Ces partages nécessiteraient des ressources cognitives de haut niveau telles qu'être capable de raisonner et de faire des inférences à propos des actions et intentions possibles de l'autre. De telles capacités de théories de l'esprit et de raisonnement semblent de ce fait hors de portée de jeunes

enfants. Or, il a été montré que si des enfants étaient capables de s'engager dans des actions conjointes avec des pairs à partir de 2-3 ans, ils effectuaient des actions communes avec des adultes en partageant un but commun ou comprenaient les fausses croyances bien plus tôt (Knudsen and Liszkowski, 2012; Onishi and Baillargeon, 2005; Rakoczy, 2012). Il semble donc que l'engagement se construit et émerge au cours d'un apprentissage de l'engagement conjoint avec des adultes (Brownell, 2011) mais ne requiert pas inévitablement des capacités de mentalisation. Ainsi, d'autres hypothèses ont vu le jour sollicitant de moindres ressources cognitives. Par exemple, Pezzulo (2011) considère que le partage de l'intention n'est pas forcément nécessaire dans toutes les actions conjointes si les individus partagent une représentation commune de la tache. En effet, si des individus partagent une représentation commune d'une tour, ils peuvent la construire à l'aide de mécanismes de coordination « simples » sans nécessiter de partager les intentions d'autrui (« mindreading » en anglais). Par ailleurs, il affirme que certaines actions coopératives ont besoin d'être prédictibles pour faciliter l'interaction. ***Il propose que le premier niveau d'action conjointe pourrait se retrouver au niveau d'un partage de la représentation de la tâche plutôt qu'un partage d'intention.*** Cette théorie permettrait ainsi d'expliquer le fait que, bien qu'une action conjointe soit effectuée, les participants ne partagent pas forcément les mêmes buts (ex. compétition) ou croyance (faire quelque chose en commun bien qu'on pense que ce ne soit pas la meilleure chose à faire) (Pezzulo, 2011).

Ainsi, cette approche prend en compte non seulement le partage d'intentions et de raisonnements complexes mais également de mécanismes de plus bas niveau, pour essayer de comprendre la mise en place de l'action conjointe (Knoblich et al., 2011). La figure 1.2 montre par exemple différents niveaux d'analyse nécessaires à la compréhension des actions conjointes : on voit que des mécanismes perceptifs, implicites et rapides peuvent intervenir dans des mécanismes de coordination ou de contagion, tout comme des mécanismes plus cognitifs, permettant de réguler ses actions en fonction des actions d'autrui.

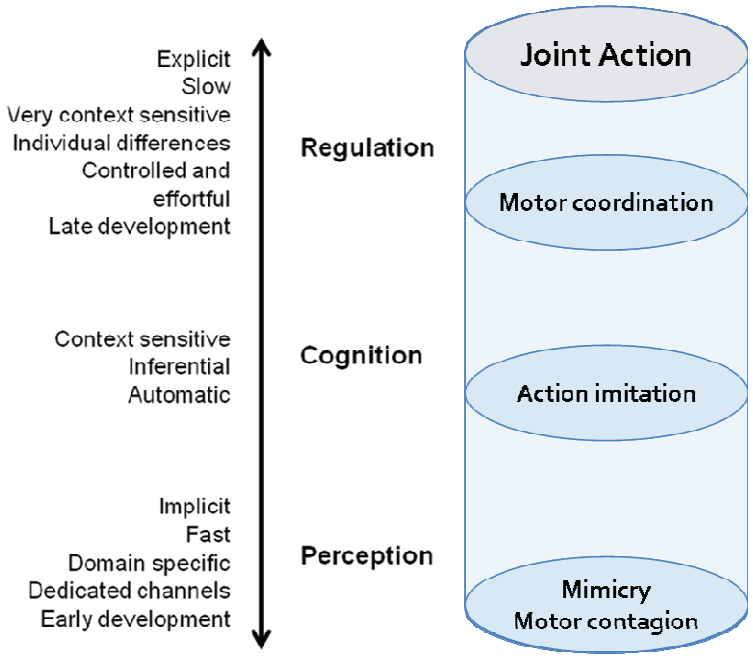


Figure 1.2 : Niveaux d'étude de l'action conjointe.

Représentation schématique de l'étude de l'action conjointe telle qu'étudiée du point de vue des sciences cognitives. La dimension verticale du diagramme situe les études dans le contexte d'organisation générale de la cognition sociale telle que proposée par Adolphs (2010) : Perception, Cognition et Régulation.

Adapté de Chatel-Goldman et al., 2013

L'équipe de Gunther Knoblish et Nathalie Sebanz par exemple a cherché à évaluer l'importance de la coordination dans la mise en place d'actions conjointes (Knoblich et al., 2011). En effet, il est connu qu'une certaine coordination temporelle est essentielle pour effectuer des actions conjointes (si deux personnes décident de porter un objet ensemble mais ne sont pas synchronisées, l'action est vouée à l'échec…). Cependant on peut s'interroger : qui de la coordination ou de l'action conjointe est constitutive de l'autre ? Selon Knoblich et al. (2011), la coordination peut intervenir sous deux formes : la *coordination émergente,* qui apparait de façon plutôt inconsciente et ne nécessite pas le partage d'une représentation (*e.g.* synchronie…), et la *coordination planifiée* qui est intentionnelle et requiert un partage des représentations ainsi que la mise en perspective des buts.

La *coordination émergente* est principalement liée à des phénomènes d'entrainement, c'est-à-dire la tendance à synchroniser ses mouvements avec autrui (tel que des mouvements de balancier, les applaudissements (Néda et al., 2000; Oullier et al., 2008; Richardson et al., 2007; Schmidt and O'Brien, 1997). Cette synchronisation, qui ne constitue pas une action conjointe, semble cependant être liée aux actions conjointes. En effet, plusieurs études ont montré qu'une coordination semblait se mettre en place au cours de conversations, au niveau des oscillations du corps (Shockley et al., 2003), mais également des mouvements des yeux (Richardson and Dale, 2005). Outre l'entrainement, la coordination des systèmes d'action et de perception, l'affordance d'un objet (*i.e.* la capacité d'un objet à suggérer sa propre utilisation) ou la simulation d'actions peuvent entrainer une coordination : par exemple, par imitation inconsciente de tics ou de mouvements d'autrui (Chartrand and Bargh, 1999). Par ailleurs, cette coordination semble avoir un rôle facilitateur pour les interactions sociales : elle peut augmenter l'affiliation et l'appréciation d'un partenaire, augmenter la volonté de coopérer et entrainerait de meilleures performances d'actions conjointes (pour une revue, voir Knoblich et al., 2011). Ainsi, il semble que des mécanismes bas niveaux, pas obligatoirement conscients ni volontaires, soient impliqués dans la mise en place ou le maintien d'actions conjointes.

La coordination peut également être initiée de façon volontaire, on parle alors de *coordination planifiée*. Dans ce contexte, la coordination entre les actions perçues et exécutées permet d'anticiper et de se synchroniser avec autrui, probablement au travers d'une représentation de l'action partagée ou de la simulation des actions d'autrui (Pezzulo, 2011; Ramnani and Miall, 2003; Sebanz et al., 2006b).

Ainsi, on voit qu'à la fois des mécanismes automatiques et des phénomènes intentionnels sont importants pour la mise en place d'actions conjointes. De nombreuses études ont montré que l'observation d'autrui entrainait une activation des aires motrices impliquées dans l'exécution de ces mêmes actions (*e.g.* Buccino et al., 2001; Rizzolatti and Craighero, 2004). Cette activation automatique pourrait représenter un système important pour l'action conjointe, notamment pour sa mise en place ou pour expliquer comment elle est encodée chez les individus. Nous reviendrons sur ces questions dans les chapitres suivants, pour essayer de comprendre l'importance de la coordination au sein des interactions sociales, à la fois planifiée et émergente, au travers du couplage des systèmes perceptifs et moteurs.

6. Conclusion

Au cours de ce chapitre, on a pu observer l'évolution de la recherche sur la communication : les modèles initiaux de transmission linéaire de l'information se sont progressivement enrichis pour aboutir à l'idée d'un système dynamique, bidirectionnel lié aux interactions d'autrui avec son

environnement. Au sein des diverses catégories d'interactions que nous avons abordé, je m'intéresserai plus particulièrement aux actions conjointes, qui correspondent aux actions couplées spatialement et temporellement de deux ou plusieurs individus afin d'effectuer une tâche commune et de réaliser un but commun. On a vu que la coordination est essentielle pour une action conjointe réussie. Ainsi on peut s'interroger sur les bases neuronales de cette coordination et sur les processus qui se mettent en place pour aboutir à l'exécution d'actions conjointes. **Est-ce que le fait d'interagir entraine un changement de l'encodage des actions observées ou exécutées ? Est-ce que les individus prenant part à une interaction possèdent nécessairement une représentation commune de l'action ?**

Afin de pouvoir appréhender ces questions, il est nécessaire d'aborder le fonctionnement du système moteur et de la perception d'actions pour comprendre comment des représentations d'actions se mettent en place. Le chapitre suivant présentera de ce fait brièvement le fonctionnement du système moteur ainsi que les propriétés des « neurones miroirs », qui constituent un corrélat neuronal essentiel des liens entre action et perception.

Chapitre II

Système moteur et Neurones Miroirs

Dans le chapitre précédent, on a pu voir l'intérêt de l'étude de l'action conjointe à la fois pour les sciences cognitives et les sciences sociales. Afin de comprendre quelles sont les bases cérébrales de l'action conjointe il faut s'intéresser de plus près aux mécanismes qui permettent le couplage des systèmes moteurs et perceptifs qui sont la base des interactions non-verbales. Dans ce chapitre je présenterai tout d'abord succinctement un aperçu du fonctionnement du système moteur central en identifiant les ressemblances et les liens entre les fonctions motrices et les fonctions visuelles et sensorielles (proprioceptives). Je parlerai ensuite des neurones miroirs qui constituent une découverte majeure des années 90 et qui confirment le lien étroit entre les fonctions visuelles et motrices. Ces neurones ont été découverts initialement chez le singe par l'équipe du Pr Rizzolatti et s'activent à la fois lors de l'exécution et de l'observation d'actions similaires (di Pellegrino et al., 1992; Rizzolatti and Craighero, 2004). Je présenterai les recherches qui ont mis en évidence l'existence de ces neurones miroirs ainsi que leurs propriétés chez le singe. Je détaillerai ensuite des données obtenues chez l'homme en faveur de l'existence de tels neurones chez l'homme et exposerai des hypothèses concernant leur rôle fonctionnel.

1. Le système moteur cérébral

Le système moteur est composé de l'ensemble des muscles du corps et des neurones qui commandent leur contraction. Au niveau cérébral, ce sont les aires motrices, situées dans le lobe frontal en avant du sillon rolandique, qui sont à l'origine de projections corticospinales dirigées vers la moelle épinière qui entraînent l'excitation des fibres musculaires, et de ce fait l'exécution de mouvements volontaires. Je m'intéresserai ici principalement aux fonctions des aires cérébrales motrices, l'étude du système moteur dans son ensemble ne faisant pas l'objet de cette thèse.

1.1. Cortex moteur

a. Le cortex moteur primaire (M1)

Le cortex moteur primaire est localisé dans l'aire 4 de Brodmann et est impliqué dans le déclenchement des mouvements grâce à des projections vers la moelle épinière. Des études par stimulations électriques ont permis de mettre en évidence l'existence d'une représentation somatotopique de l'action, c'est-à-dire d'une « carte motrice » de l'ensemble du corps : les mouvements des jambes étant encodés au niveau médial et les membres supérieurs au niveau latéral (voir Dum and Strick, 2005 pour une revue). Cette somatotopie est illustrée par le célèbre « homonculus » de Penfield et Boldrey dans laquelle la main est particulièrement sur-représentée (Penfield and Boldrey, 1937). Il faut cependant noter que cette représentation comporte tout de même des chevauchements, particulièrement au niveau des mouvements du bras qui ne sont pas précisément séparés. De plus, le cortex moteur primaire semble intégrer l'activité musculaire selon un répertoire d'actions et non pas par un contrôle individuel des muscles : en effet, des stimulations longues de M1 peuvent entrainer l'exécution de mouvements complexes de plusieurs parties du corps (ex. action de la main vers la bouche couplée à une ouverture de la bouche) (Graziano et al., 2002) suggérant une organisation plus complexe qu'originellement supposée.

Si M1 a un rôle essentiel dans le déclenchement des mouvements, il faut également noter que ce n'est pas la seule aire à projeter vers la moelle épinière. En effet, des aires du cortex prémoteur, l'aire motrice supplémentaire ainsi que les aires pariétales associatives ou somatosensorielles possèdent également des connexions vers la moelle épinière pouvant de ce fait recevoir ou transmettre des informations motrices (Dum and Strick, 2005).

b. Le cortex prémoteur

Le cortex prémoteur fait partie de l'Aire 6 de Brodmann et n'est pas constitué d'un seul bloc identique mais comprend des aires distinctes de par leurs fonctions ainsi que leurs connexions avec les fonctions sensorielles et motrices. La classification de Matelli, basée sur des données cytoarchitecturales et histochimiques a distingué chez le singe les aires F1 à F7 (Matelli et al., 1985, 1991). **Le cortex prémoteur est principalement impliqué dans la préparation des gestes dirigés vers un but situé dans l'espace péri personnel (à portée de bras) et dans l'élaboration de programmes moteurs.** On distingue le cortex prémoteur dorsal (PMd) (composé chez le singe par les aires F2 et F7) et le cortex prémoteur ventral (PMv) (chez le singe aires F4, F5) eux même divisés entre partie rostrale et caudale. Il semble que le cortex prémoteur dorsal soit impliqué dans la préparation d'une action future, en intégrant des informations sur le bras à utiliser ou la cible à atteindre (Churchland et al., 2006; Hoshi and Tanji, 2004). Concernant le cortex prémoteur ventral, la partie caudale (F4 chez le singe) aurait un rôle de **guide sensoriel** pour des mouvements proximaux. Grâce à l'enregistrement unitaire de neurones chez le singe, l'équipe de Rizzolatti a mis en évidence deux classes de neurones proximaux : les neurones qui déchargent pour un mouvement d'atteinte (« reach ») et les neurones qui déchargent lors de l'exécution d'un mouvement vers la bouche ou vers le corps (Gentilucci et al., 1988). Au contraire, la partie rostrale (F5 chez le singe) serait impliquée pour des mouvements distaux et permettrait de former des représentations spécifiques de mouvements de préhensions d'un objet pour l'amener vers la bouche (Rizzolatti et al., 1988).

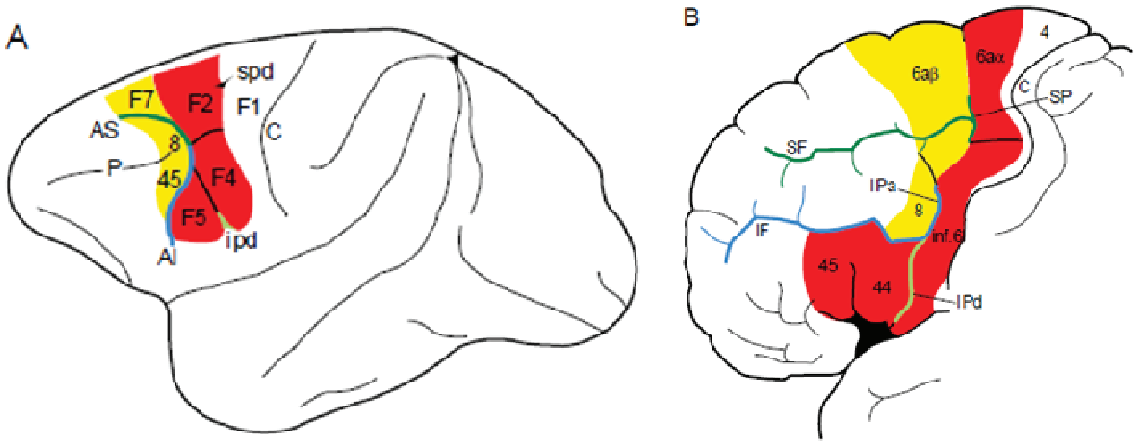


Figure 2.1 : Système prémoteur chez le singe et chez l'homme. Carte cytoarchitecturale du système prémoteur chez le singe (A) et ces homologies possible chez l'homme (B). Les couleurs similaires entre (A) et (B) représentent des homologies anatomiques et fonctionnelles. *Tiré de Rizzolatti et Arbib 1998*

L'aire F5 a été particulièrement étudiée du fait des propriétés visuo-motrices de certains neurones qui la composent, tels que par exemple les neurones miroirs (voir partie 3). F5 est connectée au cortex moteur ainsi qu'au cortex somatosensoriel secondaire (SII), à l'aire 7b (PF) et à l'aire intrapariétale antérieure (AIP). Conjointement avec l'AIP, elle participe à la transformation

visuo-motrice, c'est-à-dire la conversion des propriétés intrinsèques d'un objet en représentation motrice pour la préhension. Les enregistrements unitaires de neurones dans cette aire ont mis en évidence une spécialisation forte des neurones de F5 par rapport à un type d'action donné. Quatre types de neurones codant des mouvements distaux ont été identifiés : des neurones codant la préhension d'un objet indifféremment avec la bouche ou la main, des neurones codant la préhension d'un objet avec la main uniquement, des neurones de tenue (« holding ») et des neurones de déchirement (« tearing »). Par ailleurs, une spécialisation des neurones existait également selon le type de pince utilisée pour la préhension. Certains neurones étaient spécifiques pour des pinces de précision (i.e. saisie entre l'extrémité des doigts) ou pour des pinces de puissance (*i.e.* opposition des doigts à la paume de la main) (Rizzolatti et al., 1988).

De façon plus surprenante, il a également été montré que certains des neurones des aires F4 et F5 possédaient des propriétés sensorielles et visuelles, certains neurones répondant également lors de la vision d'un stimulus (voir III.3) ou lors de stimulations tactiles (Gentilucci et al., 1988). Les neurones de l'aire F5 semblent ainsi former un vocabulaire des actions (« attraper », « tenir », « tirer »…) ce qui a amené Rizzolatti et Arbib (1998) à proposer que ces populations neuronales puissent être assimilées à des mots, certains mots pouvant définir le type d'action alors que d'autres décrivent le moyen d'y arriver.

c. L'Aire motrice supplémentaire (AMS)

Située dans la partie mésiale de l'aire 6, l'AMS a été récemment scindée en deux aires: l'AMS véritable et l'aire motrice pré-supplémentaire (pré-AMS). L'AMS possède, comme le cortex prémoteur, une représentation de l'ensemble du corps de façon somatotopique et semble être impliquée dans la planification et la préparation de séquences motrices complexes. Par ailleurs sa stimulation entraine une forte envie de déclencher un mouvement (Fried et al., 1991). Au contraire, la pré-AMS pourrait avoir un rôle dans le contrôle inhibiteur de l'action (Obeso et al., 2013). De plus, lors de l'exécution d'un mouvement, la pré-AMS s'active de façon plus précoce que l'AMS et il est ainsi possible qu'elle ait un rôle dans le déclenchement du mouvement (Nachev et al., 2007; Rizzolatti et al., 1998).

On voit ainsi que le cortex moteur n'est pas uniforme mais composé de plusieurs aires qui possèdent des rôles bien distincts et participent de façon complémentaire, grâce à une forte inter-connectivité, à l'exécution de mouvements. Par exemple, chaque aire prémotrice semble gérer un aspect spécifique de la planification, préparation et exécution des mouvements. De nombreuses aires projettent également vers la moelle épinière ce qui permet une action en parallèle. Cependant, les aires motrices ne sont qu'un élément d'un réseau sensorimoteur qui implique de nombreuses aires telles que les aires pariétales postérieures, le cortex préfrontal ainsi que des structures sous-corticales telles que les ganglions de la base ou le cervelet.

1.2. Cortex Sensoriel

a. Cortex somesthésique

Le cortex somesthésique a un rôle essentiel dans la régulation de l'acte moteur par un rétrocontrôle effectué via une boucle transcorticale. En effet, lors de l'exécution d'un mouvement, il reçoit à la fois une copie efférente de la commande motrice ainsi que des informations somesthésiques, issues des muscles impliqués dans le mouvement, via des voies afférentes. Ainsi, en comparant ces deux informations, le cortex somesthésique primaire (S1) peut envoyer des informations correctives à M1 et réguler le mouvement (voir Bioulac, 1997 pour une revue).

b. Aires pariétales postérieures

Le cortex pariétal associatif, composé des aires 5 et 7 et du sillon intrapariétal, est également impliqué dans l'exécution motrice. Il se situe à l'interface des aires sensorielles et motrices. En association avec les aires prémotrices, avec lesquelles il partage des connexions importantes, il participe à l'intégration sensorimotrice de haut niveau et permet la formation d'un schéma corporel et d'une représentation motrice interne et globale (Schilder, 1935). De façon spécifique, l'aire 5 est plutôt responsable de l'intégration somatosensorielle et proprioceptive alors que l'aire 7 a un rôle dans le traitement des informations visuelles (Mountcastle et al., 1975). Les différentes aires du sillon intrapariétal participent quant à elles aux transformations visuo-motrices en faisant véritablement l'interface entre les cortex sensoriels et moteurs (Jeannerod and Biguer, 1982; Jeannerod et al., 1995). Je reviendrai sur le rôle du cortex associatif dans la partie 2, étant donné son implication dans le traitement visuel des actes moteurs.

1.3. Régions sous-corticales

Malgré l'importance des régions corticales dans l'exécution d'un mouvement, il ne faut pas négliger l'apport des régions sous-corticales qui ont un rôle essentiel dans l'exécution motrice, à la fois dans l'initiation des mouvements, le séquençage, la coordination et l'apprentissage. En effet, grâce à des boucles fonctionnelles transcorticales entre les régions corticales et sous-corticales, de nombreux mécanismes de régulation motrice sont effectués par les ganglions de la base (*e.g.* initiation du mouvement, séquençage) et par le cervelet (*e.g.* rétrocontrôle, apprentissage) sans nécessiter forcément une implication corticale (Dum and Strick, 2005).

1.4. Modèles et représentations motrices

Ainsi au travers de l'étude fonctionnelle des aires impliquées dans la commande motrice, on voit que les mouvements ne semblent pas codés muscle par muscle, mais qu'il existe une représentation d'actions complexes stéréotypées dans le cortex moteur. Ces représentations seraient définies sous forme d'un modèle interne (Kawato and Wolpert, 1998; Schilder, 1935; Wolpert et al., 1995). Ce modèle permettrait de simuler les conséquences d'une action en comparant les copies efférentes avec les effets prédits, sans attendre les réafférences sensorielles. Marc Jeannerod argumente que les représentations mentales servent non seulement aux comportements réactifs mais également prédictifs, et que ces modèles internes prédictifs et inverses permettent de prédire la conséquence sensorimotrice des actions ainsi que leur impact sur l'environnement (Jeannerod, 1997).

Il met également en exergue la nécessité d'un rétrocontrôle efficace en cours de mouvement, afin de pouvoir effectuer des mouvements précis et efficaces et s'adapter aux changements environnementaux en cours d'action (Jeannerod, 1997). Paulignan et al. (1990, 1991a, 1991b) ont par exemple montré qu'il existait un mécanisme d'adaptation d'un mouvement en cours de saisie qui permettrait de transformer un signal d'erreur perçu en commande motrice, les effecteurs pouvant ainsi corriger/déplacer la main dans la position finale désirée. Au travers de cette étude, on voit que l'action n'est que rarement distincte de la perception. En effet, nos actions étant par essence dirigées vers l'environnement, il est nécessaire de coupler de façon précise les systèmes perceptifs, et particulièrement visuels et moteurs, afin d'aboutir à une action efficace (*e.g.* action sur un objet). Ce système visuo-moteur a été particulièrement étudié pour des actions de préhension d'objets et fait appel à une transformation des informations visuelles en actions motrices.

2. Système visuo-moteur

Depuis Mishkin et Ungerleider (1982), il est connu qu'il existe deux voies, distinctes au niveau anatomique et au niveau fonctionnel, concernant le traitement cortical de l'information visuelle : la voie visuelle ventrale et la voie visuelle dorsale (Mishkin et Ungerleider, 1982).

La voie visuelle ventrale occipito-temporale qui relie le cortex visuel (V1-V4) au cortex temporal inférieur est plutôt spécifique de l'identification des objets (vision pour perception : forme, taille, couleur), alors que la voie dorsale occipito-pariétale qui relie le cortex visuel (V1-MT) au lobe pariétal postérieur fournit plutôt des informations d'ordre spatial et dynamique pour l'action (orientation, position, distance)[1]. Ces distinctions ont été mises en évidence chez des patients cérébro-lésés : par exemple, des lésions de la voie ventrale entrainent une agnosie visuelle qui perturbe la reconnaissance d'objets mais préserve la capacité d'interagir avec eux (Sirigu et al., 1991). Au contraire, des lésions du cortex pariétal postérieur entrainent une ataxie optique pour laquelle les patients arrivent à reconnaitre des objets mais ont des déficits de préhension (Sirigu et al., 1995).

Il a également été montré que les aires occipitales et pariétales impliquées dans la voie dorsale permettent de traiter différentes informations visuelles motrices. Certaines aires visuelles de la voie dorsale répondent de façon spécifique à l'observation biologique. Par exemple une partie du cortex extrastrié (EBA) possède une préférence pour les parties du corps (Downing et al., 2001), alors que l'aire MT (ou V5) répond à l'observation de mouvements (Tootell et al., 1995). Au niveau du cortex pariétal postérieur, le sillon temporel supérieur (STS) encode de façon centrale la reconnaissance des actions biologiques (Allison et al., 2000; Lahnakoski et al., 2012).

Ainsi, cette spécificité pour les mouvements biologiques permet de traiter rapidement les stimuli pertinents au niveau de la voie dorsale. La fonction principale du traitement « moteur » des stimuli visuels est de transformer des propriétés visuelles d'un objet en des propriétés motrices (*e.g.* distance d'un objet). Ces fonctions sont principalement effectuées au niveau du cortex pariétal associatif. L'aire 5 et l'aire 7, en particulier, participent à l'exploration visuelle et tactile de l'espace péri-personnel alors que les aires du sillon intra pariétal (IP) forment véritablement l'interface entre systèmes visuel, somesthésique et moteur. Grâce à des réseaux pariétaux frontaux, ces dernières participent à des transformations visuo-motrices comme le codage péri-personnel (association de F4 et VIP) ou la représentation de la configuration de la main en fonction de l'objet à attraper (F5 et AIP)(Jeannerod and Biguer, 1982; Jeannerod et al., 1995). Ainsi, ces aires fortement interconnectées permettent la transition entre le système moteur et les systèmes perceptifs. Cependant, la découverte des neurones miroirs, qui s'activent à la fois lors de l'exécution et l'observation de la même action dans le cortex prémoteur, révèle un lien ***direct*** entre action et perception.

3. Les Neurones miroirs

C'est dans l'aire F5 que l'équipe du Pr Rizzolatti a découvert certains neurones qui possédaient non-seulement des propriétés motrices, mais également des propriétés visuelles : en effet, ces neurones, nommés neurones visuo-moteurs, ne déchargeaient pas seulement lors de l'exécution d'une action mais également possédaient des propriétés visuelles (di Pellegrino et al., 1992;

[1] Cependant, ces deux voies sont complémentaires et la voie dorsale reçoit également des informations sur la taille et la forme (pour une revue voir Jeannerod, 1997).

Murata et al., 1997). Deux classes de neurones visuo-moteurs ont été identifiées selon leurs propriétés : les neurones canoniques et les neurones miroirs.

3.1. Neurones canoniques

Cette première classe de neurones visuo-moteurs présente une activation à la fois lors de l'exécution de mouvements manuels et lors de la simple présentation d'objets dont la taille est compatible avec le type de préhension codé par les neurones (Jeannerod et al., 1995; Murata et al., 1997). L'hypothèse la plus probable concernant le rôle de tels neurones propose que ces neurones canoniques représentent la description, en termes moteurs, des objets présentés : les caractéristiques visuelles des objets 3D seraient automatiquement «transcrites » en actions potentielles.

3.2. Neurones miroirs chez le singe

La seconde classe de neurones visuo-moteurs présente un plus fort intérêt pour les interactions sociales car ces neurones sont actifs à la fois lors de l'exécution d'une action et lors de l'observation de ces mêmes actions (di Pellegrino et al., 1992; Rizzolatti and Craighero, 2004). L'étude détaillée des propriétés des neurones miroirs a montré qu'ils présentaient des degrés variables de spécificité/généralisation : en effet, si certains neurones sont très spécifiques entre l'action observée et exécutée (neurones miroirs « strictement congruent »), d'autres montrent une certaine généralisation (neurones miroirs « congruents au sens large » et « logiquement reliés »):

- ***Neurones miroirs strictement congruents*** : Ces neurones constituent environ 1/3 des neurones miroir de l'aire F5 et détiennent des propriétés visuelles et motrices strictes. Ces neurones ne s'activent que lorsque l'observation et l'exécution d'actions sont identiques, c'est-à-dire des actions ayant la même commande motrice et les mêmes buts (*i.e.* attraper un objet avec une pince de précision seulement).

- ***Neurones miroirs congruents au sens large :*** D'autres neurones miroirs présentent une moins forte congruence et permettent une généralisation de l'action. En effet, ces neurones, qui constituent environ 2/3 des neurones miroirs semblent spécifiques à un but global de l'action, mais sans commande motrice spécifique (*e.g.* attraper un objet avec différents types de pince ou un type de pince avec différents buts). Certains de ces neurones peuvent également être activés lors de l'exécution d'une action précise (*e.g.* pince de précision) mais également par l'observation de plusieurs types de mouvements, induisant une généralisation de l'action (*e.g.* attraper un objet avec la main ou la bouche).

- ***Neurones miroirs « logiquement reliés » :*** Ces neurones, qui ont été observés dans l'expérience initiale de di Pellegrino (1992), ont été relativement négligés dans les études sur les neurones miroirs. Il s'agit de neurones congruents au sens large qui ne présentent pas une correspondance directe entre leurs propriétés visuelles et leurs propriétés motrices. Par exemple, de tels neurones répondent à l'observation d'un mouvement de placement d'un objet mais sont activés lors de l'exécution d'un mouvement amenant la nourriture à la bouche. Ces correspondances ne semblent pas dues au hasard mais pourraient permettre de représenter l'action ultérieure la plus probable (telle que manger un objet qu'on a attrapé) afin de prédire l'action à suivre, et ces correspondances pourraient être formées par apprentissage (Keysers and Gazzola, 2006).

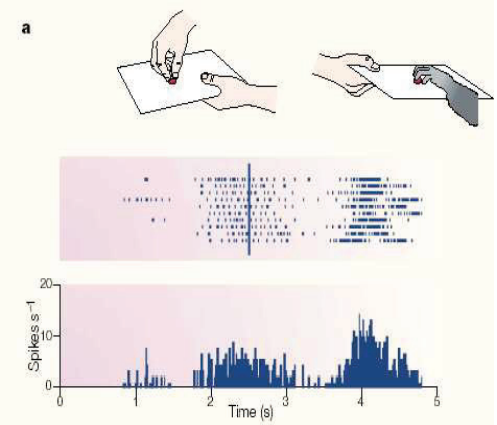


Figure 2.2 : Réponses visuelle et motrice d'un neurone miroir.

Enregistrement d'un neurone miroir de l'aire F5. La partie supérieure représente les conditions expérimentales. La partie médiane représente les décharges neuronales au fil des essais et la partie inférieure représente l'histogramme de réponse aux stimuli. Le neurone décharge lors de l'observation du mouvement de saisie effectué par l'expérimentateur, et lorsque le singe effectue lui-même l'action de préhension.

Tiré de Rizzolatti et al.(2001).

Par ailleurs, il a été montré que les neurones miroirs n'étaient activés que lors de l'observation d'actions dirigées vers un but (tels que manipuler un objet) mais pas lors de l'observation d'actions non-transitives, telles que secouer la main ou faire semblant d'attraper un objet (en absence d'objet) (Gallese et al., 1996; Umiltà et al., 2001).

Par la suite, il a également été montré qu'en plus de l'aire F5, des neurones miroirs existent dans des aires du lobe pariétal inférieur telles que l'aire PF (PFG), l'AIP mais également dans la LIP et la VIP, formant un réseau fronto-pariétal fortement interconnecté (Fogassi et al., 1998; Gallese et al., 2002; Rizzolatti and Sinigaglia, 2010). Ces aires reçoivent des informations visuelles du sillon temporal supérieur (STS), qui ne possède pas de propriétés motrices et n'appartient pas à proprement parlé au système des neurones miroirs.

3.3. Neurones miroirs chez l'homme

De nombreuses observations indirectes ont permis de supposer l'existence d'un système miroir chez l'homme. Ce sont tout d'abord les observations en électrophysiologie de Gastaut et Bert (1954) ainsi que Cohen-Seat et collaborateurs (1954) qui ont fournis un indice quant à l'existence d'un système commun à l'observation et à l'action chez l'homme, bien que ces études soient antérieures à la découverte des neurones miroirs. En effet, Gastaud et Bert ont étudié les rythmes cérébraux lors de l'observation d'action en EEG. Ces études s'appuient sur l'analyse du rythme mu rolandique, un rythme oscillatoire de fréquences 10 Hz et 20 Hz, qui est supprimé au niveau des électrodes centrales lors de l'exécution d'actions. Dans ces études, la suppression de ce rythme mu a été observée également lors de l'observation d'actions. C'est cette première observation qui a donc soutenu l'hypothèse d'un système commun à l'observation et à l'exécution d'actions, et potentiellement l'existence de neurones miroirs chez l'homme (Cochin et al., 1999; Gastaut and Bert, 1954; Hari et al., 1998). Ces résultats ont été confirmés plus récemment par Cochin et collaborateurs (1999) lors de l'observation et l'exécution de mouvements de pince des doigts. Par ailleurs, grâce à une expérience en magnétoencéphalographie (MEG), les travaux de Hari et al. (1998) ont permis de localiser les oscillateurs du rythme mu au niveau du cortex moteur, confirmant ainsi l'origine motrice de la suppression des oscillations.

Par la suite, d'autres observations indirectes ont également corroboré l'existence d'un système de neurones miroirs (SNM). L'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf), l'électroencéphalographie (EEG), la stimulation magnétique transcranienne (TMS) ont permis d'identifier un SNM (Buccino et al., 2001; Fadiga et al., 1995; Hari et al., 1998). Par exemple, Fadiga et collaborateurs (1995) ont montré que l'observation d'actions entrainait une activation

des muscles impliqués dans l'action observée, se traduisant par une augmentation de l'amplitude des potentiels évoqués moteurs (PEMs) induits par la TMS, que l'action observée soit transitive ou intransitive.

Des études en IRMf ont permis d'identifier deux régions principales impliquées dans un système « action – observation » : le cortex prémoteur ventral ainsi que le lobe pariétal inférieur forment ainsi un réseau fronto-pariétal comparable à celui observé chez le singe (Buccino et al., 2001; Grèzes et al., 2003, 2001; Iacoboni et al., 1999). Il a également été montré que l'observation de mouvements effectués par différents effecteurs (jambe, bras, bouche) activait de façon somatotopique le système moteur, montrant ainsi que chez l'homme le SNM n'est pas restreint seulement aux mouvements du bras (Buccino et al., 2001).

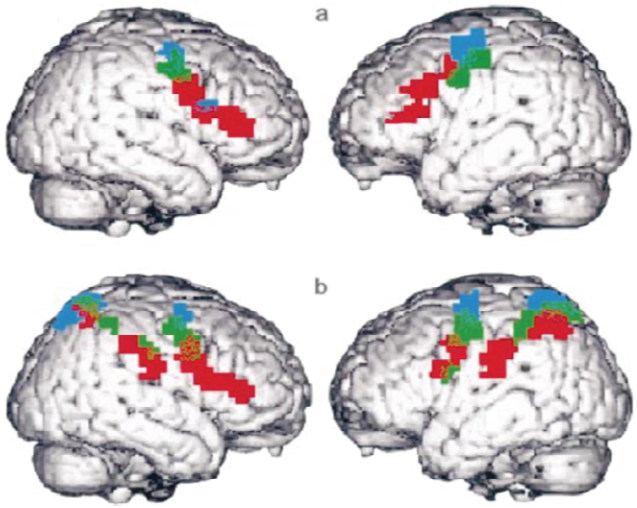


Figure 2.3 : Organisation somatotopique des cortex prémoteur et pariétal pendant l'observation d'actions.

(A) Observation d'actions non-transitives. (B) Observation d'actions transitives. Rouge: activation pendant l'observation d'actions de la bouche. Vert: activation pendant l'observation d'actions de la main. Bleu: activation pendant l'observation d'actions du pied.

Tiré de Buccino et al. (2001)

Cependant, ces études n'observaient qu'indirectement l'existence de neurones miroirs sans pouvoir enregistrer directement l'activité neuronale. C'est l'équipe de Roy Mukamel (2010) qui a pu, la première, identifier de façon directe des neurones miroirs, grâce à des enregistrements unitaires de neurones chez des patients épileptiques. Ces études, menées chez des patients volontaires souffrant d'épilepsie pharmaco-résistante, ont cherché des neurones miroirs dans les aires accessibles chez les patients : les chercheurs ont enregistré un grand nombre de neurones miroirs dans la SMA et le cortex cingulaire antérieur (ACC) mais également dans l'amygdale et l'hippocampe, alors qu'ils demandaient aux patients d'observer ou exécuter des expressions faciales ou des mouvements de préhension. Bien que ne faisant pas initialement partie du SNM traditionnellement décrit, les chercheurs ont réussi à mettre en évidence un certain nombre de neurones répondant à l'exécution et à l'observation d'actions dans la SMA et le lobe temporal médian (où est situé l'hippocampe). De plus, certains de ces neurones présentaient une excitation lors de l'exécution mais une inhibition significative lors de l'observation. Ces derniers neurones pourraient représenter la base neuronale permettant d'inhiber la réponse induite par l'activation de neurones miroirs. L'existence de neurones miroirs, hors des aires traditionnellement décrites, montre que contrairement au singe, il semble généralise l'existence du SNM chez l'homme en dehors du système moteur. De nombreux réseaux neuronaux possèderaient des propriétés « miroir » et sous-tendraient différentes fonctions selon les régions où ils sont localisés afin d'intégrer de façon flexible les aspects perceptuels et moteurs des actions (Mukamel et al., 2010).

3.4. Propriétés des Neurones miroirs

Cette dernière étude a apporté un témoignage direct de l'existence de neurones miroirs chez l'homme. Etant donné la ressemblance des systèmes moteurs de l'homme et du singe, certaines études ont cherché à comprendre les propriétés des neurones miroirs à la fois chez le singe et chez l'homme. Par exemple, afin d'évaluer l'importance du but de l'action pour l'activation des neurones miroirs, Umiltà et collaborateurs (2008) ont habitué des singes à observer des actions de préhension avec deux types de pinces : des pinces « normales » qui nécessitaient une pression pour se fermer et des pinces « inversées » qui nécessitaient un relâchement pour se fermer. Après une période d'apprentissage, les enregistrements de neurones miroirs de F5 montrent que les neurones déchargeaient de la même manière avec les deux types de pince, alors que le geste à effectuer était différent mais avait le même but (Rochat et al., 2010; Umiltà et al., 2008). Ainsi il semble que les neurones miroirs de l'aire F5 permettent de généraliser une action plutôt selon le but de l'action que selon la manière d'y parvenir. *Cependant il faut noter que cette étude n'indique pas que tous les neurones miroirs se comportent de cette manière, mais seulement une certaine classe.* De la même façon, l'équipe de Cattaneo (2007) a reproduit cette étude chez l'homme grâce à l'enregistrement de potentiels évoqués moteurs (MEP). Cette étude par électromyographie (EMG), comme la précédente, a montré que si l'exécution ou la simulation d'action entrainait une activité motrice spécifique de l'action à exécuter sur le muscle adapté (fléchisseur ou extenseur), l'observation d'action semble au contraire activer de façon non spécifique l'activité musculaire en prenant en compte non plus la commande motrice mais le but de l'action (Cattaneo et al., 2007).

Ainsi les neurones miroirs chez l'homme et le singe semblent posséder des propriétés communes, et les études d'enregistrements unitaires chez le singe permettraient de mieux comprendre le SNM chez l'homme, pour lequel l'enregistrement direct reste très limité. Cependant, d'autres études ont également mis en évidence des différences entre les SNM de l'homme et du singe. En effet, si chez le singe aucun neurone miroir répondant aux actions non-dirigées vers un but n'a été mis en évidence, plusieurs études ont fait état d'une activation « miroir » lors de l'observation d'actions non transitives chez l'homme (Fadiga et al., 1995; Maeda et al., 2002). De plus, le SNM chez l'homme semble être dédié à un plus grand nombre d'actions que chez le singe et répond même à l'observation d'agents non-biologiques (Gazzola et al., 2007). Ces résultats peuvent éventuellement s'expliquer par une plus forte familiarité avec de telles actions. Par exemple, les mouvements intransitifs sont plus utilisés chez l'homme lors d'interactions sociales (*i.e.* tendre la main pour dire bonjour, paroles…) et l'observation d'agents non humains est également fréquente dès l'enfance (*e.g.* dessins animés) et facilement comprise. Cette hypothèse semble confirmée par des études qui ont montré que les neurones miroirs étaient modulés par l'expertise ou la capacité motrice (Buccino et al., 2004a; Calvo-Merino et al., 2005).

Par exemple, Calvo-Merino et collaborateurs (2005) ont mis en évidence une spécialisation du SNM liée à l'expérience motrice. Ils ont présenté des vidéos de mouvements dansés à des danseurs de ballet ou de capoeira, et ont observé leur activité motrice liée à l'observation de vidéos de danse capoeira ou de danse classique. L'activité induite par l'observation de vidéo correspondant à la spécialité des danseurs était plus importante que l'observation de l'autre danse, cela chez les deux types de danseurs (Calvo-Merino et al., 2005). Cet effet n'était pas lié à l'habituation visuelle mais seulement à l'expertise motrice de ces mouvements (Calvo-Merino et al., 2006). Ces études montrent donc que l'expérience motrice permet une représentation plus fine du mouvement si ce mouvement fait partie de notre répertoire moteur. Dans une étude IRMf de

Buccino et collaborateurs (2004a), des participants devaient observer différents mouvements effectués soit par un humain, soit par un singe ou un chien. Si l'activation du système moteur lors de l'observation d'une action de mordre était similaire pour les 3 types d'acteurs, l'observation d'un chien en train d'aboyer n'entrainait pas d'activité du système moteur mais seulement une activation du cortex occipital. Cette étude montre que l'observation d'une action existant dans le répertoire moteur sera codée en partie au travers du SNM alors que des actions non présentes le seront seulement via les aires visuelles (Buccino et al., 2004a). Afin de comprendre cette spécialisation liée à l'expérience, Keysers et Gazzola ont proposé que cet effet puisse être lié à un apprentissage Hebbien, c'est-à-dire le renforcement des connexions entre deux neurones qui sont activés en même temps (Keysers and Gazzola, 2006).

3.5. Rôle fonctionnel des neurones miroirs

Le système des neurones miroirs ne parait pas uniquement présent dans le système moteur, mais comme cela est rapporté dans l'étude de Mukamel et al. (2010), des neurones miroirs semblent également exister dans des aires impliquées dans la reconnaissance d'émotions (Gallese et al., 2004) et également, chez des oiseaux, dans des aires attribuées à la production du chant (Keller and Hahnloser, 2009). Ainsi, le SNM pourrait posséder de nombreuses fonctions, selon leur localisation. Par exemple chez les oiseaux, il pourrait faciliter la reconnaissance de chants de l'espèce. Chez l'homme, il semble également impliqué dans le langage (voir II.3.5.e). En ce qui concerne le système moteur et les neurones miroirs fronto-pariétaux, de nombreuses hypothèses ont été proposées concernant leur rôle dans l'imitation et également dans la compréhension des actions, de leurs buts ou de leurs intentions sous-jacentes.

a. Le rôle des neurones miroirs dans la résonnance « interne »

Pour commencer, la découverte de circuits communs entre l'exécution et l'observation d'actions a conduit les chercheurs à postuler que la « résonnance » du système moteur lors de l'observation d'actions permettrait de traduire l'expérience visuelle en une connaissance interne de l'action (Jeannerod, 2001; Rizzolatti and Craighero, 2004). Ainsi, cette résonnance motrice pourrait créer un « appariement direct » entre l'observation et l'exécution, c'est-à-dire la formation d'une image identique lors de l'observation et de l'action. Jeannerod postule par exemple que les neurones miroirs représentent implicitement les actions et que la « simulation » interne des activités motrices, à la fois lors de l'exécution de l'action mais également lors de son observation ou son imagination, formerait une image motrice impliquant les aires nécessaires à l'exécution des actions. Cette simulation permettrait de représenter une action dans un format « moteur » et faciliterait son apprentissage mais également son imitation et sa compréhension (Jeannerod, 2001).

b. Le rôle des neurones miroirs dans l'imitation

Instinctivement, étant donné les propriétés « miroir » des neurones miroirs, ils devraient jouer un rôle dans l'imitation. Les observations de Meltzoff et Moore (1977, 1983)concernant l'imitation des mouvements de protrusion de la langue chez des nouveaux nés de quelques heures laissent penser que les neurones miroirs sont fonctionnels dès la naissance. Par ailleurs, Iacoboni et collaborateurs (1999) ont émis l'hypothèse que, s'il existe un « appariement direct » entre l'observation, l'exécution et l'imitation d'une action, on devrait observer une activation plus forte du système moteur lors de l'imitation d'un mouvement par rapport à l'exécution spontanée du même mouvement. Ils ont observé, conformément à leur hypothèse, une activation plus forte dans le gyrus frontal inférieur et les aires pariétales comprenant des neurones miroirs lors de l'imitation comparée à l'activation lors d'une exécution volontaire. Cette étude semble de ce fait

confirmer l'implication du SNM lors de l'imitation d'une action de la même façon que lors de l'observation d'action, sans toutefois être identique, étant donné que l'imitation entraine des réafférences sensorimotrices liées au mouvement effectué (Iacoboni et al., 1999). Par ailleurs, la perturbation du gyrus frontal inférieur par stimulation magnétique transcranienne répétée (rTMS) entraine un déficit de l'imitation de l'action seulement, sans perturber l'exécution de mouvements sans imitation (Heiser et al., 2003). Ainsi, il semblerait bien que les neurones miroirs jouent un rôle dans les processus d'imitation.

Cependant, l'imitation d'action est un terme qui inclut deux types de comportements distincts : le *« mimétisme »*, une contagion motrice qui consiste à répliquer le mouvement sans forcément le comprendre et « *l'imitation véritable »* qui nécessite de comprendre l'intention d'autrui afin de reproduire avec la même intention le mouvement (Jeannerod, 2006; Sinigaglia and Rizzolatti, 2011). Les études précédentes ne prenaient pas forcément en compte ce deuxième type d'imitation, les actions imitées n'ayant pas de but réel. Afin de vérifier l'implication des neurones miroirs dans des fonctions plus cognitives, des chercheurs se sont intéressés à l'apprentissage par imitation qui nécessite d'apprendre une séquence motrice pour accomplir un but. Buccino et collègues (2004b) ont demandé à des participants d'apprendre des accords de guitare suite à l'observation d'un guitariste expert. Dans cette étude, les participants étaient placés dans un IRM et devaient observer des accords de guitare puis les reproduire ou effectuer d'autres actions (accords libre, actions non reliées). Dans toutes les conditions, l'observation de l'action entrainait l'activation du SNM classiquement décrit, mais seule la condition d'observation dans le but d'imiter entrainait une plus forte activité dans ces aires, ainsi que dans d'autres aires pariétales et frontales. Cette activation semblait de ce fait demander un recrutement plus fort des aires motrices pour activer les représentations correctes du mouvement afin de le reproduire (Buccino et al., 2004b). Cependant il ne semblerait pas que l'imitation soit la fonction première des neurones miroirs. En effet, ils ont été retrouvés chez des singes qui ne possèderaient pas, selon l'état actuel de nos connaissances, la capacité d'imiter ; l'imitation ayant seulement été observée chez les humains et des grands singes.

c. Le rôle des neurones miroirs dans la compréhension du but de l'action

Une autre hypothèse concernant le rôle des neurones miroirs a été privilégiée par l'équipe du professeur Rizzolatti, et postule que les neurones miroirs pourraient être impliqués dans la compréhension de l'action (Kohler et al., 2002; Rizzolatti and Craighero, 2004; Rizzolatti et al., 2001). En effet si l'observation d'une action résonne dans notre système moteur de la même façon que lorsque l'on agit, on peut penser que cette représentation permet, en plus de sa reconnaissance, la compréhension du but de l'action. Cette hypothèse semble en accord avec des observations chez des patients apraxiques ayant des lésions pariétales qui présentent des troubles de reconnaissance et de compréhension d'action en même temps que des troubles pour former des actions complexes (Sirigu et al., 1995).

Par ailleurs, plusieurs études chez le singe se sont concentrées sur l'activation des neurones miroirs en absence d'information visuelle. Par exemple l'activité des neurones miroirs a été étudiée lors de l'observation d'une action de préhension en présence ou absence d'un objet alors que la fin du mouvement était masquée par un panneau. Les chercheurs ont mis en évidence que malgré l'absence de vision du mouvement complet, si le singe savait que l'objet était présent les neurones miroirs déchargeaient, alors qu'ils restaient inactifs si l'action était mimée (Umiltà et al., 2001). De la même façon, Kohler et al. (2002) ont découvert des neurones miroirs audio-visuels qui déchargeaient lors de l'écoute du bruit d'une action (sans avoir la vision de l'action).

Ces études montrent bien que les neurones miroirs sont activés, malgré l'absence de vision de l'interaction main-objet, qui pourtant pourrait sembler essentielle à l'activation des neurones miroirs. Ces résultats montrent ainsi que l'activité des neurones miroirs est modifiée selon si le singe possède la connaissance de l'action et cela pourrait participer à la compréhension de l'action motrice.

Cette représentation ne serait pas forcément effectuée au travers d'une simulation consciente mais automatique. En effet, la spécialisation de l'activité des neurones miroirs, observée par exemple chez des danseurs (Calvo-Merino et al., 2005), montre que plus une action fait partie de notre répertoire moteur, plus elle sera codée finement dans notre système moteur, et ainsi, pourra induire une compréhension précise immédiate de l'action, sans forcément faire appel à une méta-représentation des buts de l'agent.

d. Le rôle des neurones miroirs dans la compréhension de l'intention ou dans la prédiction de l'action

Au-delà de la « simple » compréhension de l'action, d'autres chercheurs ont proposé que les neurones miroirs, en opérant une simulation automatique de l'action, permettraient de déduire l'intention derrière l'action (Gallese and Goldman, 1998). Par exemple, dans une étude de 2005, Fogassi et collaborateurs (2005) ont enregistré l'activité de plusieurs neurones miroirs dans le lobe pariétal inférieur lors de l'observation et de l'exécution d'actions de préhension d'objets ou de nourriture, soit dans le but de manger, soit dans le but de placer l'objet. Ils ont montré que certains neurones étaient activés différemment lors de la préhension d'un objet si le but était de le manger ou de le placer. Ils ont appelé ces neurones « *grasp-to-eat* » ou « *grasp-to-place* », qui pouvaient être spécifiques du type d'objet attrapé (nourriture) ou du type de contexte (placer ou manger) (Fogassi et al., 2005). Ces résultats ont été en partie reproduits chez l'homme grâce à une étude en EMG où des enfants réalisaient la même tâche. L'enregistrement des muscles de l'ouverture de la bouche a permis de mesurer une activation à la fois lors de l'observation et de l'exécution de l'action d'attraper de la nourriture pour manger, dès le début de l'action de préhension (Cattaneo et al., 2007). Ces observations ont également été rapportées dans une étude en IRMf dans laquelle Iacoboni et al (2005) ont montré que la présentation d'une vidéo de mouvement identique entrainait une activation différente si l'action était effectuée sans contexte (attraper une tasse sans aucun fond contextuel) ou si l'action était effectuée en contexte (attraper une tasse autour d'une scène de goûter). Ils ont observé que l'action en contexte entrainait une plus forte activation dans le gyrus frontal inferieur droit (voir Figure 2.4).

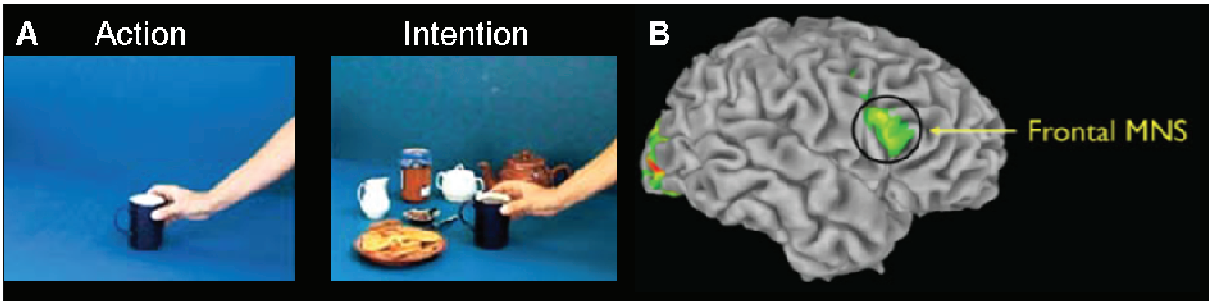


Figure 2.4 : Modulation de l'activité du SNM en fonction du contexte. (A) Conditions expérimentales : Action observée hors contexte (Action) et avec contexte (Intention). (B) Augmentation de l'activité cérébrale lors de la condition Intention moins la condition Action (Intention – Action).
Adapté de Iacoboni et al. (2005)

Afin d'expliquer de tels résultats, ces chercheurs ont supposé qu'il existerait une chaine d'organisation motrice permettant de coder une représentation anticipatrice de l'action plutôt localisée dans les aires frontales du SNM. Cette hypothèse serait confirmée par l'existence des neurones « logiquement reliés », ces neurones qui pourraient permettre de représenter l'action ultérieure la plus probable (di Pellegrino et al., 1992), et ainsi formeraient les corrélats neuronaux de cette chaine d'organisation motrice. Cependant, ces études n'affirment pas que les neurones miroirs soient impliqués dans tous les cas de compréhension d'intention mais resteraient strictement liés aux intentions motrices d'autrui. En effet, partager les intentions d'un agent reste différent d'attribuer une intention à un autre. Par exemple, si les neurones miroirs sont impliqués dans la compréhension de l'action motrice et l'intention de l'action (*e.g.* attraper un objet pour boire), ils n'infèrent pas forcément l'intention de l'agent (*e.g.* j'ai soif donc je vais boire) qui nécessiteraient des processus déductifs supplémentaires (*e.g.* théorie de l'esprit) (Sinigaglia and Rizzolatti, 2011).

e. Le rôle des neurones miroirs dans la communication gestuelle

Il a également été proposé que les neurones miroirs auraient un rôle dans la communication gestuelle et le langage. La propriété des neurones miroirs de généraliser et de transformer les actions en un « vocabulaire d'action » permettrait en effet la mise en place des concepts moteur (tel que le concept «d'attraper ») (Jacob, 2013). En effet, si un lien direct se crée entre l'émetteur d'un message et son destinataire, les actions de l'émetteur deviennent des messages qui sont compris sans médiation cognitive (Rizzolatti and Arbib, 1998).

Par ailleurs, plusieurs observations ont entrainé l'hypothèse que les neurones miroirs auraient pu être en partie à l'origine du langage, en accord avec les théories gestuelles de l'évolution du langage (Corballis, 2002). Tout d'abord, les neurones miroirs ont été localisés chez le singe dans F5 et cette aire est homologue de l'aire de Broca chez l'homme. De plus, des enregistrements unitaires de neurones dans une partie plus ventrale de l'aire F5 chez le singe ont permis de mettre en évidence des neurones miroirs de la bouche, correspondant à des activités d'ingestion mais également, parfois, à des actions communicatives (Ferrari et al., 2003). Finalement, des liens étroits entre langage et action ont été mis en évidence, permettant de montrer l'implication du système moteur dans le traitement des mots d'actions (Aravena et al., 2012; Boulenger et al., 2008; Fargier et al., 2012b, 2012a; Gentilucci et al., 2000). Ces résultats sont en faveur d'un lien étroit entre système moteur et langage.

3.6. Débats actuels

On l'a vu, des études ont montré que les neurones miroirs permettaient non seulement de représenter le but de l'action par une représentation directe de l'action dans son propre système moteur, mais qu'ils seraient également impliqués dans l'intention ou même la prédiction d'une action à suivre, au travers des neurones « logiquement reliés» et des chaines de neurones miroirs. Cependant, l'attribution de toutes ces fonctions aux neurones miroirs reste largement débattue.

Des philosophes remettent ainsi en cause le rôle des neurones miroirs dans la compréhension de l'action du fait de l'incompatibilité qu'un système puisse à la fois « résonner » les actions exactes dans le système moteur afin de les comprendre, et à la fois généraliser et prédire une action future à suivre (Csibra, 2008; Jacob, 2013). Csibra émet de ce fait l'hypothèse que la compréhension de l'action pourrait se faire au niveau du STS et des aires visuelles, permettant de décoder précisément un grand nombre d'actions (Csibra, 2008).

A l'opposé, Rizzolatti et Sinigaglia (2010; 2011) soutiennent pour leur part que, d'après la diversité des neurones miroirs découverte chez le singe, ils seraient bien impliqués dans la reconnaissance des actions, car le STS ne possède pas de propriétés motrices et ne permet pas une généralisation du mouvement de différents effecteurs (*e.g.* attraper avec la main ou la bouche), et de ce fait ne pourrait pas interpréter le but de l'action. D'après eux, seuls les neurones miroirs, qui possèdent une nature motrice peuvent généraliser des actions différentes mais ayant le même but. Cette hypothèse semble confirmée par une étude en TMS de Cattaneo et al. (2010). Dans cette étude, les chercheurs ont effectué des stimulations du STS, du cortex prémoteur et du lobe pariétal inférieur (IPL) lors de la présentation de vidéos d'une action similaire ou différente, effectuée par le même effecteur ou par un effecteur différent (main ou pied). Une image-test était ensuite présentée aux participants qui devaient répondre le plus vite possible quand l'image avait le même but que l'action observée dans le film. Les résultats de cette étude montrent que la stimulation du STS gauche entraine une facilitation de la réponse seulement si les mouvements observés sont effectués par le même effecteur, montrant ainsi une spécialisation seulement liée au membre utilisé, alors que la stimulation du cortex prémoteur ventral et de l'IPL gauche entraine une facilitation indépendamment de l'effecteur (Cattaneo et al., 2010). Cette étude confirmerait bien que le STS seul ne peut pas généraliser des actions de différents effecteurs.

Toutefois, il semble que chacune de ces hypothèses considère les neurones miroirs comme un système unifié, alors que les données électrophysiologiques initiales (di Pellegrino et al., 1992) font état de différents types de neurones miroirs aux fonctions variées (neurones strictement congruents, neurones congruents au sens large et logiquement reliés). De plus, leur flexibilité mise en évidence dans plusieurs études (Casile and Giese, 2006; Catmur et al., 2007; Ferrari et al., 2005) et leur présence dans de nombreuses régions cérébrales laissent penser qu'ils pourraient participer à un grand nombre de fonctions sans en être forcément les seuls responsables. En effet, si les neurones congruents au sens large semblent plutôt liés à la généralisation du but de l'action et à la compréhension du but « moteur » de l'action, les neurones logiquement reliés permettraient de prédire l'action la plus probable à venir, grâce à un apprentissage de type Hebbien, modulable au fil des expériences (Casile et al., 2011).

4. Conclusion

Dans ce chapitre, on a pu voir que le système moteur et le système perceptif partagent des circuits communs afin de transformer des informations visuelles d'un mouvement en représentation motrice. Ce lien est d'autant plus étroit du fait de la découverte des neurones miroirs, qui forment un lien direct entre action et perception. Etant donné que nos actions sont très souvent effectuées en relation avec autrui et possèdent un but social, on peut se demander quelle est l'implication du système moteur et du SNM dans les interactions sociales. Tout d'abord, si le système moteur s'active à la fois lors de l'observation et l'exécution d'actions, quelle implication a-t-il lors des actions conjointes dans lesquelles des actions sont effectuées en parallèle ? De plus, si le SNM participe à la compréhension des mouvements d'autrui, a-t-il également un rôle lors des interactions sociales au cours desquelles comprendre les actions d'autrui est essentiel pour des interactions réussies ? Je présenterai des études qui ont traité de ces problématiques dans le chapitre suivant.

Chapitre III

Système des neurones miroirs et Interactions sociales

« Il n'y a pas de miroir objectif
pas plus que d'Objectivité
c'est dans la glace des autres
que parfois on se reconnaît »
Jacques Prévert – Portraits de Betty

La découverte des neurones miroirs dans les années 90 a favorisé l'émergence d'un véritable champ de recherche. On a vu dans le chapitre précédent que de nombreuses études se sont intéressées à comprendre les propriétés et le rôle des neurones miroirs et ont montré que le SNM pourrait être impliqué dans la compréhension des actions. De ce fait, certaines études se sont également attachées à saisir les implications de l'existence d'un SNM lors des interactions sociales. Par exemple, quelles pouvaient être les conséquences du recouvrement des activités entre observation et exécution, lors de l'observation et l'exécution d'actions en parallèle ? En effet, dans des situations d'action conjointe, de nombreuses actions sont effectuées simultanément par deux participants, et si le système moteur s'active à la fois pour l'exécution de ses propres actions et pour l'observation des actions d'autrui, cela pourrait représenter un coût pour le système moteur. Par ailleurs, certains chercheurs se sont également concentrés sur le rôle du système moteur dans les interactions sociales. Dans ce chapitre, je présenterai des arguments en faveur de l'implication du système moteur lors des interactions sociales en présentant, tout d'abord, les liens étroits entre action et interactions sociales.

1. Boucle Action-Perception

Il est difficile d'envisager les interactions sociales hors du cadre moteur. En effet, la très grande majorité de nos interactions avec l'environnement est effectuée au travers d'actions motrices, que ce soit pour interagir avec l'environnement (déplacements) ou avec autrui (gestes, paroles). C'est sur cette constatation que Hari et Kujala ont proposé une boucle « d'action-perception » qui serait une base essentielle pour étudier les interactions sociales dans leur ensemble (Hari and Kujala, 2009). La figure 3.1 décrit la boucle d'action-perception bidirectionnelle qui se met en place pendant l'échange d'une poignée de main. Chaque personne, par ses actions et ses intentions, influence et façonne son environnement, et celui-ci (y compris les autres individus) modifie en retour les représentations du monde extérieur dans le cerveau de l'acteur initial. Dans ce cadre, la sortie motrice d'un individu représente en partie l'entrée sensorielle de celui avec lequel il interagit formant ainsi une boucle bidirectionnelle entre les aires sensorielles et motrices des individus. De ce fait, la mise en place progressive de ces boucles action-perception est en constante évolution au cours des échanges et permettrait l'encodage des relations sociales (Hari and Kujala, 2009; Shmuelof and Zohary, 2007).

On peut cependant s'interroger sur les bases neuronales qui constituent ces boucles d'action-perception entre des individus. Les neurones miroirs et le système perceptivo-moteur pourraient constituer un mécanisme essentiel au fonctionnement de cette boucle, en permettant d'associer les représentations motrices et perceptuelles ; ils pourraient ainsi avoir un rôle dans l'établissement de représentations des actions sociales qui se forment au cours des interactions avec autrui.

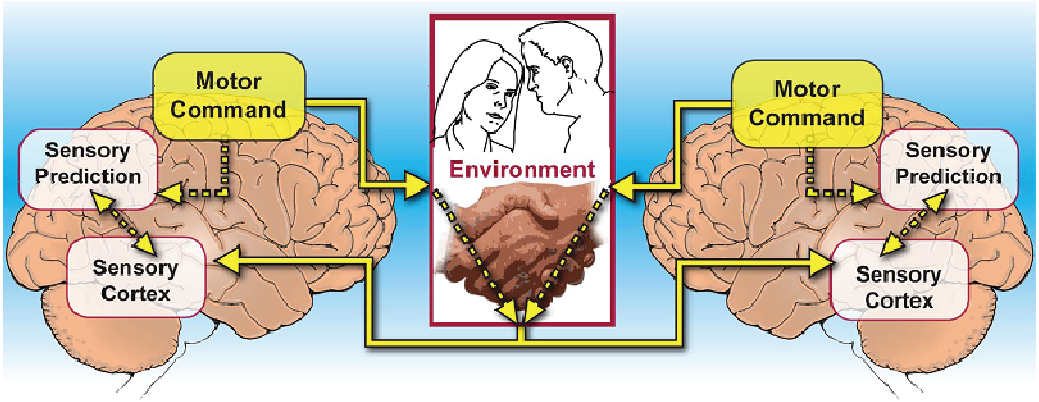


Figure 3.1 : Boucle d'Action-Perception interindividuelle. Représentation schématique de la boucle d'action-perception qui se développe entre deux individus qui se serrent la main lors d'une interaction et qui passe par l'environnement. *Tiré de Hari et Kujala, 2009*

2. Interférence et Facilitation

Tout d'abord, on peut s'interroger sur la conséquence des liens fonctionnels entre action et perception. En effet, si les mêmes structures motrices sont activées à la fois lors de l'observation et l'exécution d'actions, on peut s'attendre à un impact sur les traitements perceptifs ou moteurs. De nombreuses études ont testé cette hypothèse et font état de différents effets, soit facilitateurs, soit perturbateurs, à la fois sur l'exécution et la reconnaissance d'actions (Brass et al., 2001a, 2000; Casile and Giese, 2006; Christensen et al., 2011; Dijkerman and Smit, 2007; Kilner et al., 2003; Ramsey et al., 2010; Schütz-Bosbach and Prinz, 2007; Stanley et al., 2007).

La première étude qui a été effectuée sur ce sujet, à notre connaissance, est celle de Brass et collègues (2000). Dans cette étude, les expérimentateurs ont demandé à des participants d'observer des photos qui représentaient une main avec un doigt levé (index ou majeur). Lors de la présentation des images, les participants devaient effectuer des mouvements similaires, soit de l'index, soit du majeur. Ainsi, ils pouvaient effectuer des mouvements congruents (mouvements avec le même effecteur) ou non-congruents (effecteurs différents) par rapport à ceux observés. Les auteurs ont mesuré le temps de réaction des participants et ont observé à la fois une interférence de l'initiation du mouvement dans la condition non-congruente (*i.e.* temps de réaction plus long) et une facilitation du mouvement dans la condition congruente (*i.e.* temps de réaction plus court) par rapport à une condition contrôle sans mouvement observé.

Brass et collaborateurs interprètent cet effet dans le cadre de la théorie idéomotrice. Cette théorie suppose qu'une action est représentée au travers de ses effets perceptifs (James, 1890; Shin et al., 2010). Du point de vue de cette théorie, la facilité avec laquelle un stimulus peut être transformé en une réponse motrice dépend de la similarité entre l'évènement observé et l'action exécutée (Greenwald, 1970). Ainsi, ils concluent qu'il existe une influence automatique de l'observation d'action sur l'exécution d'une réponse fortement compatible d'un point de vue idéomoteur, les corrélats neuronaux de cet effet étant probablement les neurones miroirs.

Par la suite, une autre étude a été réalisée par Kilner et collaborateurs (2003) concernant l'observation de mouvements réels. Les auteurs ont demandé à des volontaires de réaliser des mouvements (mouvements de va-et-vient du bras verticaux ou horizontaux) pendant qu'ils observaient un robot ou un autre volontaire faisant des mouvements du bras dans la même direction (congruent) ont dans des directions différentes (non congruent) (Figure 3.2).

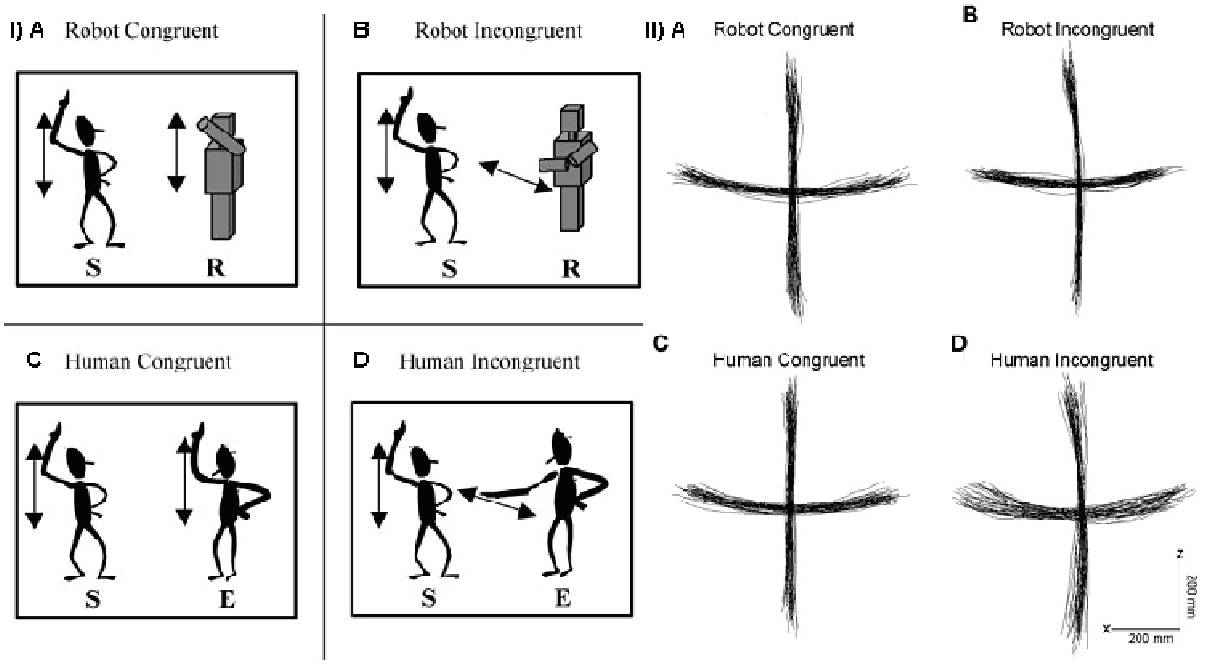


Figure 3.2 : Interférence motrice lors de l'observation et l'exécution simultanées d'actions.
Protocole (I) et résultats (II) de l'étude de Kilner et al. 2003 montrant une plus forte variabilité du mouvement lors de l'observation de mouvements non-congruents effectués par un humain (D) par rapport à l'observation de mouvements congruents effectués par un humain (C), par un robot (A) ou de l'observation de mouvements non-congruents effectués par un robot (B). *Adapté de Kilner et al., 2003*

Les auteurs ont mesuré la variance du mouvement dans les quatre conditions. Les résultats, présentés figure 3.2, montrent que l'observation des mouvements non congruents d'autrui provoque une interférence significative sur les mouvements exécutés, traduite par une plus grande variabilité. Cependant, l'observation de mouvements non congruents effectués par un bras robotisé n'entraine pas d'interférence. Ces résultats suggèrent que l'activation simultanée des réseaux neuronaux qui traitent à la fois l'observation et l'exécution des mouvements peut perturber le fonctionnement de l'un ou l'autre de ces réseaux, résultant en un « système de résonnance motrice » (Blakemore and Frith, 2005). Par la suite, ces résultats ont été reproduits (Hardwick and Edwards, 2012; Richardson et al., 2009) et adaptés par plusieurs équipes pour montrer que de tels effets pouvaient être manipulés en fonction des croyances sur l'agent (Stanley et al., 2007), mais pouvaient être également mesurés lors de l'observation de mouvements robotiques (Kupferberg et al., 2012; Press et al., 2006), et finalement que des actions dirigées vers un but influençaient d'avantage l'exécution motrice que des mouvements sans but (Bouquet et al., 2011).

L'effet inverse, une « résonnance perceptive » (Schütz-Bosbach and Prinz, 2007), traduisant l'impact de l'exécution d'une action sur la perception du mouvement, a également été mise en évidence dans d'autres études (Barchiesi et al., 2012; Casile and Giese, 2006; Cattaneo et al., 2011). Ces études ont montré que la préparation motrice, l'exécution d'un mouvement et l'apprentissage moteur sans feedback visuel pouvaient moduler les performances perceptives telles que la discrimination de mouvements. Par exemple, Hamilton et al. (2004) ont montré que le fait de porter des objets lourds ou légers pouvait perturber l'évaluation du poids d'une boite portée par une autre personne. A l'inverse, l'apprentissage d'un nouveau programme moteur effectué sans feedback visuel améliorait spécifiquement l'identification de vidéos représentant le mouvement appris (Casile and Giese, 2006). Une étude en TMS a permis de confirmer l'implication du cortex prémoteur dans cette modulation des performances perceptives, et ainsi

supposer la participation des neurones miroirs dans cette résonnance perceptive (Cattaneo et al., 2011). Ainsi, ces études confirment bien que l'observation d'autrui, même non pertinente pour la réalisation de son propre mouvement, active des systèmes communs entre l'action et l'observation.

Cependant, si les neurones miroirs semblent bien impliqués dans ces "contagions" motrices et perceptives, la dynamique de ces effets et les mécanismes neuronaux précis qui sous-tendent cette modulation restent mal connus. Tout d'abord, Christensen et al. (2011) ont montré que le délai entre l'observation et l'exécution pouvait constituer un facteur essentiel pour la résonnance perceptuelle. Dans cette étude, des participants devaient reconnaitre un point lumineux contrôlé par leur propre mouvement dans un masque visuel pendant l'exécution de mouvement de la main. Leurs résultats montrent que l'identification du mouvement est améliorée quand le point lumineux est congruent en direction et synchrone au mouvement effectué, alors qu'elle est perturbée si le point lumineux est non-congruent ou non-synchronisé à l'action réalisée (Christensen et al., 2011). Ces résultats constituent une première étape pour comprendre les différences comportementales observées (i.e. facilitation ou interférence) entre les différentes études mentionnées ci-dessus. Ainsi, il semblerait que le délai entre l'activation motrice liée à l'observation et celle liée à l'exécution puisse avoir un rôle dans la mise en place d'une résonnance motrice et perceptuelle.

Il n'y a que peu de travaux qui ont étudié l'activité neuronale lors de ce type de tâche, dans le but d'essayer de comprendre les mécanismes sous-jacents à ces résonnances. Brass et collègues (2001b), dans une étude IRMf, ont montré que lors des essais non congruents, les cortex pariétal et préfrontal étaient plus activés que lors d'essais congruents. Ces résultats ont été en partie confirmés par l'étude de Stanley et Miall qui montre également une augmentation de l'activité dans le lobe pariétal supérieur et le cortex prémoteur dorsal dans les conditions non congruentes. Les auteurs ont de ce fait émis l'hypothèse qu'un mécanisme d'inhibition pourrait empêcher l'imitation automatique, entrainant les effets d'interférence observés (Brass et al., 2001b; Stanley and Miall, 2007). Ces différentes études n'ont pas pu examiner la dynamique temporelle de ces effets, étant donné la faible résolution temporelle de l'IRMf. Cependant, on sait qu'au cours des interactions avec d'autres individus, on a tendance à imiter de façon automatique les postures/mimiques d'autrui (Chartrand and Bargh, 1999). On peut donc se poser les questions suivantes : si un mécanisme permet d'inhiber l'imitation automatique des actions d'autrui, pourquoi imite-t-on les actions de l'autre lors d'interactions sociales ? Est-il possible qu'il existe également un autre mécanisme qui puisse également faciliter l'imitation ? La coordination temporelle entre l'action et l'observation pourrait-elle sous-tendre un tel mécanisme ?

3. Coordination interpersonnelle

Certaines études ont cherché à mieux comprendre comment les processus de coordination se mettaient en place et quel pouvait être leur rôle dans l'action conjointe. En effet, lors d'actions séquentielles individuelles, il est possible de coordonner les actions grâce aux modèles prédictifs qui permettent d'anticiper les conséquences des commandes motrices (Jeannerod, 1997; Wolpert et al., 1995). Cependant, lors d'actions conjointes, cette coordination ne peut se mettre en place qu'au travers d'indices indirects. Par exemple, pour chanter en chœur ou pour jouer à la « course à trois jambes », il faut réussir à se coordonner de façon parfaitement synchrone. Novembre et al.

(2013) ont effectué une expérience en TMS double choc[2] dans le but d'essayer de comprendre quels mécanismes pouvaient sous-tendre cette coordination. Ils ont demandé à des pianistes de jouer la mélodie (partie main droite) d'un morceau tout en se synchronisant avec la ligne de basse (partie main gauche) qui était enregistrée et pouvait varier de tempo. Une partie des participants connaissait la partie de basse (main gauche) alors que l'autre partie des participants n'avaient joué que la mélodie. Les auteurs ont montré que la stimulation du cortex moteur primaire droit, effectuée au moment du changement de tempo, perturbait la coordination temporelle des pianistes qui étaient entrainés sur les deux parties du morceau (main gauche et main droite), mais pas les pianistes qui n'avaient joué que la partie main droite. Ainsi, leurs résultats semblent montrer qu'interférer avec la simulation des actions de l'autre (partie main gauche correspondant donc à l'activité de l'hémisphère droit), perturberait la coordination temporelle. Cependant ce résultat n'est valable que si les actions sont préalablement apprises et qu'un modèle interne de l'action est disponible (Novembre et al., 2013). Cette simulation pourrait par exemple être utilisée pour connaître la difficulté et les caractéristiques de l'action de l'autre afin de réguler son action (Vesper et al., 2013).

Un autre mécanisme qui aiderait la coordination consisterait à effectuer des actions prédictives (Sacheli et al., 2013; Vesper et al., 2011). En effet, lorsque peu d'informations sont disponibles pour permettre la coordination (par exemple si aucune information visuelle ou sensorielle du partenaire n'est disponible, ou s'il ne peut pas y avoir d'échanges communicatifs), réduire la variabilité de nos actions permettrait de faciliter la coordination (Vesper et al., 2011).

4. Interactions sociales

Les études présentées dans la partie précédente montrent l'implication automatique du SNM lors de l'action et l'observation simultanée. Cependant, lors d'interactions avec autrui, les actions ne sont pas forcément effectuées en parallèle mais plutôt l'une à la suite des autres. Par exemple, Sebanz et al. (2006b) ont étudié l'influence de l'exécution d'une tâche individuelle avec une autre personne sur la planification et le contrôle du mouvement. Les participants effectuaient une tâche de "go/no-go" (adaptée de la tâche de Simon (Simon, 1969)) seuls ou en présence d'une autre personne. La tâche de Simon consiste à manipuler la compatibilité entre le stimulus et la réponse. C'est à dire, dans la version originale, des pastilles de couleur rouge ou verte étaient présentées à gauche ou à droite d'un écran. En fonction de la couleur de la pastille, les participants devaient presser un bouton à gauche ou à droite du clavier, indépendamment de la localisation de la pastille. Dans la version de Sebanz et al. (2006b), les individus ne devaient répondre qu'à une seule couleur afin que la tâche reste identique dans les conditions individuelle et sociale (l'autre couleur étant attribuée à l'autre participant dans la condition sociale et représentait le stimulus no-go). Les temps de réaction et les potentiels évoqués étaient enregistrés. Les résultats de cette étude montrent que la présence d'une autre personne affecte les temps de réaction, qui sont plus longs quand le stimulus fait référence à l'autre. Au niveau frontal, un stimulus faisant référence à l'action de l'autre sujet provoque chez le premier des phénomènes électrophysiologiques similaires à ceux évoqués par ses propres actions. De plus dans les essais où deux sujets sont présents, la "no-go P300" présente une amplitude plus grande, suggérant également qu'un mouvement a été inhibé. Cet effet confirme ainsi la tendance automatique à représenter l'action d'autrui, même si aucune action n'est effectuée et que cela n'est pas nécessaire pour la tâche (Sebanz et al., 2006b).

[2] Technique de TMS qui induit des effets d'une « lésion virtuelle » et interfère avec l'activité cérébrale.

Dans cette étude, il n'y avait pas réellement d'action conjointe étant donné que les participants agissaient de façon individuelle et n'avaient pas besoin de se représenter la tâche de l'autre pour réussir la tâche. De plus, pour effectuer des actions conjointes, il faut être capable de comprendre l'action d'autrui pour pouvoir effectuer une réponse appropriée. On peut ainsi se demander quel impact ont les interactions sociales sur l'exécution motrice et la perception.

4.1. Effet du contexte social sur l'observation

Une des premières études à avoir laissé supposer que le contexte jouait un rôle essentiel dans le traitement des mouvements observés a été effectuée par Decety et collaborateurs en 1997. Dans cette étude en IRMf, les chercheurs ont mis en évidence que l'activité cérébrale mesurée lors de l'observation d'une action était modulée par la tâche assignée aux participants : les activités cérébrales étaient différentes selon si les participants devaient seulement reconnaitre les actions ou s'ils devaient les imiter (Decety et al., 1997). De même, l'observation de gestes ayant un sens communicatif active plus fortement le SNM comparé à l'observation de gestes n'ayant pas de sens (Nakamura et al., 2004; Streltsova et al., 2010).

Suite à ces observations, d'autres études ont cherché à observer la modulation du système moteur selon le contexte social (Kilner et al., 2006; Oberman et al., 2007). Par exemple, Kilner et al. (2006) ont retrouvé une plus forte suppression du rythme mu (indiquant une plus forte réponse motrice) lors de l'observation d'actions d'un individu faisant face au participant plutôt que lui tournant le dos. De la même façon, Oberman et al. (2007) ont mesuré la suppression du rythme mu lors de l'observation de vidéos présentant des personnes jouant à la balle, soit individuellement, soit ensemble, soit vers le participant. Les auteurs ont montré que l'activité motrice liée à l'observation était modulée par le degré d'interaction : plus l'individu était impliqué dans l'interaction, plus le SNM était recruté (voir Figure 3.3). Ces études montrent bien que, même dans des situations pas ou peu interactives (la tâche consistait à observer passivement des vidéos), le système moteur est modulé par le contexte social. La cause de cette modulation reste cependant peu claire.

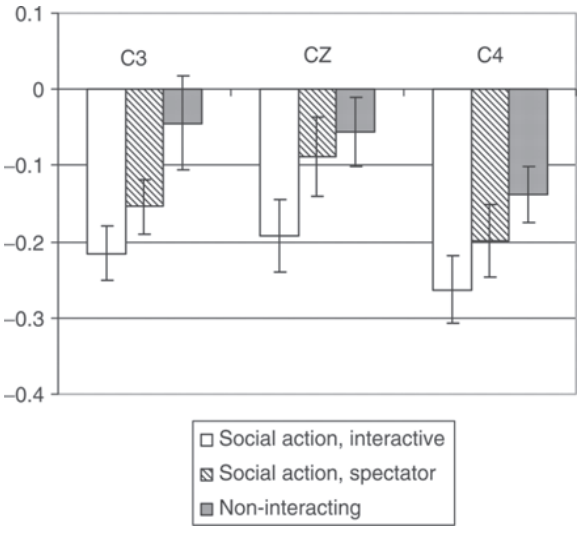


Figure 3.3 : Modulation de l'activité motrice liée à l'observation par le contexte social.

Suppression du rythme mu (8-13 Hz) lors de l'observation d'actions humaines dans trois conditions : Action Sociale, Interactive (blanc), Action sociale, Spectateur (rayures grises) et Non-Interactive (gris). Cette étude montre une plus forte suppression du rythme mu dans les conditions les plus interactives.

Tiré de Oberman et al. 2007

Utilisant un paradigme d'interactions en face à face, Kourtis et al. (2010, 2013) ont étudié l'activité anticipatoire mesurée avant l'exécution ou l'observation d'actions effectuées par un partenaire ou un individu « solitaire ». Ils ont mesuré que l'activité anticipatoire motrice, traduite par l'amplitude de la CNV et la suppression des oscillations beta, augmentait lorsque les

participants anticipaient une action effectuée par un partenaire plutôt qu'une action effectuée par un inconnu. Cet effet a également été observé chez des enfants lorsqu'ils observent une action dans laquelle ils sont engagés, mais pas lorsqu'ils observent une action conjointe à laquelle ils ne participent pas (Meyer et al., 2011). L'explication la plus probable de ce phénomène est que, lors des interactions, le système moteur est plus fortement recruté pour participer à la simulation des actions du partenaire. En effet, bien que l'activation du SNM semble automatique lors de l'observation d'actions, il semble qu'elle puisse être modulée par la pertinence de l'action observée. Par exemple, l'observation d'une personne de dos activera moins le système des neurones miroirs car il y a peu de chances que ses actions soient dirigées vers nous (Kilner et al., 2006). De même, les actions d'une personne qui n'interagit jamais avec les autres sont moins pertinentes que celles d'une personne avec qui on interagit (Kourtis et al., 2010). Ainsi il semble que le système des neurones miroirs soit impliqué dans le traitement des stimuli sociaux observés, permettant une plus forte simulation des actions d'autrui si elles sont pertinentes pour une interaction. Cependant, on peut se demander si l'exécution d'actions est également modifiée lorsque l'on interagit activement avec un individu.

4.2. Effet du contexte social sur l'exécution

Très récemment, certaines études ont également cherché à savoir si l'interaction avec un individu modifiait l'exécution motrice, au niveau comportemental et neuronal.

D'un point de vue comportemental, quelques études ont montré que le contexte social pouvait influencer l'action : il a par exemple été montré que la présence d'une personne présente entrainait une modification de la trajectoire ou de la précision d'un mouvement (Ferri et al., 2011; Sartori et al., 2009b), et qu'attribuer un sens social ou modifier l'intention d'une action de préhension changeait également la cinématique du mouvement (Lewkowicz et al., 2013; Sartori et al., 2009a). Cette modification des mouvements pourrait être liée à la fois à une « contagion automatique » des mouvements d'autrui sur notre exécution (comme observé dans ce chapitre, paragraphe III.2), mais pourrait être également liée à une volonté de se faire comprendre par un interlocuteur en rendant ses mouvements plus prédictibles (Sacheli et al., 2013; Vesper et al., 2011).

D'un point de vue neuronal, d'autres études ont montré que l'action conjointe modifiait l'activité du système moteur lors de l'exécution. Par exemple, la préparation d'actions complémentaires comparée à des actions d'imitation entraine une plus forte activité du système moteur (Newman-Norlund et al., 2007). L'action conjointe entraine également une plus forte activité au niveau du système moteur par rapport à une action conjointe avec un robot ou l'exécution de mouvements seuls (Kokal et al., 2009; Perry et al., 2011). Cependant, Kokal et collègues (2009) relativisent ces résultats en proposant que l'augmentation de l'activité serait en fait additive, incluant à la fois sa propre action et l'action du partenaire lors de l'action conjointe, et qu'elle n'illustrerait pas l'adaptation du comportement pour agir avec autrui, qui serait encodé plutôt dans d'autres aires cérébrales, telles des aires visuelles « haut-niveau », des aires pariétales postérieures ainsi que des aires motrices mais ne faisant pas partie du système des neurones miroirs.

4.3. Hypothèses sur la fonction de ces modulations

Plusieurs propositions ont été faites pour expliquer ces modulations. Kourtis et al. (2010) ont par exemple proposé que ces modulations soient liées à une simulation de l'action du partenaire, dont les actions sont plus importantes que celles d'un « solitaire ». Tsai et collaborateurs, quant à eux, ont adapté la tache de Simon (Sebanz et al., 2006b) pour comparer, non plus les actions

d'individus, mais les actions de groupes d'individus. Ils ont montré que les groupes d'individus étaient plus influencés par l'observation d'actions effectuées par un autre groupe que par les actions d'un seul individu, bien que les actions observées soient les mêmes. Ils proposent une autre hypothèse pour expliquer cet effet : il serait dû à la formation d'une représentation commune de l'action et non pas à la représentation de l'action individuelle. Finalement, Meyer et collaborateurs proposent que l'augmentation de l'activité motrice lors des interactions serait plutôt liée à un effet motivationnel (Meyer et al., 2011). Bien que les études s'accordent sur l'existence d'une modulation du système moteur lors des interactions sociales, sa fonction reste donc encore assez méconnue et débattue.

5. Rôle du sillon temporal supérieur dans les interactions sociales

Les études présentées ci-dessus semblent montrer une implication du SNM dans les interactions sociales, possiblement au travers d'une simulation des actions d'autrui dépendante du contexte. Cependant, elles ne concluent pas sur son rôle unique dans la mise en place d'interactions sociales comme observé dans l'étude de Kokal et al. (2009). En effet, il ne faut pas négliger l'apport d'autres aires cérébrales dans le traitement des interactions sociales.

Par exemple, dans une étude en IRMf, Lahnakoski et collègues (2012) ont étudié cette question en comparant l'activité cérébrale de participants lors de l'observation de vidéos représentant un grand nombre de caractéristiques sociales (visages, corps humains, interactions sociales, émotions, conversations…) et non-sociales (objets, paysages, individus non interactifs…). Leurs résultats montrent que le sillon temporal supérieur postérieur (STSp) est activé seulement lors de l'observation des stimuli sociaux. En effet, du fait de son rôle dans la reconnaissance des mouvements biologiques et dans l'identification de conspécifiques, le STSp semble jouer un rôle essentiel dans la perception sociale. Les auteurs ont ainsi fait l'hypothèse que le STSp représenterait le nœud (i.e. «*hub* » en anglais) de la perception sociale et aurait un rôle dans le traitement de différents aspects sociaux (Lahnakoski et al., 2012). Par ailleurs, ils montrent que l'observation de stimuli sociaux spécifiques entraine aussi l'activation de réseaux d'aires cérébrales spécifiques telles que le réseau fronto-pariétal des neurones miroirs lors de l'observation de corps humains et de mouvements, ou un réseau impliquant l'amygdale pour les visages, ou l'insula pour la douleur.

D'après cette étude, on peut donc penser que le STSp aurait un rôle central dans la perception sociale en discriminant les stimuli sociaux par rapport à des stimuli non-sociaux. Il participerait ainsi au recrutement des aires nécessaires au traitement spécifique de ces stimuli : par exemple, le recrutement du SNM pour les mouvements, de l'amygdale pour le traitement des émotions ou des aires impliquées dans la théorie de l'esprit, telles que la jonction temporo-pariétale ou le cortex préfrontal médial pour faire des raisonnements sociaux (Adolphs et al., 1994; Gallagher and Frith, 2003; Kilner et al., 2006; Oberman et al., 2007; Saxe, 2006). Ces résultats semblent confirmés par d'autres études (Noordzij et al., 2009; Redcay et al., 2010) montrant l'implication du STS dans les interactions sociales. L'étude de Redcay et collaborateurs (2010) compare, par exemple, les différences d'activité cérébrale lors d'interactions « en direct » avec un individu et d'interactions avec un enregistrement vidéo identique. Dans ce cadre également, ils mettent en évidence l'implication du STS ainsi que de la jonction temporo-pariétale dans des situations d'attention conjointe et d'interaction réelle (Redcay et al., 2010).

6. Conclusion

Au cours de ce chapitre, on a vu que la présence d'un individu lors de l'exécution d'une action, individuelle ou conjointe, a un impact sur l'activité cérébrale et le comportement de ce dernier. Cette influence, qui semble être automatique dans certaines conditions, pourrait émerger des boucles action-perception qui se mettent en place lors des interactions avec autrui, et semble liée à l'activité des neurones miroirs. Cependant, le rôle de cette implication reste mal connu et des questions subsistent sur la cause de cette modulation.

Par ailleurs, il semble que les interactions réelles entre des participants induisent des modifications de l'activité cérébrale spécifiques, et que le degré implication dans les interactions pourrait fortement moduler l'activité cérébrale. Cette observation rejoint les théories incarnées de la cognition sociale (De Jaegher et al., 2010), qui postulent que les interactions sociales jouent un rôle essentiel dans la cognition et qu'on ne peut pas appréhender les phénomènes sociaux dans des conditions trop éloignées des conditions réelles d'interaction ou trop appauvries. Dans le chapitre IV, je présenterai des arguments théoriques et expérimentaux soutenant cette idée et cherchant à comprendre comment interagir avec autrui module de façon dynamique nos comportements. Grâce à l'apport de techniques dites d'hyperscanning, il est désormais possible d'étudier l'effet des interactions chez deux participants et de mesurer les liens qui se forment entre eux lors d'une interaction.

Chapitre IV

L'hyperscanning, une nouvelle approche pour étudier les interactions sociales

Afin d'étudier et de comprendre la dynamique des interactions sociales, des avancées significatives ont été effectuées ces dernières années. En particulier, le développement de techniques d'hyperscanning a permis d'enregistrer simultanément l'activité cérébrale de deux participants ou plus, afin d'observer, durant des interactions réelles, les activités communes entre les participants. Cette approche prend tout son sens aux vues des études présentées dans le chapitre précédent et qui montrent que le contexte social a un impact important sur l'activité cérébrale. Dans une première partie je présenterai des apports théoriques et des résultats expérimentaux qui illustrent l'importance d'étudier les interactions sociales dans un contexte réellement interactif, dans le but de comprendre les liens qui se mettent en place entre des individus qui interagissent. Ensuite, je dresserai un état de l'art des différentes études récentes qui ont utilisé des techniques d'hyperscanning, pour étudier à la fois des situations de synchronies et d'imitation, et également des situations d'actions conjointes.

1. Importance théorique de l'hyperscanning

La prise en compte du caractère complexe, dynamique et multimodal des interactions sociales a entrainé un déplacement des théories des interactions, d'un point de vue individuel vers un point de vue plus interactif. Depuis quelques années, cette translation s'observe également dans le domaine des neurosciences. Par exemple, au travers de la boucle d'action-perception proposée par Hari et Kujala (présentée dans le chapitre précédent, III.1), qui décrit les processus dynamiques et bidirectionnels pendant les interactions, on mesure l'importance de regarder l'évolution de ces phénomènes chez deux personnes en interaction (Hari and Kujala, 2009). Par ailleurs, l'hypothèse du « cerveau interactif » proposée par Di Paolo et De Jaeger (2012) suggère que ce sont les interactions sociales et les expériences qui habilitent les mécanismes cérébraux sociaux, et non l'inverse.

Ainsi pour comprendre comment les interactions affectent la cognition, il parait essentiel d'étudier les interactions sociales dans des contextes plus naturels. Cette hypothèse s'appuie plus particulièrement sur des études qui montrent la primauté du stimulus social. Par exemple, il a été montré que l'observation réelle ou dynamique de personnes entrainait de plus fortes activités cérébrales, par exemple dans le système moteur (Järveläinen et al., 2001) et l'amygdale (LaBar et al., 2003), que l'observation de vidéos ou de stimuli fixes. Par ailleurs, les intentions/buts des participants pendant l'observation peuvent fortement modifier l'activité cérébrale (Schilbach et al., 2011). Ainsi, étudier les interactions de façon isolée ne met pas forcément en jeu les mêmes processus que lors de réelles interactions. De façon encore plus frappante, une étude avec des bébés de 2 mois a montré que, lorsqu'ils interagissaient avec leur mère par interface télévisée, les bébés répondaient si l'interaction était en direct, alors que mis en situation d'observation d'un enregistrement de la même interaction, ils s'en désintéressaient rapidement (Murray and Trevarthen, 1985; Nadel et al., 1999). Cette étude montre que, dès la naissance, notre cerveau détecte des paramètres pertinents des interactions sociales tels que la coordination temporelle et

la synchronisation. Cette dernière observation conforte la nécessité d'étudier des interactions sociales réelles pour permettre d'examiner les modulations fines qui sont alors mises en jeu.

Il est évident que chaque interaction est spécifique du fait des partenaires présents et des conditions de l'expérience. Analyser séparément les activités neuronales de partenaires empêche de mesurer les liens réciproques qui se mettent en place entre deux personnes spécifiquement. Par exemple, dans des études comportementales, Noy et collaborateurs ont montré que, lors d'une tâche d'improvisation conjointe, les dynamiques se mettaient en place de façon bidirectionnelle et mutuelle. En effet, les performances d'imitation lors d'une interaction spontanée étaient meilleures que lors d'interactions dirigées avec un meneur et un suiveur (Noy et al., 2011).

2. Etudes en « hyperscanning »

Dans le chapitre III, on a vu que de récents travaux ont cherché à comprendre quelle est l'influence des actions conjointes (coopération, attention conjointe…) sur l'activité cérébrale dans des contextes qui se rapprochent le plus d'interactions réelles (Decety et al., 1997; Kokal et al., 2009; Noordzij et al., 2009; Redcay et al., 2010). Toutefois, ces études n'ont pas évalué directement les similarités entre les activités cérébrales des participants.

La première étude qui a cherché à enregistrer directement les activités cérébrales de plusieurs participants (à l'exception de l'étude « parapsychologique » de Duane et Behrendt (1965)) est celle de Montague et collaborateurs (2002), qui ont enregistré simultanément l'activité cérébrale de deux participants en IRMf. Cette technique, qu'ils ont nommée « hyperscanning », est réalisée grâce à la synchronisation des deux appareils d'IRM et d'une communication vidéo entre les 2 participants. Ce système permet de ce fait d'observer directement les interactions entre individus et de mesurer l'influence réciproque des actions d'autrui. Par la suite, cette technique d'hyperscanning a été développée sous différentes formes en utilisant différentes techniques d'enregistrement : l'IRMf, l'EEG, la NIRS et même la MEG, comme présenté figure 4.1 (Babiloni et al., 2006; Baess et al., 2012; Cui et al., 2012; Dumas et al., 2010; Lee et al., 2012). D'autres études s'inscrivant également dans l'approche « d'hyperscanning » ont détourné la difficulté technique du couplage et de l'enregistrement synchrone en enregistrant les activités de plusieurs participants de façon individuelle, et en regardant les corrélations entre les signaux des différents participants (Hasson et al., 2004), ou en enregistrant l'activité cérébrale de deux participants chacun à leur tour lors d'interactions (Schippers et al., 2009; Stephens et al., 2010). Ces mesures, qui ne permettent pas d'enregistrer une réelle interaction entre les participants, fournissent tout de même d'intéressants résultats pour identifier des activités liées aux interactions ou aux perceptions communes. En utilisant ces enregistrements multiples, plusieurs approches ont été choisies pour, par exemple, comprendre comment des perceptions communes sont encodées chez plusieurs individus, comment l'exécution d'actions coordonnées et synchrones modifie les activités cérébrales des individus (Babiloni et al., 2012; Dumas et al., 2010; Lindenberger et al., 2009), mais également pour définir les liens qui se forment entre des participants lors d'épisodes d'attention conjointe ou d'actions conjointes (*e.g.* conversations, coopération, compétition…)(Astolfi et al., 2010; Cui et al., 2012; De Vico Fallani et al., 2010; Jiang et al., 2012).

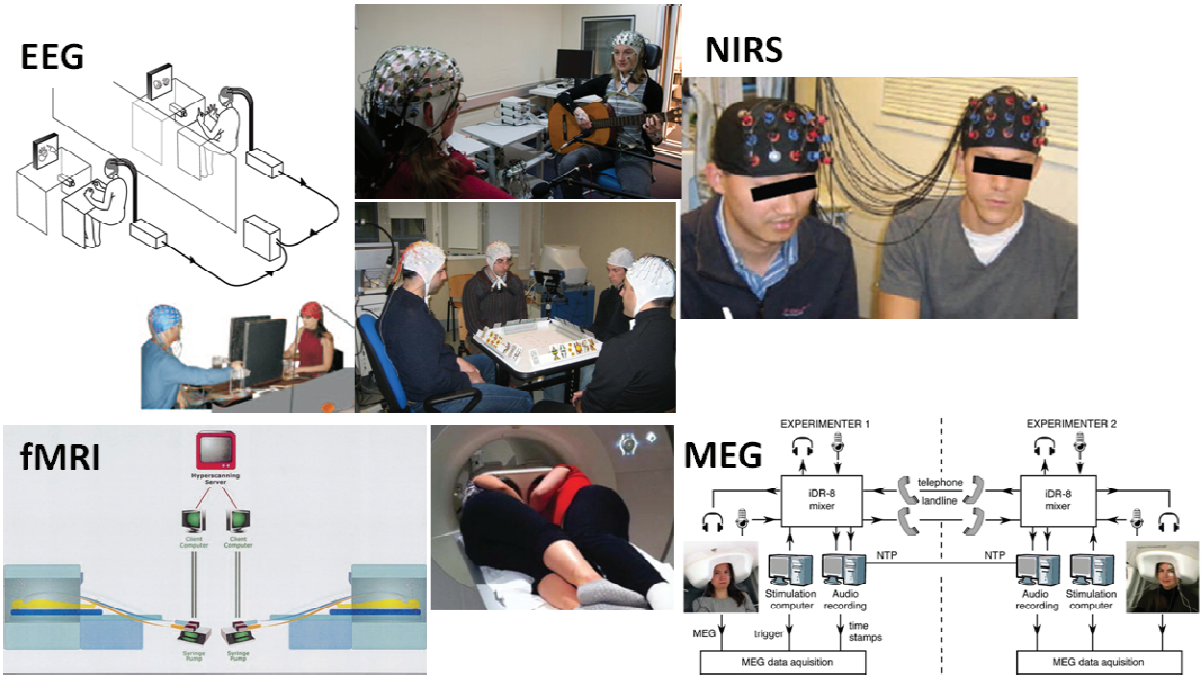


Figure 4.1: Différentes installations d'enregistrement en hyperscanning. Différentes techniques utilisées pour enregistrer de façon synchrone les activités cérébrales de plusieurs participants en EEG (Dumas et al. 2010, Tognoli et al. 2007, Linderberger et al. 2009, Babiloni et al., 2006), en NIRS (Cui et al. 2010), en IRMf (Hasson et al. 2002, Lee et al. 2011) et en MEG (Baess et al. 2012).

2.1. Comparaisons interindividuelles et perceptions communes

Hasson et collaborateurs (2004) ont cherché à identifier des activités communes à plusieurs participants lors de perceptions communes. Pour cela, ils ont mesuré des corrélations entre les activités cérébrales de participants qui observaient le même film. Ils ont trouvé des corrélations, non seulement dans des aires visuelles primaires, mais également dans des aires associatives (Hasson et al., 2004). Cette étude montre que lors de vision naturelle, les cerveaux ont tendance à s'activer de façon comparable et à se synchroniser, particulièrement dans des scènes émouvantes. Un tel couplage par l'observation de stimuli émotifs a également été montré par Nummenmaa et al. (2012) et par Anders et al. (2011). Nummenmaa et collègues ont montré que l'observation d'événements émotionnels (à valence positive ou négative) entrainait la synchronisation d'aires cérébrales impliquées dans le traitement des émotions, mais également d'aires impliquées dans la théorie de l'esprit (stimuli à valence négative) ou de l'attention (stimuli à valence positive). Avec un paradigme plus interactif, Anders et collaborateurs (2011) ont également mis en évidence ce couplage lors d'épisodes de communication faciale émotionnelle entre deux participants. Ainsi, ces études montrent que la perception visuelle ou affective commune entraine un couplage entre les individus, non seulement dans les aires perceptives mais également dans des aires associatives. Il faut noter cependant, qu'elles ne mesuraient par réellement les activités de façon simultanée et la faible résolution temporelle de l'IRM ne permettait pas de comprendre la dynamique précise de ces corrélations.

2.2. Dynamique des actions coordonnées synchrones

Afin de pallier à cette limite, le développement de techniques de double-EEG a permis d'enregistrer de façon simultanée l'activité cérébrale de plusieurs participants avec une excellente résolution temporelle (Babiloni et al., 2006, 2007; Tognoli et al., 2007). Cette technique rend

également possible l'utilisation de paradigmes encore plus interactifs, tels que des interactions en face à face.

Un certain nombre d'études qui ont utilisé cette technique de « double-EEG » se sont intéressés à comprendre les mécanismes de coordination et de synchronisation temporelle. Par exemple, Tognoli et collaborateurs (2007) ont examiné, grâce à une analyse spectrale de haute-résolution, les oscillations cérébrales de deux personnes lorsqu'elles exécutaient des mouvements synchrones du doigt. Ils ont comparé l'activité cérébrale des individus lorsqu'ils allaient au même rythme et ne se voyaient pas (non-synchronisés) et lorsqu'ils se voyaient (synchronisés). Ils ont identifié un rythme oscillatoire, dans la bande de fréquence 10 Hz, qu'ils ont appelé phi, au niveau d'électrodes centro-pariétales. Ce rythme oscillatoire était seulement présent lorsque les participants étaient synchronisés. D'après les auteurs, il pourrait être lié à l'activité des neurones miroirs qui seraient influencés lors de l'action synchrone (Tognoli et al., 2007). Une autre étude du même groupe (Naeem et al., 2012), a montré que la bande de fréquence 10-12 Hz semblait également influencée par le contexte de coordination et la volonté sociale de se coordonner.

Dans le même registre, Lindenberger et al. (2009) et Dumas et al. (2010) ont analysé la synchronie des oscillations cérébrales de deux participants grâce à une analyse respective des cohérences et des verrouillages de phase (*Phase-Locking analysis* en anglais). Lindenberger et al. (2009) ont étudié les effets de la synchronisation chez des joueurs de guitare alors que Dumas et al. (2010) se sont intéressés aux effets de l'imitation synchrone. Ces deux études ont montré que les aires centro-pariétales droites formaient un réseau synchronisé dans la bande de fréquence de 10 Hz (Dumas et al., 2010) et 5 Hz (Lindenberger et al., 2009) (voir Figure 2.2). D'après Dumas et collègues, ce couplage entre deux personnes qui agissent de façon synchrone pourrait représenter différents aspects des interactions sociales. Néanmoins cette étude ne permet pas de déterminer si ce couplage était lié aux mouvements synchrones ou s'il pouvait représenter l'anticipation des actions d'autrui et l'alternance des actions à tour de rôle.

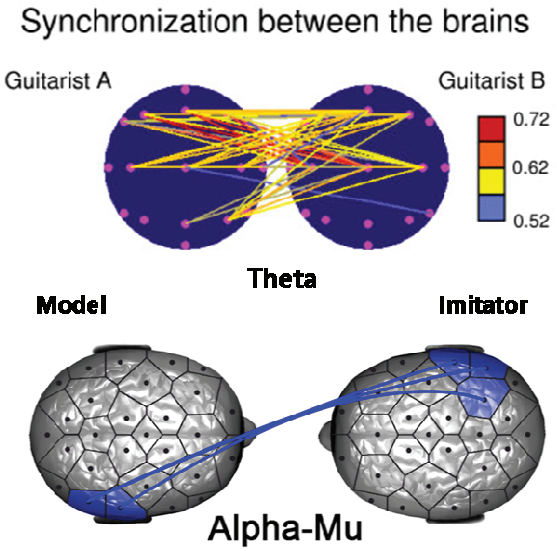


Figure 4.2 : Synchronisation inter-cérébrale mesurée lors d'actions simultanées.

En haut, cohérence inter-cérébrale entre deux guitaristes qui jouent en synchronie dans la bande de fréquence de 5 Hz *(Tiré de Lindenberger et al, 2009).*
En bas, synchronisation cérébrale entre deux individus qui s'imitent de façon synchrone dans la bande de fréquence de 10 Hz *(Tiré de Dumas et al.2010).*

Pour essayer d'aller plus loin et de montrer comment les participants s'influencent mutuellement, Dumas et al. (2012) ont comparé dans une autre étude le couplage inter-individuel des participants quand ils s'imitaient de façon spontanée (pas de modèle) ou dirigée (un modèle et un imitateur). Ils ont principalement trouvé une augmentation du rythme gamma (31-48 Hz) lors d'imitations spontanées, au niveau des électrodes centropariétales, et ont montré des différences

au niveau du rythme thêta entre le modèle et l'imitateur. Cette asymétrie a également été retrouvée chez des guitaristes lors d'interactions « meneur – suiveur » (Sänger et al., 2013). Leurs résultats montrent que la co-régulation des comportements lors d'interactions libres pourrait entrainer un plus fort partage de l'agentivité alors que les asymétries mesurées dans les situations « dirigées » illustreraient la répartition et l'alternance des rôles lors des interactions (Dumas et al., 2012).

2.3. Attention et actions conjointes

D'autres études se sont intéressées aux liens interindividuels présents lors de tâches d'attention conjointe, d'action conjointe, de coopération ou de compétition, afin de comprendre plus précisément comment ces actions influencent autrui dans des contextes sociaux. Concernant l'attention conjointe, Lachat et al. (2012) ont observé que des participants qui regardent le même point dans l'espace (attention conjointe) présentaient une plus forte suppression du rythme mu-alpha que lorsqu'ils regardent des points opposés. Cette étude ne portait pas directement sur les liens entre les participants, mais montre que le rythme mu semble représenter un marqueur d'intérêt également pour l'attention conjointe.

D'autres études se sont concentrées sur des tâches plus complexes qui sollicitent un plus fort engagement et, plus particulièrement, nécessitent de réfléchir en fonction des actions du partenaire et de comprendre ses intentions (mentalisation, théorie de l'esprit), tels que des jeux de cartes ou le Dilemme du prisonnier. Ainsi, l'équipe du professeur Babiloni a développé un paradigme impliquant quatre personnes dont les activités cérébrales (EEG) sont enregistrées simultanément (Babiloni et al., 2006). Dans une expérience où les participants jouent à un jeu de carte italien, comparable au bridge, ils ont enregistré l'activité des quatre participants et ont utilisé une méthode basée sur les liens de causalité de Granger pour identifier les activités d'un individu causalement liées à celles d'un autre. Dans cette étude, ils ont montré que des liens s'étaient formés entre le cortex préfrontal droit et le cortex cingulaire antérieur chez les participants qui jouaient ensemble (partenaires du jeu), mais pas chez ceux qui étaient opposés (Babiloni et al., 2006, 2007; Astolfi et al., 2010). Ainsi cette étude semble mettre en évidence des différences entre des situations de compétition ou de coopération.

Afin de vérifier ces observations, la même équipe a réalisé une expérience utilisant le paradigme répété du Dilemme du prisonnier (De Vico Fallani et al., 2010). Dans ce paradigme, des participants doivent décider de coopérer ou trahir leur partenaire pour obtenir une récompense (remise de peine ou libération de prison). Les chercheurs ont comparé l'activité des deux participants pendant la phase de décision et ils ont montré que, malgré le fait que les deux participants fassent le même choix (les deux décident de coopérer ou les deux décident de trahir), des couplages, observés grâce à une analyse de causalité de Granger, étaient plus forts dans la condition de coopération que dans la condition de trahison (De Vico Fallani et al., 2010) (voir Figure 4.3).

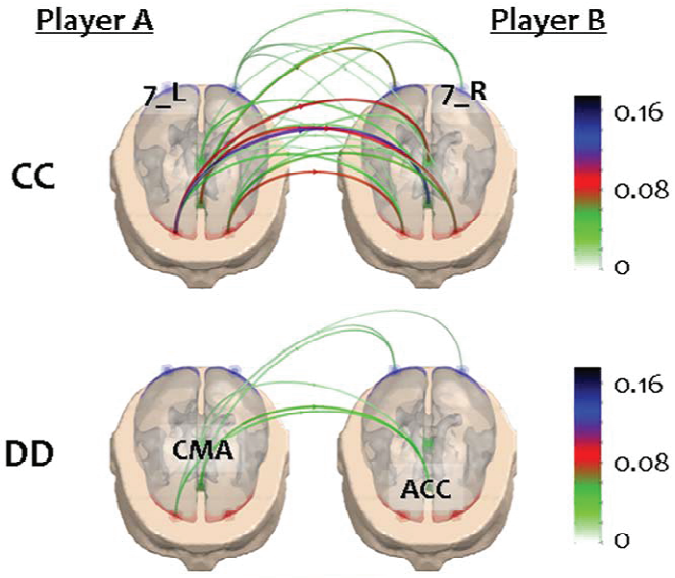


Figure 4.3 : Connectivité inter-cérébrale lors de situations de coopération ou de compétition.

Connectivité interindividuelle entre deux individus qui coopèrent (CC) ou qui trahissent l'autre (DD) dans la bande de fréquence 8-13 Hz. Les liens représentent une connectivité significative dans des aires d'intérêt : 7_L : aire 7 de Brodmann gauche, 7_R : aire 7 de Brodmann droite, CMA : Aire motrice cingulaire, ACC : cortex cingulaire antérieur.

Tiré de De Vico Fallani et al., 2010

Dans une étude utilisant l'enregistrement simultané de deux participants grâce à la spectroscopie infrarouge (NIRS), Cui et collègues (2012) ont également observé une augmentation des cohérences entre les deux participants dans le cortex frontal supérieur droit dans des conditions de coopération, mais pas dans des situations de compétition. Il faut noter cependant qu'ils ne mesuraient l'activité hémodynamique seulement au niveau frontal, et que d'autres modulations peuvent potentiellement exister dans d'autres aires cérébrales. Ainsi, il semble que la coopération et la compétition recrutent différemment certaines aires cérébrales telles que le cortex préfrontal médial par exemple (de Bruijn et al., 2009; McCabe et al., 2001), mais modifient également les liens directs formés entre individus. Cette modification reste peu comprise, mais pourrait être liée à une moindre simulation de l'action de l'autre dans les conditions de compétition, ces conditions étant plus individualistes (De Vico Fallani et al., 2010).

2.4. Communication et compréhension

Pour aller plus loin, d'autres études ont cherché à comprendre comment le dialogue influence l'activité des protagonistes chez un locuteur et un auditeur. Stephens et al. ont réussi à montrer, dans une étude en IRMf, que la compréhension du dialogue entrainait un couplage plus fort entre le locuteur et l'auditeur que lors de dialogues n'ayant pas de sens. Par ailleurs, ils ont également mis en évidence une activation des régions préfrontales dorsolatérales chez l'auditeur qui pouvait précéder l'activation mesurée chez le locuteur. Cette activité anticipatoire pourrait supposer une prédiction des actions d'autrui pour améliorer la compréhension du dialogue (Stephens et al., 2010). Utilisant la même méthode, Schippers et collègues (2009) ont essayé d'identifier les bases neuronales des interactions réciproques lors d'un jeu de mimes. Pour cela, des paires de participants étaient placées tour à tour dans le scanner et dans chaque paire, les sujets devaient mimer et deviner chacun à leur tour. Les images d'IRMf étaient alors synchronisées, et une analyse de causalité de Granger était appliquée pour identifier les aires qui présentaient un lien de causalité entre la personne qui mimait et celle qui devinait. Grâce à cette analyse, les auteurs ont observé que les aires du système des neurones miroirs, le cortex sensoriel et le cortex préfrontal ventromédian étaient couplés entre les deux cerveaux, démontrant une implication de ces aires dans les interactions (Schippers et al., 2009). Ces études en IRM ne permettaient toutefois par d'étudier l'effet d'une communication directe, en face à face. Dernièrement une autre étude d'hyperscanning en NIRS a confirmé l'importance de la communication en face-à-face (Jiang et al., 2012). En effet, elle montre qu'une synchronisation dans le cortex frontal inferieur gauche se

met en place uniquement lors d'un dialogue entre deux personnes, mais pas lors d'un monologue ; cette synchronisation disparait cependant lorsque les participants se tournent le dos et continuent de discuter (Jiang et al., 2012).

3. Conclusion

Dans ce chapitre j'ai présenté un état de l'art des travaux en « hyperscanning » cherchant à comprendre le fonctionnement et la dynamique des interactions sociales en étudiant les liens et activités cérébrales communes entre les protagonistes d'une interaction. La technique d'hyperscanning, utilisée pour la première fois par Montague et al. en 2002, a connu une expansion importante depuis 2010. On a vu que différentes techniques ont été mises en place, utilisant l'IRMf, l'EEG et la NIRS (une étude pilote a même été effectuée en double-MEG (Baess et al., 2012)), et que différents protocoles (*e.g.* enregistrements synchrones ou à tour de rôle synchronisés sur des vidéos) et analyses (*e.g.* synchronies oscillatoire, cohérences, causalité) ont été utilisés. Les apports de cette technique sont importants, et un grand nombre de ces études ont identifié un couplage des activités cérébrales qui peut se mettre en place dans des conditions d'interaction (*e.g.* mouvements synchronisés, attention conjointe, jeux, coopération...). Ce couplage semble cependant fortement modulé par les conditions expérimentales (*e.g.* Face à face vs Dos à dos) et par les intentions des participants (*e.g.* Coopération vs Compétition), ce qui souligne l'importance d'étudier les phénomènes sociaux et interactifs dans un grand nombre de contextes. Cependant, ces études n'apportent pour l'instant pas une compréhension concrète des interactions sociales dans le sens où il reste encore difficile de relier ces relations inter-cérébrales à des mécanismes cognitifs précis. Ainsi, les causes et fonctions de ces liens inter-cérébraux restent pour l'instant méconnues.

Chapitre V

Synthèse et Problématique générale

Tout au long de cette partie théorique, on a vu que l'étude des interactions sociales a subi un changement de perspective, allant d'un point de vue plutôt individualiste et linéaire vers un point de vue interactionnel et dynamique. Ce changement d'approche qui s'est effectué dans les sciences sociales, la psychologie, la philosophie mais également plus récemment dans les neurosciences, s'inscrit dans une vision de la communication et des interactions dynamiques, bidirectionnelles et en constante modulation en fonction des interactions d'autrui avec son environnement.

Cette transformation a conduit à un questionnement sur le rôle des interactions sociales dans la cognition sociale. En effet, des questions existent quant au degré d'importance des interactions sociales dans le développement de la cognition sociale. Di Paolo et De Jaegher (2012) proposent par exemple que les interactions sociales pourraient être constitutives de la cognition sociale, à la fois à un niveau développemental et contextuel, et qu'elles influenceraient fortement nos capacités cognitives.

Du point de vue des neurosciences, il a été montré que les interactions sociales pouvaient fortement modifier l'activité neuronale si on se plaçait dans un cadre « interactif » par rapport à un point de vue « spectateur» (Schilbach et al., 2013). Ainsi pour mieux comprendre la cognition sociale, certains chercheurs ont étudié les interactions sociales dans un contexte le plus interactif possible. Cela a conduit au développement de techniques d' « hyperscanning » qui permettent d'étudier simultanément les activités cérébrales de deux ou plusieurs participants lors d'une interaction (Babiloni et al., 2006; Cui et al., 2012; Dumas et al., 2010; Lindenberger et al., 2009; Montague et al., 2002). Cette technique a été utilisée dans le but de comprendre les liens formés entre deux participants au cours de différentes tâches sociales (*e.g.* mouvements synchronisés, attention conjointe, jeux, coopération...).

Au sein des nombreuses catégories d'interaction, nous nous sommes intéressés plus particulièrement aux actions conjointes qui sont définies comme l'action couplée, spatialement et temporellement de deux ou plusieurs individus dans le but d'effectuer une tache commune et d'aboutir à la réalisation d'un but commun (Sebanz et al., 2006a). Etant donné la nécessité d'un couplage interpersonnel étroit lors de ces actions, on peut se poser la question de l'implication des systèmes d'action et de perception lors des actions conjointes. Ainsi, la boucle d'action et perception, proposée par Hari et Kujala (2009), constitue une hypothèse théorique intéressante pour appréhender le couplage de l'activité cérébrale entre deux participants. On a pu voir que les systèmes moteur et perceptif partagent des circuits communs afin de traduire des informations visuelles d'un mouvement en représentation motrice. Ce lien a été renforcé par la découverte des neurones miroirs qui pourrait représenter un corrélat neuronal de cette boucle d'action-perception interindividuelle (di Pellegrino et al., 1992).

Des études s'intéressant aux interactions sociales ont montré que la présence d'un individu lors d'une action, individuelle ou conjointe, semble avoir un impact sur l'activité cérébrale et le comportement de ce dernier. Tout d'abord, dans des taches simples telles que l'observation et l'exécution d'actions simultanées, il a été montré que l'activité motrice pouvait être influencée par l'observation d'une action et vice versa (Brass et al., 2001b; Kilner et al., 2003; Schütz-Bosbach

and Prinz, 2007). Par ailleurs, de nombreuses études ont fait état d'une implication des aires motrices et des neurones miroirs lors des interactions sociales. Ces études ont mis en évidence une modification de l'activité motrice cérébrale, à la fois en IRMf et en EEG, lors de l'observation d'actions ayant une plus forte relevance sociale (Kilner et al., 2006; Kokal et al., 2009; Noordzij et al., 2009; Oberman et al., 2007). Par ailleurs, des études en « hyperscanning » ont identifié des correspondances entre les activités cérébrales des participants qui apparaissaient lors d'interactions au niveau des aires motrices mais également au niveau d'aires plus frontales (Astolfi et al., 2010; De Vico Fallani et al., 2010; Dumas et al., 2010). Cependant le rôle de cette implication du système moteur et du système des neurones miroirs lors des interactions sociales est encore méconnu et de nombreuses questions restent en suspens au vu des travaux actuels.

Tout d'abord, les mécanismes qui entrainent la modification de l'activité motrice lors de l'action et l'observation simultanée restent encore peu clairs et la question de la temporalité entre l'exécution et l'observation des actes moteurs a été fortement négligée. Par ailleurs, les fonctions de la modulation de l'activité motrice lors des interactions sociales nécessitent d'être mieux comprises, en particulier l'impact de cette modulation chez les participants de l'interaction.

Dans ce contexte, l'objectif de cette thèse est double, tout d'abord nous souhaitons mieux comprendre comment le fait d'interagir avec quelqu'un modifie sa propre activité motrice, en étudiant la temporalité de ces effets d'interaction ainsi que l'activité cérébrale motrice lors de ces événements. En effet, on peut se demander si la résonnance motrice peut participer à la coordination temporelle, essentielle lors des actions conjointes.

Ensuite nous souhaitons comprendre quelle est l'implication de la modulation du système moteur lors des interactions sociales. Cette modulation existe-t-elle dans des conditions d'interactions réelles et chez tous les protagonistes de l'interaction ? Y a-t-il des différences entre un acteur et un observateur d'une interaction ? Cette modulation est-elle liée à un effet seulement motivationnel ou entraine-t-elle la mise en place d'une représentation commune de l'action, comme proposé dans la boucle d'Action-Perception de Hari et Kujala (2009)? Pour répondre à ces questions, nous avons dans un premier temps effectué deux études s'intéressant aux effets de l'observation d'une action sur l'exécution motrice lors d'actions coordonnées (mais pas à proprement dit conjointes).

L'étude présentée dans le chapitre VI est une étude purement cinématique qui cherche à comprendre cet effet sur des actions de préhension en fonction du délai séparant les actions observées et exécutées (Ménoret et al., 2013a). Dans la deuxième étude, présentée dans le Chapitre VII, nous avons cherché à préciser les effets obtenus dans l'étude 1, et particulièrement leur latence, au niveau de l'activité cérébrale d'un observateur, grâce au couplage de l'analyse cinématique et de l'analyse électroencéphalographique (Ménoret et al., 2013b). Cette étude a permis de confirmer la tendance facilitatrice de l'observation d'actions congruentes, et d'identifier une fenêtre temporelle précise qui pourrait permettre d'induire cette facilitation, seulement lorsque les événements d'exécution et d'observation sont temporellement coordonnés.

Dans un deuxième temps, nous avons cherché à mieux caractériser l'influence du contexte social et interactif sur l'activité cérébrale de deux participants d'une interaction, à la fois au niveau de sa spécificité sociale et de sa fonction. Dans une troisième étude présentée dans le Chapitre VIII, nous avons couplé l'enregistrement double-EEG avec l'enregistrement de la cinématique des mouvements chez deux participants qui effectuaient ou observaient des actions isolées, ou effectuaient des actions conjointes entre eux ou avec un robot. Grâce à la comparaison des activités cérébrales lors de l'action/observation seule et lors de l'action conjointe, nous avons pu

mettre en évidence des modulations de l'activité motrice similaires chez les deux participants, ainsi que certaines modulations spécifiques à la fois au contexte social (humain vs robot) et au rôle dans l'interaction (Ménoret et al., en révision). De plus, grâce à la comparaison de différents marqueurs de l'activité motrice, nous avons proposé que ces modulations soient liées à une modification de la représentation de l'action en une représentation commune de l'action.

Pour confirmer cette hypothèse et examiner les liens directs qui se créent entre les deux participants, une deuxième analyse, portant sur les cohérences interindividuelles des activités oscillatoires, à été effectuée sur cette expérience. Ces résultats, présentés dans un quatrième article dans le Chapitre IX, ont permis de mettre en évidence des liens communs entre les deux participants qui se mettaient spécifiquement en place pendant la condition d'action conjointe. Ces résultats vont dans le sens d'un système d'action-perception décrit par Hari et Kujala (Ménoret et al., en préparation).

Partie II :
Apports Expérimentaux



Tiré de Calvin et Hobbes - Bill Watterson

Chapitre VI

On a vu dans la partie théorique que les neurones miroirs forment un lien direct entre l'exécution et l'observation d'actions, formant ainsi des réseaux neuronaux communs entre l'action et l'observation (di Pellegrino et al., 1992; Rizzolatti and Craighero, 2004). Des questions se sont donc posées pour comprendre la conséquence de ce lien lors de l'exécution et l'observation simultanées d'actions. Cette situation est principalement observée au cours des interactions sociales et des actions conjointes lorsque deux individus agissent ensemble. De nombreuses études ont montré qu'observer et exécuter des mouvements simultanément avait un impact sur l'exécution et la perception motrice (Blakemore and Frith, 2005; Brass et al., 2000; Kilner et al., 2003; Schütz-Bosbach and Prinz, 2007). Ces études montraient cependant des effets différents : certaines ont identifié une perturbation du mouvement lors de l'observation de mouvements non-congruents alors que d'autres ont mesuré une facilitation lors de l'observation de mouvements congruents. Afin d'essayer de comprendre ces différences au niveau comportemental, Christensen et al (2011) ont proposé que le délai temporel entre l'observation et l'action puisse modifier ces effets. Dans leur étude, ils ont en effet montré que varier le délai entre l'action et l'observation entrainait des effets différents sur la discrimination motrice.

Par ailleurs, on pourrait se demander si une influence motrice existe également lors de l'exécution de mouvements transitifs, dirigés vers un but, tels que des mouvements de préhension. En effet, bien que, chez l'homme, des neurones miroirs répondant à des actions non-transitives aient été identifiés, il a été montré que l'activation du système des neurones miroirs était plus forte lors de l'observation de mouvements transitifs (Buccino et al., 2001). L'immense majorité des études sur l'interférence motrice n'a étudié que l'observation de mouvements non transitifs (lever un doigt, faire un mouvement de l'avant bras) et il est donc possible que l'effet mesuré pour des mouvements transitifs soit différent.

Le but de cette étude était donc d'identifier si le délai entre l'observation et l'exécution a un impact sur la perturbation/facilitation motrice liée à l'activation du système moteur lors de l'action et l'observation d'actions de préhension.

Nous avons effectué deux expériences, impliquant 14 participants chacune, dans lesquelles les participants devaient attraper un objet de grande ou de petite taille pendant qu'ils observaient un acteur. Quatre conditions étaient testées : condition Exécution seule (*e.g.* l'acteur ne faisait pas de mouvement), condition Congruente (*e.g.* le même objet que celui de l'observateur), condition Non-congruente (*e.g.* l'acteur attrapait un objet différent) et condition Pointage (*e.g.* dans l'expérience 2 seulement, l'acteur faisait un mouvement de pointage vers les objets). Le délai entre le mouvement de l'acteur et celui de l'observateur était manipulé pour que l'acteur commence son mouvement 200 ms ou 1 s avant l'observateur. Les mouvements du participant étaient enregistrés à l'aire d'un Optotrak et nous avons analysé la composante de transport (*i.e.* vitesse et durée du mouvement) et la composante de préhension (*i.e.* ouverture maximale de la pince pouce-index avant la préhension) séparément. Ces deux composantes ont été décrites par Jeannerod (1981, 1984) et sont programmées séparément, chaque voie extrayant des informations différentes sur l'objet à attraper (Jeannerod, 1981; Paulignan et al., 1991a, 1991b). Cette analyse nous a permis d'identifier sur quelle composante du mouvement l'observation d'autrui influençait l'exécution motrice.

Nous avons fait l'hypothèse que la modulation de l'activité motrice devrait être plus forte lorsque les deux actions étaient presque synchronisées car les neurones miroirs seraient recrutés en même temps. Au contraire dans la condition 1 s, on ne devrait pas observer d'effet car les événements étaient séparés. Par ailleurs, on devrait observer une modulation de la composante de préhension, qui était différente dans les conditions Congruentes et Non congruentes, alors que la composante de transport ne devrait pas être modulée par la congruence du mouvement car elle était identique dans les trois conditions (*i.e.* Congruente – Non-congruente – Pointage).

Cette étude fait l'objet d'une publication dans la revue *Experimental Brain Research.*

Simultaneous action execution and observation optimise grasping actions

Mathilde Ménoret[1], Aurore Curie[1,2], Vincent des Portes[1,2], Tatjana A. Nazir[1] and Yves Paulignan[1]

1 - Laboratoire sur le Langage, le Cerveau et la Cognition L2C2, Institut des Sciences Cognitives, CNRS/UCBL, 67 Bd Pinel, 69675 Bron Cedex, France

2 - Hospices Civils de Lyon, Service de Neuropédiatrie, HFME, 69677 Bron Cedex, France

Abstract

Action observation and execution share overlapping neural resonating mechanisms. In the present study we sought to examine the effect of the activation of this system during concurrent movement observation and execution in a prehension task, when no a priori information about the requirements of grasping action was available. Although it is known that simultaneous activation by observation and execution influence motor performance, the importance of the delays of these two events and the specific effect of movement observation itself (and not the prediction of the to-be-observed movement) on action performance are poorly known. Fine-grained kinematic analysis of both the transport and grasp components of the movement should provide knowledge about the influence of movement observation on the precision and the performance of the executed movement.

The experiment involved two real participants who were asked to grasp a different side of a single object that was composed of a large and a small part. In the first experiment, we measured how the transport component and the grasp component were affected by movement observation. We tested whether this influence was greater if the observed movement occurred just before the onset of movement (200 ms) or well before the onset of movement (1 s). In a second experiment, to reproduce the previous experiment and to verify the specificity of the grasping movements, we also included a condition consisting of pointing toward the object. Both experiments showed two main results. A general facilitation of the transport component was found when observing a simultaneous action, independent of its congruency. Moreover, a specific facilitation of the grasp component was present during the observation of a congruent action when movement execution and observation were nearly synchronised. While the general facilitation may arise from a competition between the two participants as they reached for the object, the specific facilitation of the grasp component seems to be directly related to mirror neuron system activity induced by action observation itself. Moreover, the time course of the events appears to be an essential factor for this modulation, implying the transitory activation of the mirror neuron system.

Keywords:
Mirror neurons, Action observation, Movement Facilitation, Kinematics, Grasp, Motor system.

1. Introduction

Observing someone performing an action is known to influence motor execution. The neuronal mechanism of this influence may rely on the mirror neuron system. Mirror neurons are neurons that are activated not only during the execution of an action but also during the observation of the same action performed by someone else. These mirror neurons were first discovered in area F5 in a monkey while performing grasping actions (Gallese et al. 1996; di Pellegrino et al. 1992; Rizzolatti et al. 2001; Umiltà et al. 2001). Rizzolatti's team also identified these mirror neurons in the inferior parietal lobule and in area PF (Fogassi et al. 2005; Gallese et al. 2002). These neurons have been divided into two subcategories based on the congruence between their motor and visual properties. Indeed, some mirror neurons are "strictly congruent" meaning that they only respond to a single type of hand action, goal and specific grip (i.e., grasping an object with a precision grip but not moving or manipulating the object). These neurons represent about one-third of the F5 mirror neurons. The other mirror neurons, the "broadly congruent" neurons, do not need the exact same action to be active (e.g., actions with a common goal: to grasp an object with the fingers or with a tool) (Gallese et al. 1996). These "broadly congruent" neurons represent about two-thirds of the F5 mirror neurons.

Such a mirror neuron system has subsequently been described in humans. Indirect measures initially identified mirror activities in human premotor and parietal cortices. These areas, identified with functional magnetic resonance imaging (fMRI) and electroencephalography (EEG), were active during both movement execution and observation (Buccino et al. 2001; Kilner et al. 2009; Pineda 2008). More recently Mukamel and collaborators identified single neurons with mirror properties in the human supplementary motor area (SMA), the hippocampus, the parahippocampal gyrus and the entorhinal cortex in epileptic patients using extracellular neuron recordings (Mukamel et al. 2010). Different paradigms have been used to investigate the influence of mirror neuron activation during simultaneous movement execution and observation. For example, Brass et al. (2001, 2000) tested whether the observation of congruent or non-congruent movements influenced movement initiation. They asked participants to lift a finger while they observed a picture of a hand lifting the same (congruent) or a different (non-congruent) finger. They observed a delayed reaction time when participants were observing non-congruent movements and a facilitated movement initiation (shorter reaction time) when participants were observing congruent finger actions.

However, these studies did not measure the impact of observation of a real movement on precise movement kinematics. Kilner et al. (2003) asked participants to perform horizontal or vertical arm movements while observing another person making congruent or non-congruent arm movements (horizontal or vertical). Their analysis of movement trajectories revealed greater variability when participants observed someone performing non-congruent movements as opposed to congruent ones or when they performed movements alone. This paradigm was reproduced and adapted by several teams (Bouquet et al. 2011; Hardwick and Edwards 2012; Kupferberg et al. 2012; Stanley et al. 2007), and comparable results were obtained. These observations reinforced the idea that the simultaneous activation of overlapping neural networks may influence execution or perception of the action (Blakemore and Frith 2005).

However, the direction or the type of the movement to be executed does not seem to be the only parameter that influences motor execution. Christensen et al. (2011) investigated whether action execution influences visual processing. Participants were asked to recognise a point-light stimulus

controlled by their own movements in a scrambled mask during execution of waving movements. The experimenters varied not only movement direction but also timing. Their results showed that identifying the movement was easier when it was congruent in direction and synchronised with the movement being executed. Conversely participants had more difficulties identifying the movement when it was non-congruent or not synchronised to the one performed (Christensen et al. 2011).

Interestingly, mirror neurons in monkeys have mainly been identified in brain areas known to encode specific grasping actions during the observation of transitive (goal-directed) actions. Therefore, although intransitive actions (non-goal-directed actions) are known to activate the human mirror system (Fadiga et al. 1995; Maeda et al. 2002), we might expect that the previously described interference effects would be enhanced during the observation of transitive actions such as grasping an object. One of the most influential theories of prehensile movements in both non-human primates and humans is that proposed by Jeannerod (1981). In this theory, Jeannerod claimed that two distinct processing components are involved in prehension movements: one responsible for the transport of the arm to the object, also called the transport component and experimentally assessed by wrist movement, and one for the grip of the object, also called the grasp component and assessed as the distance between the thumb and index finger. Each component extracts specific characteristics of the object and transforms them into an adequate prehensive act. A strict interpretation of this claim would predict that selectively varying one component should not affect the other motor component. For example, the transport component extracts the extrinsic object properties, in particular its location in a body-centred reference frame, and produces a pattern of proximal muscle activity. The grasp component, on the other hand, transforms the object's intrinsic properties, such as size and shape, into patterns of distal muscle activity that shapes the grip (Jeannerod 1981; Paulignan et al. 1991a; Paulignan et al. 1991b). Though influenced by different parameters, it seems that these two components are synchronised to achieve coordination (Jeannerod 1984). Moreover, the second part of the transport component, consisting of the deceleration sub-phase, seems important for a "corrective" function, allowing greater precision for grasping the object (Wallace et al. 1990; Wallace and Weeks 1988).

Craighero et al. (2002) investigated whether the presentation of a picture of a hand influenced the preparation of a grasping movement depending on the orientation of the observed hand. They measured a delayed reaction time when observing a non-congruent picture (i.e., the orientation of the hand stimulus did not match the object to grasp), compared to a congruent hand picture. However, only movement initiation was analysed in this experiment and the stimuli observed were pictures rather than real movements. Dijkerman and Smit (2007) developed an interesting protocol including an actor. They asked participants to grasp an object while they observed an actor grasping an object of the same size, or a larger or smaller object. The actor was seated to the right of the participant (at a 90° angle) and only the two objects available to grasp were placed on the table (the objects were different for each trial). To verify that simply viewing the object itself did not influence movement execution, the experimenters also asked the actor to perform "control" movements towards the object (pointing condition). The analysis of the maximal grip amplitude (i.e., the distance between the thumb and the index finger) showed that observing someone grasping a larger object increased the participant's grip amplitude. However, there was no significant effect when observing someone grasping a smaller object.

In the present study, we sought to examine the effect of mirror neuron system activation during movement observation and execution in a prehension task. Our main interest was to study this

question within the framework of social interactions, which influenced our paradigm. First, during social interactions, participants are supposed to interact without *a priori* information of the actor's intentions and, in the case of this experiment, about the size of the object to be grasped. Therefore, in the present experiment, participants had to interact with the same object, and information about the actor's goal was available only during the movement itself, contrary to the previous studies in which the size of the target was available to the observer before the movement. Then, any measured effect will be related to the observed movement itself and not to an a priori encoding of the grasping action. Moreover, to observe real interactions, the actor's movements had to occur before the observer's actions. The delay between these two events was predicted to have an important impact on motor interference, and little attention had been given to the delay aspect in previous studies. Therefore, the present paper examines the impact of different delays between observed and executed movements on motor interference. The kinematics of the grasping movement were examined precisely to provide knowledge about the influence of movement observation on the precision and performance of the executed movement. We expect to measure an optimisation of the performance in the congruent conditions. Moreover, by varying the delay between movement execution and observation, we were able to evaluate the time course of motor interference. We predicted that the simultaneous action observation and execution would have a stronger influence on movement execution than delayed activation.

The paradigm employed was adapted from Dijkerman and Smit and involved two participants. Contrary to previous studies, participants were placed face-to-face and were asked to grasp opposite sides of the same object, composed of a large and a small part. This setting avoided the interfering effect resulting from just seeing an object (Edwards et al. 2003). In the first experiment, we measured how the transport component and the grasp component were affected by movement observation. Moreover, we tested whether this influence was greater if the observed movement occurred just around movement onset (200 ms) or before movement onset (1 s). In a second experiment, to reproduce the previous results and to verify that the facilitation measured was specific to grasping movements, we included an additional condition consisting of pointing towards the object. In both experiments we found a specific facilitation of movement execution only on the grasp component when observing a congruent action, and this influence was found only when the execution and observation of movement were nearly synchronised.

2. Experiment 1

2.1. Material and Methods

a. Participants

Fourteen healthy young adults (mean age: 25.4, 8 women and 6 men) participated in this study. All were right-handed (mean scores: 0.8 Edinburgh test (Oldfield 1971)) and had normal or corrected-to-normal vision. They reported no history of neurological disease or psychological issues. The study was approved by the Ethical Committee CPP Sud-Est II and all participants gave their written informed consent.

b. Procedure

The experiment always involved the participant, referred to as the "observer", and an experimenter called the "actor". The kinematics of the observer's movements were recorded throughout the experiment. The actor and observer were seated across a table facing each other (Figure 6.1a). The observer and the actor had to execute reach-to-grasp movements with a precision grip towards the same object placed on the table (Figure 6.1b). The object was composed of two parts: a lower 10 cm-wide part and an upper 1.5 cm-wide part (Figure 6.1c).

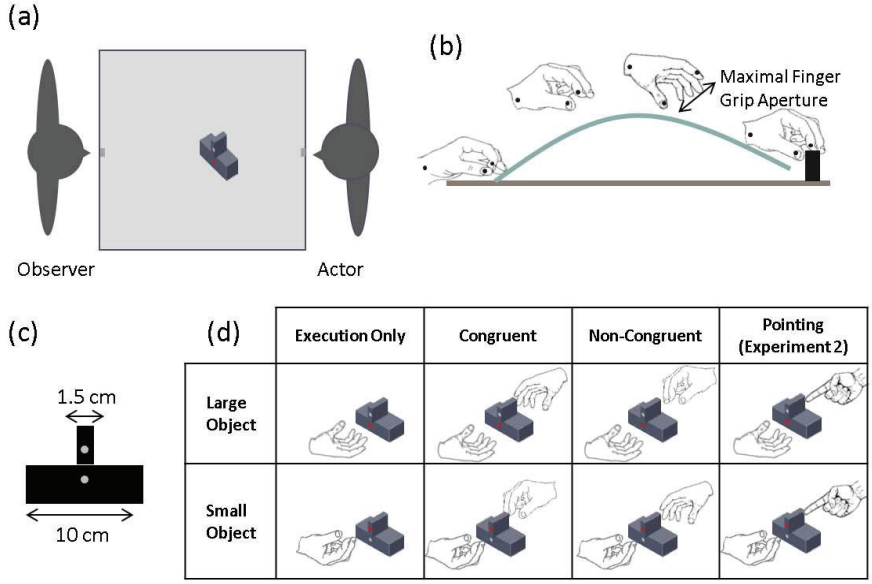


Figure 6.1 : Experimental design. a Experimental set-up including an actor and an observer. **b** Movement trajectory. 3 markers were placed on the participant's hand: on the wrist, the thumb and the index. **c** Object description. 4 LED were placed on the object, 2 on both sides for the actor and the observer and indicated the part of the object to be grasped. **d** Experimental conditions: execution-only, congruent and non-congruent conditions, as well as the pointing condition for Experiment 2

The experiment included 3 different conditions (including 2 sub-conditions) (Figure 6.1d):

- *Execution only (control condition)*: the observer reached for and grasped either the small (SE) or the large (LE) object and the actor did not perform any movement.
- *Congruent condition*: the observer and the actor performed movements towards the same object: small (SC) or large (LC).
- *Non-congruent condition*: the observer grasped the small object (SNC) or the large one (LNC) while the actor grasped the other one.

Each sub-condition was presented 25 times in a pseudorandom order. Pseudo-randomisation was performed to ensure that a given condition was not presented more than twice consecutively. In total, the experiment was composed of 150 trials, each lasting approximately 3 s. Instructions were displayed with red lights to indicate which part of the object to grasp. The lights were affixed to each part of the object and to each side of the object that was visible only to the participant concerned (observer or actor).

The observer was asked to look at the actor's hand throughout the trials. At the beginning and the end of each trial, both participants were asked to place their right hand at a starting position on the table, with their right thumbs and index fingers held in a pinch grip position. Participants were instructed to begin their movements as soon as the instructions switched on (Go instruction). The actor's and the observer's instructions were desynchronised so that, despite the reaction time variability, the actor always began his/her movement before the observer. No

precise instruction was given concerning the speed of the movement and participants were asked to perform their movement at their own pace.

Two delays were tested to measure the influence of the movement and were conducted in two different blocks:
200 ms delay: 200 ms between the instructions: the movements of the actor and the observer were almost synchronised.
1 s delay: 1 second between the instructions: the actor's movement occurred before the observer's movement.

c. Kinematics acquisition and analysis

An Optotrak 3020 (Northern Digital Inc., Waterloo, Ontario, Canada) was used to record the spatial position of active markers (infrared light-emitting diode) at a sampling rate of 250 Hz and a spatial resolution of 0.1 mm. Three markers were placed on each participant's hand: on the thumb, the index finger and the wrist. Raw data were pre-processed using a second-order Butterworth dual pass filter (cut-off frequency, 10 Hz). Kinematic parameters were assessed for each individual movement using Optodisp software (Optodisp Copyright INSERM-CNRS-UCBL (Marc Thevenet, Yves Paulignan, Claude Prablanc) 2001). The transport component was analysed using the amplitude (Vel) of the wrist velocity peaks (mm/s) as well as movement duration (Duration) (ms). The grasp component was assessed by the maximal amplitude of the finger grip (i.e. the distance between the thumb and the index finger [Figure 6.1b]) and the latency of the event. Movement onset (reaction time) and termination (offset) were determined to be the first and last value, respectively, in a sequence of at least eleven increasing, or decreasing points on the wrist velocity profile. Wrist velocity peak was determined to be the maximal value in the velocity profile. Kinematic parameters were determined for each individual trial and were then averaged for each participant and condition. All false and outlying trials (± 2 SD) were removed from the analysis. Repeated-measures ANOVAs (Delay × Size × Condition) were performed on all these parameters to compare the conditions. The Newman-Keuls test was used for all *post hoc* comparisons. A significance level of $p<0.05$ was chosen.

2.2. Results Experiment 1

Reaction time:

A repeated-measures ANOVA (Delay × Size × Condition) revealed significant effects of Delay ($F(1,13)=13.7$; $p<0.003$), Condition ($F(2,23)=29.4$; $p<0.0001$) and the interaction of Delay × Size × Condition ($F(2,26)=4$; $p<0.03$). Newman-Keuls *post-hoc* analyses showed that for the 200 ms delay, the reaction time was shorter for the small object only in the SC condition compared to the SNC condition ($p<0.03$) and compared to the SE condition ($p<0.03$). For the 1s delay, movement onset was more delayed in the execution-only condition compared to the congruent (Small: $p<0.001$, Large: $p<0.001$) and the non-congruent conditions (Small: $p<0.001$, Large: $p<0.001$). Moreover, for the small object only, reaction time was shorter in the SC condition compared to the SNC condition ($p<0.001$). The results are displayed in Table 6.1.

Transport component analysis (Vel/Duration):

For the movement duration, a repeated-measures ANOVA (Delay × Size × Condition) revealed significant effect of Size ($F(1,13)=10.4$; $p<0.01$). These results are displayed in Table 6.1. Movement towards the small object was shorter than the movement towards the large object. The ANOVA also revealed a significant effect of Condition ($F(2,26)=17.2$; $p<0.0001$). *Post-hoc*

analyses showed that for both delays movement was shorter in the congruent ($p<0.001$) and the non-congruent ($p<0.001$) conditions compared with the execution-only condition. The results are displayed in Figure 6.2a-b.

Concerning the maximal velocity peak, a repeated-measures ANOVA (Delay × Size × Condition) revealed a significant effect of Delay ($F(1,13)=5,9$; $p<0.04$) and a significant interaction Delay × Size × Condition ($F(2,26)=3.8$; $p<0.04$). *Post-hoc* analyses showed that for the 200 ms delay only, movement was faster in the congruent (Large: $p<0.001$, Small: $p<0.01$) and the non-congruent (Large: $p<0.001$, Small: $p<0.01$) conditions compared to the execution only condition. No significant differences were found for the 1 s delay.

Grasp component analysis (Maximal Grip Aperture):

Both amplitude and latency of the maximal grip aperture were analysed. These results are displayed in Table 6.1 and in Figures 6.2c and 6.2d. A repeated-measures ANOVA (Delay × Size × Condition) for the maximal grip aperture amplitude revealed a significant effect of Size ($F(1,13)=741$; $p<0.0001$) and a significant interaction of Delay × Size × Condition ($F(2,26)=3.5$; $p<0.05$). As expected, the grip amplitude was greater for the large object than for the small object. *Post-hoc* analyses revealed that for the small object and the delay of 200 ms only, the aperture amplitude was smaller in the congruent condition (SC) than in the execution-only (SE) ($p<0.02$) and the non-congruent (SNC) conditions ($p<0.02$) (Figure 6.2c). No effect was found for the large object. No significant differences were found for the 1 s delay.

Analysis of the latency of the maximal grip aperture revealed a significant effect of Delay ($F(1,13)=10.9$; $p<0.01$) and of Size ($F(1,13)=49.2$; $p<0.0001$). The latency was generally longer for the large object than for the small object and for the 1 s delay than for the 200 ms delay. A significant interaction of Delay × Condition was also found ($F(2,26)=10.1$, $p<0.0001$). *Post-hoc* analyses revealed that for the 200ms delay alone, latency in the congruent condition was shorter than in the execution-only ($p<0.001$) and the non-congruent conditions ($p<0.04$). Moreover, latency was also shorter in the non-congruent condition than in the execution-only condition ($p<0.01$). There was no difference for the 1 s delay.

The analysis of the latency of the maximal aperture as a percentage of the movement duration revealed a significant effect of Delay ($F(1,13)=13.7$; $p<0.003$), Size ($F(1,13)=67.3$; $p<0.0001$) and a significant interaction of Delay × Condition ($F(2,26)=5.7$; $p<0.01$). *Post-hoc* analysis revealed that for the 200 ms delay, the maximal aperture occurred significantly earlier in the congruent condition compared to the non-congruent condition ($p<0.05$). For the 1 s delay the maximal aperture occurred earlier in the execution-only condition compared with the congruent ($p<0.04$) and the non-congruent ($p<0.03$) conditions.

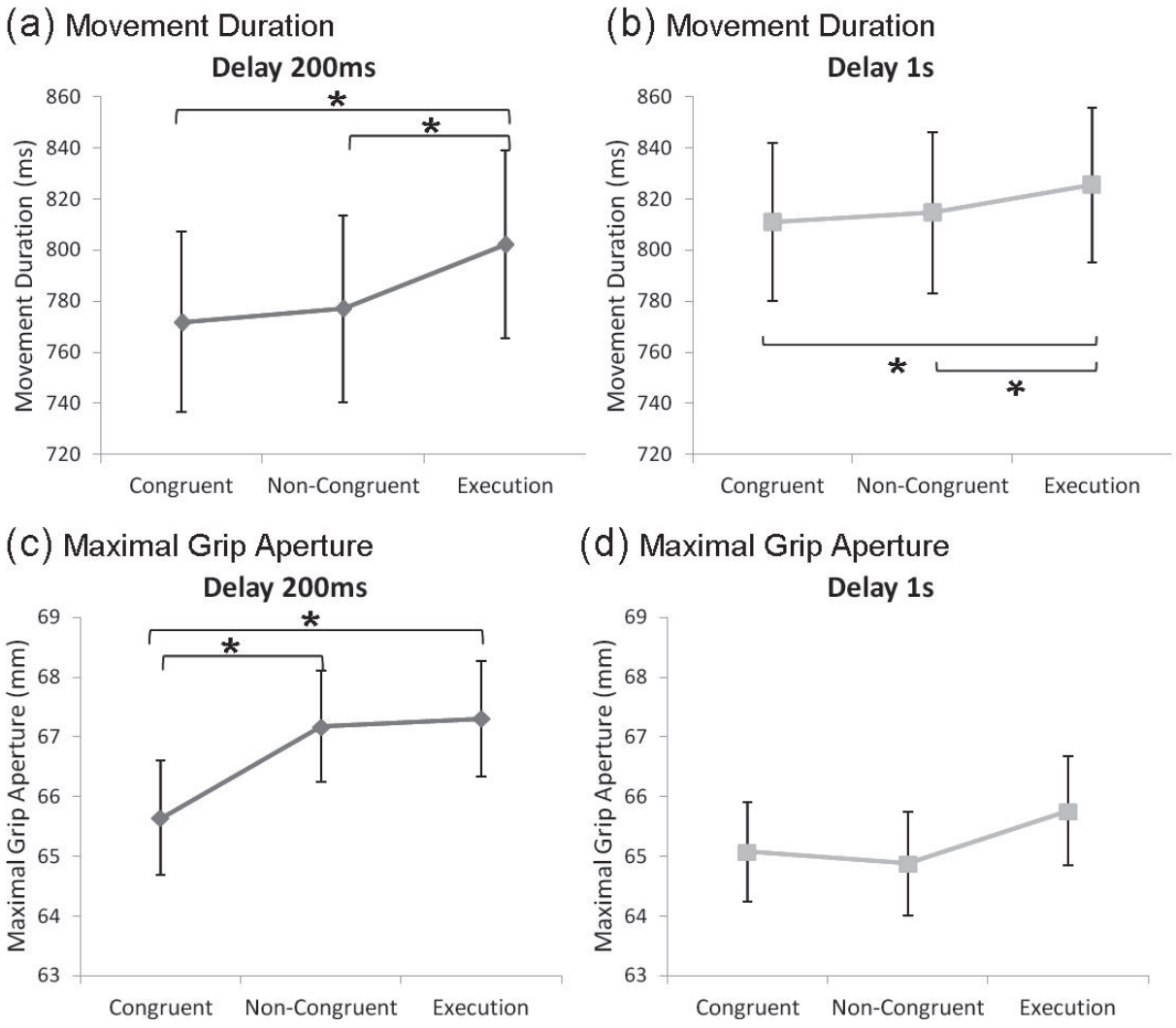


Figure 6.2 : Experiment 1. **a**–**b** Mean values of movement duration averaged for both objects for **a** the 200 ms delay and for **b** the 1 s delay. **c**–**d** Mean values of the amplitude of the maximal grip aperture for the small object only for **c** the 200 ms delay and **d** for the 1 s delay. *Error bars* represent standard error of the mean (SEM). *$p < 0.05$

Table 6.1 : Kinematic results for Experiment 1. Averaged values for all analysed parameters for each condition.

Delay	Size	Condition	Reaction Time (ms)	Duration (ms)	Vel (mm/s)	GripMax (mm)	LatGrip (ms)	%Grip (%)
200 ms	Large	*Congruent*	154 ± 14	785 ± 37	1027 ± 60	120.8 ± 0.7	550 ± 34	69.4 ± 1.6
		Non-congruent	158 ± 17	789 ± 37	1018 ± 57	120.1 ± 0.6	561 ± 35	70.7 ± 2
		Movement only	158 ± 15	813 ± 37	999 ± 54	120.4 ± 0.7	580 ± 36	70.7 ± 1.8
	Small	*Congruent*	142 ± 14	758 ± 34	1019 ± 55	65.6 ± 0.9	395 ± 25	51.8 ± 2
		Non-congruent	156 ± 14	765 ± 36	1016 ± 54	67.2 ± 0.9	411 ± 23	53.5 ± 1.5
		Movement only	157 ± 18	791 ± 37	1005 ± 52	67.3 ± 0.9	427 ± 27	53.7 ± 1.9
1 second	Large	*Congruent*	172 ± 17	820 ± 30	949 ± 52	120.6 ± 0.6	617 ± 36	74.6 ± 2
		Non-congruent	169 ± 17	827 ± 30	956 ± 55	120.9 ± 0.7	617 ± 33	74.3 ± 1.9
		Movement only	239 ± 17	839 ± 28	956 ± 60	120.3 ± 0.7	614 ± 38	72.7 ± 2.3
	Small	*Congruent*	160 ± 16	802 ± 31	955 ± 53	65.1 ± 0.8	450 ± 29	55.7 ± 2.3
		Non-congruent	182 ± 18	802 ± 33	957 ± 53	64.9 ± 0.9	448 ± 26	55.7 ± 2.2
		Movement only	226 ± 18	815 ± 32	954 ± 56	65.8 ± 0.9	440 ± 30	53.7 ± 2.6
ANOVA (Delay)			F(1,13)=13.7 ; p<0.003	F(1,13)=2.9 ; ns	F(1,13)=5.9 ; p<0.04	F(1,13)=0.5 ; ns	F(1,13)=10.9 ; p<0,01	F(1,13)=13.7 ; p<0,003
ANOVA (Size)			F(1,13)=3 ; ns	F(1,13)=10.4 ; p<0.01	F(1,13)=0 ; ns	F(1,13)=741 ; p<0.0001	F(1,13)=49.2 ; p<0.0001	F(1,13)=67.3 ; p<0.0001
ANOVA (Condition)			F(2,26)=29.4 ; p<0.0001	F(2,26)=17.2 ; p<0.0001	F(2,26)=3.1 ; ns	F(2,26)=1.6 ; ns	F(2,26)=1.9 ; ns	F(2,26)=0.5 ; ns
ANOVA (Delay*Size)			F(1,13)=0.2 ; ns	F(1,13)=0.2 ; ns	F(1,13)=0.2 ; ns	F(1,13)=1.7 ; ns	F(1,13)=1.2 ; ns	F(1,13)=0.8 ; ns
ANOVA (Delay*Condition)			F(2,26)=25.9 ; p<0.0001	F(2,26)=2.8 ; ns	F(2,26)=2.5 ; ns	F(2,26)=0.4 ; ns	F(2,26)=10.1 ; p<0.0001	F(2,26)=5.7 ; p<0.01
ANOVA (Size*Condition)			F(2,26)=3.5 ; p<0.05	F(2,26)=0.1 ; ns	F(2,26)=0.4 ; ns	F(2,26)=4.5 ; p<0.02	F(2,26)=0.9 ; ns	F(2,26)=0.1 ; ns
ANOVA (Delay*Size*Condition)			F(2,26)=4 ; p<0.03	F(2,26)=0.4 ; ns	F(2,26)=3.8 ; p<0.04	F(2,26)=3.5 ; p<0.05	F(2,26)=0.1 ; ns	F(2,26)=0.1 ; ns

Mean values ± standard error of the mean (SEM).

2.3. Discussion Experiment 1

The results of the experiment 1 showed two different types of interference. First, a non-specific facilitation of the duration of the transport component (i.e. observation of a movement compared to no observation) was found when movements occurred within 200 ms and 1 second. This effect was also identified on the velocity peak but only when movement execution occurred synchronously with movement observation (200 ms delay).

Second, a specific facilitation of the congruent movement compared to non-congruent movement was found on both the amplitude and the latency of the maximal grip aperture but only for the 200 ms delay. These results seem to demonstrate a facilitation of movement execution, specifically a facilitation of the initiation of movement and an optimisation of grip aperture, when observing congruent action. A specific optimisation of movement onset (reaction time) was also found in the congruent condition under both delays conditions.

The observed specific facilitation was found only when the observer grasped the small object. We did not find any specific influence on grip amplitude when participants grasped the large object while observing the actor grasping the small one. There may be two explanations for this result. It is possible that the observation of grasping a smaller object does not influence movement execution, or it is possible that physical constraints masked this influence. In the first scenario, participants may not be influenced by the prehension of a smaller object because a minimal aperture is needed to grasp the object, and a decrease in the grip aperture may compromise a correct grasping action. Alternatively, the large object was 10 cm wide, and it seemed that some observers with small hands were at maximal extension when grasping it. Therefore, the observer's hand was already maximally extended and any variation of grip aperture would have been impossible.

The present study also considered the delays between the observed and executed actions. In agreement with Christensen et al. (2011), a delay between these two events seems essential to demonstrate any influence. No effect was measured on the grasp component for the 1 s delay. Therefore, it appears that observation of a congruent grasping action during execution of a similar action facilitates precision of the grasp component only if the two events occur simultaneously.

A second experiment, with a "non-grasping" condition, was performed to confirm the results of experiment 1 which found that this facilitation was specific to grasping actions. The second experiment provides a better understanding of how grasping actions specifically influence the kinematics of the movement compared to a pointing movement.

3. Experiment 2

3.1. Material and Methods

a. Participants

Fourteen healthy young adults (mean age: 21.6, 6 women and 8 men) participated in this study. None of them had participated in the first experiment. All were right-handed (mean scores: 0.76 Edinburgh test (Oldfield 1971)) and had normal or corrected-to-normal vision. They reported no history of neurological disease or psychological issues. The study was approved by the Ethical Committee CPP Sud-Est II and all participants gave their written informed consent.

b. Procedure

The procedure of the second experiment was similar to that of the first experiment with addition of a condition to investigate whether a different movement of the actor, such as a pointing action, could also influence motor behaviour:

- Execution-only (control condition): the observer reached for and grasped either the small (SE) or the large (LE) object and the actor did not perform any movement.

-Pointing condition (control condition): the observer reached for and grasped either the small (SP) or the large (LP) object while the actor performed a pointing movement towards the centre of the object's side (see Figure 6.1d).

-Congruent condition: the observer and the actor performed movements toward the same object: Small (SC) or Large (LC).

-Non-congruent condition: the observer grasped the Small object (SNC) or the Large one (LNC) while the actor grasped the other one.

In total, the experiment was composed of 200 trials. As in experiment 1, two delays between the actor's and the observer's instructions were tested.

200 ms delay: 200 ms between the instructions: the movements of the actor and the observer were almost synchronised.

1 s delay: 1 second between the instructions: the actor's movement occurred before the observer's movement.

c. Kinematics acquisition and analysis

The same acquisition parameters were chosen as in experiment 1, and the same analysis was conducted.

3.2. Results Experiment 2

All results are displayed in Table 6.2.

Reaction Time:

A repeated-measures ANOVA (Delay × Size × Condition) revealed significant effects of Condition ($F(3,39) = 41$; $p < 0.0001$) and the interaction of Delay × Size × Condition ($F(3,39)= 5.1$; $p < 0.005$). Post-hoc analyses showed that for the 200 ms delay there was no difference between conditions. However, for the 1 s delay, the reaction time was longer in the execution-only condition compared to all other conditions (All $p < 0.001$). Moreover, for the small object only (delay 1 s), the reaction time was shorter in the congruent (SC) condition compared to the non-congruent (SNC) condition ($p < 0.002$). The results are displayed in Table 6.2.

Transport component analysis (Vel/Duration):

The results are displayed in Table 6.2 and Figure 6.3. For movement duration, a repeated-measures ANOVA (Delay × Size × Condition) revealed significant effects of Delay ($F(1,13) = 34.9$; $p < 0.0001$) and Condition ($F(3,39) = 5.5$; $p < 0.004$). Post-hoc analyses showed that the movement was generally shorter in the non-congruent (SNC) condition compared to execution-only condition ($p<0.002$). For peak amplitude of movement velocity, a significant Delay effect was observed ($F(1,13)= 6.8$; $p<0.03$). Movements were globally faster (duration and velocity) when the delay was 200 ms than when it was 1 s.

Grasp component analysis (Maximal Grip Aperture)

The results are displayed in Table 6.2 and Figure 6.3. A repeated-measures ANOVA (Delay × Size × Condition) for the maximal grip aperture amplitude revealed a significant effect of Size $F(1,13) = 551$; $p < 0.0001$) but there was surprisingly no effect of condition, as had been previously reported in Experiment 1. Post hoc analyses were performed to further understand our findings. As in Experiment 1, with only the 200 ms delay and the small object, the amplitude of the maximal grip aperture was decreased in the congruent condition (SC) compared with the non-congruent (SNC: $p < 0.004$) and the pointing conditions (SP: $p < 0.005$). The difference in the comparison with the execution-only condition was not significant (SE: $p = 0.07$) (see Figure 6.3). For the 1 s delay, the amplitude was significantly decreased in the SC condition compared with the SE condition ($p < 0.02$). Significant effects of Delay ($F(1,13) = 14.9$; $p < 0.002$), Size ($F(1,13) = 105$; $p < 0.0001$) and Condition ($F(2,26) = 5.8$; $p < 0.003$) were also observed for the latency of the maximal grip aperture. Post hoc analyses showed that latency of maximal grip aperture, alike movement duration, was longer in the execution-only condition than in the other conditions: congruent ($p < 0.03$), non-congruent ($p < 0.002$) and pointing ($p < 0.05$). No other significant difference was found. The analysis of latency of the maximal aperture as a percentage of the movement duration revealed only a significant effect of size ($F(1,13) = 125$; $p < 0.0001$).

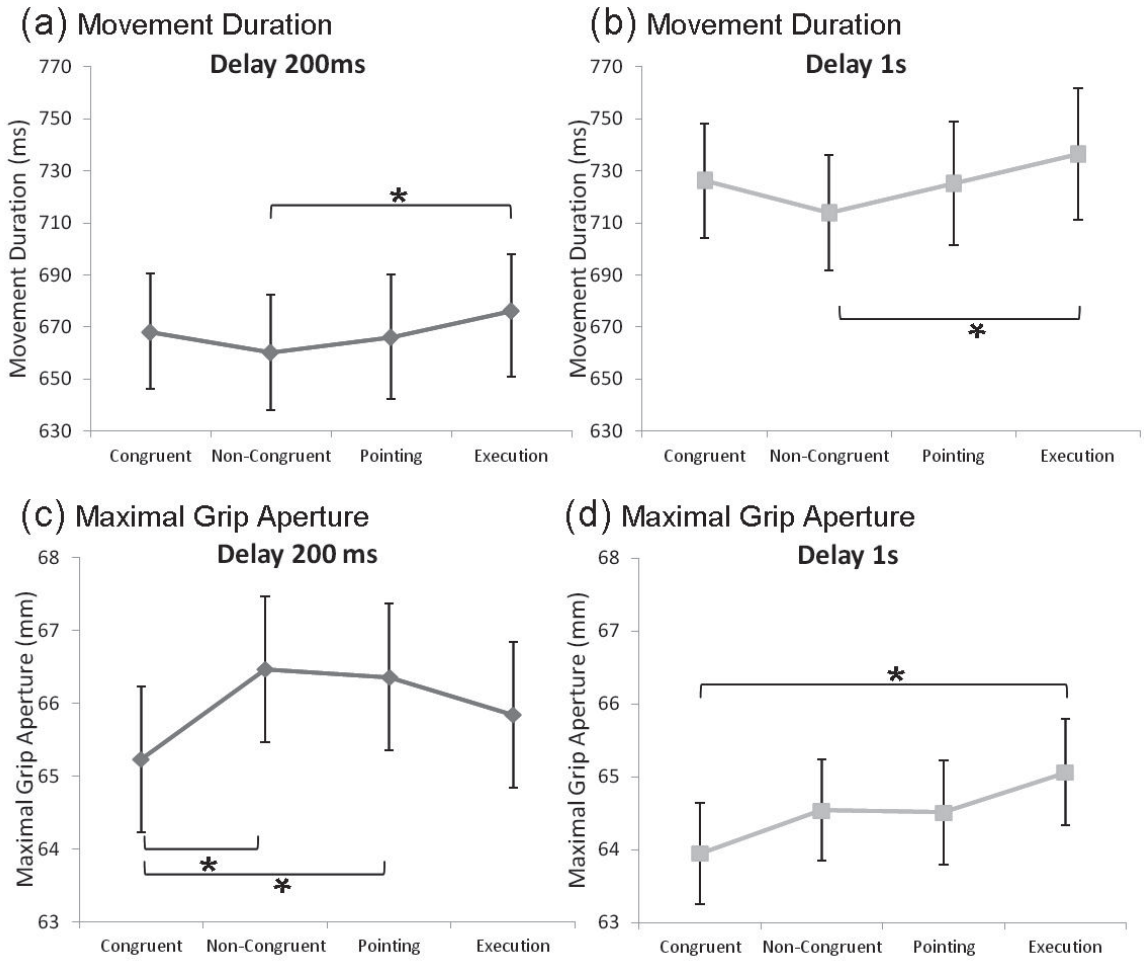


Figure 6.3 : Experiment 2. a–b Mean values of movement duration averaged for both objects for **a** the 200 ms delay and for **b** the 1 s delay. **c–d** Mean values of the amplitude of the maximal grip aperture for the small object only for **c** the 200 ms delay and **d** for the 1 s delay. *Error bars* represent standard error of the mean (SEM). *$p < 0.05$

Table 6.2 : Kinematic results for Experiment 2. Averaged values for all analysed parameters for each condition. Mean values ± standard error of the mean (SEM).

Delay	Size	Condition	Reaction Time (ms)	Duration (ms)	Vel (mm/s)	GripMax (mm)	LatGrip (ms)	%Grip (%)
200 ms	Large	*Congruent*	173 ± 5	670 ± 23	955 ± 44	122.7 ± 0.5	482 ± 19	71.6 ± 1.2
		Non-congruent	169 ± 5	660 ± 23	964 ± 46	122.7 ± 0.5	475 ± 19	71.8 ± 1.2
		Pointing	161 ± 5	666 ± 23	952 ± 44	122.3 ± 0.5	478 ± 19	71.6 ± 1.3
		Movement only	163 ± 6	673 ± 20	949 ± 43	122.5 ± 0.5	490 ± 17	72.5 ± 1.3
	Small	*Congruent*	167 ± 5	666 ± 22	959 ± 42	65.2 ± 0.7	365 ± 20	54.6 ± 2.4
		Non-congruent	162 ± 5	661 ± 22	965 ± 45	66.5 ± 0.7	364 ± 18	55.1 ± 2.5
		Pointing	162 ± 7	666 ± 25	961 ± 44	66.4 ± 0.7	372 ± 16	56 ± 2.2
		Movement only	169 ± 5	679 ± 24	952 ± 42	65.8 ± 0.7	382 ± 21	56.2 ± 2.8
1 second	Large	*Congruent*	154 ± 11	730 ± 25	918 ± 48	121.9 ± 0.5	530 ± 22	71.4 ± 1.3
		Non-congruent	147 ± 9	728 ± 24	913 ± 46	122.4 ± 0.5	536 ± 23	72.5 ± 1.8
		Pointing	153 ± 9	729 ± 25	908 ± 48	121.9 ± 0.5	538 ± 23	72.6 ± 1.5
		Movement only	224 ± 11	737 ± 26	908 ± 47	122.6 ± 0.5	542 ± 24	72.3 ± 1.4
	Small	*Congruent*	142 ± 11	722 ± 19	926 ± 44	64.0 ± 0.7	412 ± 23	55.8 ± 2.6
		Non-congruent	168 ± 13	670 ± 20	922 ± 51	64.5 ± 0.7	392 ± 22	54.8 ± 2.6
		Pointing	148 ± 10	721 ± 23	919 ± 45	64.5 ± 0.7	411 ± 20	55.8 ± 2.2
		Movement only	222 ± 9	736 ± 25	927 ± 46	65.1 ± 0.7	418 ± 21	55.5 ± 1.9
ANOVA (Delay)			F(1,13)=0.2 ; ns	F(1,13)=34.9 ; p<0,0001	F(1,13)=6.8 ; p<0.03	F(1,13)=0.6 ; ns	F(1,13)=14.9 ; p<0.002	F(1,13)=0.5 ; ns
ANOVA (Size)			F(1,13)=0.1 ; ns	F(1,13)=1.2 ; ns	F(1,13)=2.3 ; ns	F(1,13)=551 ; p<0.0001	F(1,13)=105 ; p<0.0001	F(1,13)=125 ; p<0.0001
ANOVA (Condition)			F(3,39)=41 ; p<0,0001	F(3,39)=5.5 ; p<0,004	F(3,39)=1.6 ; ns	F(3,39)=2.2 ; ns	F(3,39)=5.8 ; p<0.003	F(3,39)=1.4 ; ns
ANOVA (Delay*Size)			F(1,13)=0,2 ; ns	F(1,13)=2.2 ; ns	F(1,13)=3.2 ; ns	F(1,13)=0.4 ; ns	F(1,13)=3.2 ; ns	F(1,13)=0.1 ; ns
ANOVA (Delay*Condition)			F(3,39)=28.3 ; p<0,0001	F(3,39)=0.2 ; ns	F(3,39)=2.3 ; ns	F(3,39)=1.5 ; ns	F(3,39)=0.2; ns	F(3,39)=0.4 ; ns
ANOVA (Size*Condition)			F(3,39)=2.4 ; ns	F(3,39)=1.7 ; ns	F(3,39)=0.3; ns	F(3,39)=1.9; ns	F(3,39)=1.2; ns	F(3,39)=0.5; ns
ANOVA (Delay*Size*Condition)			F(3,39)=5.1 ; p<0,005	F(3,39)=1.2 ; ns	F(3,39)=0.4 ; ns	F(3,39)=1.2 ; ns	F(3,39)=2.3 ; ns	F(3,39)=0.9 ; ns

3.3. Discussion Experiment 2

The results obtained in experiment 1 were partially replicated in experiment 2. For the transport component, a general facilitation of the movement (observation of a movement compared to no observation) was found when comparing the non-congruent and execution-only conditions. However, for the 200 ms delay, the specific facilitation of amplitude of maximal grip aperture in the congruent condition was replicated when grasping the small object but was weaker (congruent compared to execution-only was not significant). For the 1 s delay, a non-specific facilitation of reaction time (movement compared with no movement) and a specific facilitation of reaction time in the congruent condition were also found. A difference in the maximal grip aperture was found only when comparing congruent and execution-only conditions (1 s delay). This might indicate that even a delayed observation can influence the grasp component of the movement. However, it is difficult to speculate about the specificity of this influence given the absence of any effect for the other conditions.

This second experiment provides evidence that the specific facilitation of grip aperture when observing congruent actions is a rather robust phenomenon. On the contrary, non specific facilitation may be more flexible and dependent on experimental conditions.

4. General Discussion

In this study, we attempted to identify effects of movement observation on the kinematics of a reach-to-grasp action and determine if the delay between observation and execution influenced the effects. We found a congruency-specific facilitation of movement execution of the grasp component, only when observing a congruent action. We also showed that this influence was observed only when movement execution and observation were nearly synchronous. These effects must result from the temporary activation of the mirror neuron system during movement observation leading to a "motor resonance" in the motor system (Blakemore and Frith 2005). We will now discuss the different effects on grasp and transport components of the movement, and how this modulation depends on the delay between observed and executed movements.

Grasp component

The congruency-specific influence on the grasp component was expressed in the amplitude and the latency of the maximal grip aperture, but only for the 200 ms delay. The amplitude of the maximal grip aperture was significantly smaller when participants observed the same movement compared with when the participants observed the larger object to be grasped or observed no movement at all. Although we identified an influence on movement execution by movement observation, our results differed from previous studies (Castiello et al. 2002; Dijkerman and Smit 2007; Edwards et al. 2003). In previous experiments, observing a non-congruent action (larger object) increased the participant's grip amplitude, but there was no effect of congruent observation. Our results showed the opposite outcomes. Although these results seemed contradictory, motor influence may be two-sided: facilitation for congruent actions and interference for non-congruent actions. These differences could be related to different experimental designs. In the previous studies, the size of the target was available for the observer as soon as he/she opened his/her eyes. Therefore, the fact that both observer and actor were grasping the same object (rather than different objects as in Dijkerman & Smit, 2007) might have induced facilitation in the congruent condition. Alternatively, in Dijkerman and Smit's study (2007), the participant could see the actor's action from the side, and seeing the actor's hand at

the side of the visual field may disrupt movement execution, leading to the interfering effect in the non-congruent condition. In contrast, in the present experiment, the actor's hand was visible to the observer all along the trial. This extended vision of the hand may be less disruptive, thereby inducing the observed facilitation.

We believe that our results demonstrate an optimisation of grip aperture. Grip aperture is known to be sensitive to uncertainty (Paulignan et al. 1991a; Schlicht and Schrater 2007). For example, Paulignan et al. (1991a) have shown that target uncertainty in movement prehension induced greater maximal amplitude of grip aperture. Therefore, we may assume that the reduction of maximal grip aperture in the congruent condition is evidence that the observer has greater confidence in the movement to be executed. This claim seems validated by the effects on grip latency shown in Experiment 1. Observing a congruent movement seems to facilitate an optimal grip aperture, allowing an object to be grasped more rapidly and with minimal effort.

This subtle influence on movement suggests a fine regulation process that could be mediated through the mirror neuron system. Indeed, the precise activation of specific mirror neurons during grasp observation may prime a specific motor command and optimise movement execution. Previous work on mirror neurons showed that strictly congruent neurons responded only to specific actions (Gallese et al. 1996). These strictly congruent neurons could consequently represent the neuronal mechanism of the facilitation. Previous studies on motor interference (Brass et al. 2000; 2001; Craighero et al. 2002) did not investigate precise kinematic parameters and thus may not have identified such fine regulation.

Transport component

We did not find that congruency influences the transport component, but we did observe that action observation caused a general non-specific facilitation of the transport component under both the congruent and non congruent conditions. Movements were initiated more rapidly and were globally shorter and faster when observing an action than when no movement was observed. Such an effect was also described in a previous work (Ménoret et al, submitted) and in Dijkerman and Smit's study. Because the transport component in our study is globally the same between all executed movements, the observation of these object-directed actions, which share common motor properties involving shoulders, elbow and wrist (Kaminski and Gentile 1986), may activate the mirror neurons and therefore facilitate movement initiation and execution. However, it is also possible that this facilitation arises from a competition between the participants to grasp the object. Indeed, in trials with the 200 ms delay, both participants grasped the object almost simultaneously. The observers may accelerate their movements because they want to grasp the object at the same time as the actors. On the contrary, for the 1 s delay, the urge to grasp the object is weaker because the actor has already grasped it, and therefore the transport component is not facilitated.

Influence of the delays: a transitory activation of mirror neurons

The present study also focused on the delay between observed and executed action. As shown by Christensen et al. (2011), we found that the delay between observed and executed action is critical for observing any effect of observation. Indeed, movement execution, especially the grasp component, was affected by the congruency of the observed action when it occurred nearly synchronously with movement onset (200 ms). However, such an effect was not found if the observed movement occurred well before movement execution (1 s). An exception to this finding was that the reaction time in experiment 2 was shorter in the congruent conditions compared to

non-congruent and control conditions. Previous studies (Castiello et al. 2002; Edwards et al. 2003) tested whether prior movement observation could prime movement execution. In their experiments, they asked the participants to observe an actor performing a grasping action toward an object or to observe the object only, each for 3 seconds. After a long "blind" period (also 3 s), each participant was asked to grasp an object on a table. The object was either the same object as previously observed or an object of a different size. The experimenters found that the exchange of the object with an object of a different size could influence movement execution, particularly the transport component, but this influence could also be triggered by simply viewing the object. The measured effect seemed therefore more related to the prior encoding of the grasping action according to object size more than to the observed movement itself. We precluded this effect by having both objects always present, leaving only information about the actor's kinematics. Our results tend to show that the influence was maximal when the observed action occurred slightly before onset (200ms condition) and not well before the execution (1 s condition).

The importance of the delay between the two events had already been investigated and had been identified as an important parameter for motor interference and facilitation (Catmur et al. 2011; Christensen et al. 2011). In a TMS experiment, Catmur and collaborators (2011) showed that mirror motor facilitation was optimal when a TMS pulse was given 300 ms after the onset of the observed movement. Therefore, it seems that the benefit/interference of the mirror neuron activation, which was maximal during "short delays", is time-limited, suggesting that the activation of mirror neurons is transitory. Thus, delays between processing the observed movement and execution the movement need to be optimal to produce maximal facilitation.

In conclusion, this study provides additional evidence for motor resonance theory and shows that the observation of action can modulate movement execution mediated by the mirror neuron system. These modulations, both specific and non-specific, optimise both the transport and the grasp components. More importantly, the time course of the events is an essential factor for this modulation, implying a transitory activation of the mirror neuron system that most likely optimises motor exchange between two interacting individuals.

5. Acknowledgments

This research was supported by the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) and a PhD fellowship from the Direction Générale de l'Armement (DGA). We are grateful to Nathaniel Zerbib for his help for data acquisition and analysis. We are grateful to two anonymous reviewers for their fruitful comments on earlier versions of this article.

6. References

Blakemore S-J, Frith C (2005) The role of motor contagion in the prediction of action. Neuropsychologia 43:260–267.

Bouquet CA, Shipley TF, Capa RL, Marshall PJ (2011) Motor contagion: goal-directed actions are more contagious than non-goal-directed actions. Exp Psychol 58:71–78. doi: 10.1027/1618-3169/a000069

Brass M, Bekkering H, Prinz W (2001) Movement observation affects movement execution in a simple response task. Acta Psychol (Amst) 106:3–22.

Brass M, Bekkering H, Wohlschläger A, Prinz W (2000) Compatibility between observed and executed finger movements: comparing symbolic, spatial, and imitative cues. Brain Cogn 44:124–143.

Buccino G, Binkofski F, Fink GR, et al. (2001) Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study. Eur J Neurosci 13:400–404.

Castiello U, Lusher D, Mari M, et al. (2002) Observing a human or a robotic hand grasping an object: Differential motor priming effects. Common mechanisms in perception and action: Attention and performance XIX 315–333.

Catmur C, Mars RB, Rushworth MF, Heyes C (2011) Making mirrors: premotor cortex stimulation enhances mirror and counter-mirror motor facilitation. J Cogn Neurosci 23:2352–2362. doi: 10.1162/jocn.2010.21590

Christensen A, Ilg W, Giese MA (2011) Spatiotemporal tuning of the facilitation of biological motion perception by concurrent motor execution. J Neurosci 31:3493–3499. doi: 10.1523/JNEUROSCI.4277-10.2011

Craighero L, Bello A, Fadiga L, Rizzolatti G (2002) Hand action preparation influences the responses to hand pictures. Neuropsychologia 40:492–502.

Dijkerman HC, Smit MC (2007) Interference of grasping observation during prehension, a behavioural study. Exp Brain Res 176:387–396.

Edwards MG, Humphreys GW, Castiello U (2003) Motor facilitation following action observation: a behavioural study in prehensile action. Brain Cogn 53:495–502.

Fadiga L, Fogassi L, Pavesi G, Rizzolatti G (1995) Motor facilitation during action observation: a magnetic stimulation study. J Neurophysiol 73:2608–2611.

Fogassi L, Ferrari PF, Gesierich B, et al. (2005) Parietal lobe: from action organization to intention understanding. Science 308:662–667.

Gallese V, Fadiga L, Fogassi L, Rizzolatti G (1996) Action recognition in the premotor cortex. Brain 119 (Pt 2):593–609.

Gallese V, Fogassi L, Fadiga L, Rizzolatti G (2002) Action representation and the inferior parietal lobule. Common Mechanism in Perception and Action: Attention and performance. Oxford University Press, pp 247–266

Hardwick RM, Edwards MG (2012) Motor interference and facilitation arising from observed movement kinematics. Q J Exp Psychol (Hove) 65:840–847. doi: 10.1080/17470218.2012.672995

Jeannerod M (1984) The timing of natural prehension movements. J Mot Behav 16:235–254.

Jeannerod M (1981) Intersegmental coordination during reaching at natural visual objects. Attention and performance IX 9:153–168.

Kaminski T, Gentile AM (1986) Joint control strategies and hand trajectories in multijoint pointing movements. J Mot Behav 18:261–278.

Kilner JM, Marchant JL, Frith CD (2009) Relationship between activity in human primary motor cortex during action observation and the mirror neuron system. PLoS ONE 4:e4925.

Kilner JM, Paulignan Y, Blakemore SJ (2003) An interference effect of observed biological movement on action. Curr Biol 13:522–525.

Kupferberg A, Huber M, Helfer B, et al. (2012) Moving just like you: motor interference depends on similar motility of agent and observer. PLoS ONE 7:e39637. doi: 10.1371/journal.pone.0039637

Maeda F, Kleiner-Fisman G, Pascual-Leone A (2002) Motor facilitation while observing hand actions: specificity of the effect and role of observer's orientation. J Neurophysiol 87:1329–1335.

Mukamel R, Ekstrom AD, Kaplan J, et al. (2010) Single-neuron responses in humans during execution and observation of actions. Curr Biol 20:750–756. doi: 10.1016/j.cub.2010.02.045

Oldfield RC (1971) The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. Neuropsychologia 9:97–113.

Paulignan Y, Jeannerod M, MacKenzie C, Marteniuk R (1991a) Selective perturbation of visual input during prehension movements. 2. The effects of changing object size. Exp Brain Res 87:407–420.

Paulignan Y, MacKenzie C, Marteniuk R, Jeannerod M (1991b) Selective perturbation of visual input during prehension movements. 1. The effects of changing object position. Exp Brain Res 83:502–512.

Di Pellegrino G, Fadiga L, Fogassi L, et al. (1992) Understanding motor events: a neurophysiological study. Exp Brain Res 91:176–180.

Pineda JA (2008) Sensorimotor cortex as a critical component of an'extended'mirror neuron system: Does it solve the development, correspondence, and control problems in mirroring? Behavioral and Brain functions 4:47.

Rizzolatti G, Fogassi L, Gallese V (2001) Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action. Nat Rev Neurosci 2:661–670.

Schlicht EJ, Schrater PR (2007) Effects of visual uncertainty on grasping movements. Exp Brain Res 182:47–57. doi: 10.1007/s00221-007-0970-8

Stanley J, Gowen E, Miall RC (2007) Effects of agency on movement interference during observation of a moving dot stimulus. J Exp Psychol Hum Percept Perform 33:915–926. doi: 10.1037/0096-1523.33.4.915

Umiltà MA, Kohler E, Gallese V, et al. (2001) I know what you are doing. a neurophysiological study. Neuron 31:155–165.

Wallace SA, Weeks DL (1988) Temporal constraints in the control of prehensile movement. J Mot Behav 20:81–105.

Wallace SA, Weeks DL, Kelso JA (1990) Temporal constraints in reaching and grasping behavior. Human Movement Science 9:69–93.

Chapitre VII

Dans les chapitres précédents, nous avons vu que l'observation d'une action pendant l'exécution d'une action identique ou différente, pouvait moduler les performances motrices (temps de réaction, variabilité du mouvement, reconnaissance et discrimination de mouvements) (Brass et al., 2001a; Christensen et al., 2011; Kilner et al., 2003; Schütz-Bosbach and Prinz, 2007). Notre étude précédente, présentée dans le Chapitre VI, a permis de montrer que cette influence était fortement dépendante du délai entre l'exécution et l'observation des actions (Ménoret et al., 2013a). En effet, une modulation de l'activité motrice de l'observateur était mesurée seulement si le mouvement de l'acteur se produisait 200 ms avant celui de l'observateur. Cette modulation disparaissait si le délai entre observation et exécution était d'une seconde. Contrairement à de précédentes études (Dijkerman and Smit, 2007; Kilner et al., 2003), nous avons identifié une facilitation du mouvement lors de l'observation d'un mouvement congruent et nous n'avons pas mis en évidence de perturbation liée à l'observation. Nous avons même observé une facilitation non-spécifique de l'action lors de l'observation d'actions non-congruentes. Pour expliquer ces résultats, nous avons proposé que la facilitation soit due au protocole utilisé dans notre étude. En effet, dans notre étude, l'observateur déclenchait son mouvement après celui de l'acteur. De ce fait, l'observation du mouvement de l'acteur pourrait entrainer une activation préalable du système moteur lors de l'observation ce qui faciliterait l'action.

Afin de confirmer ces hypothèses, une autre étude a été mise en place utilisant un paradigme adapté de l'étude de Kilner et al. (2003). Etant donné que le décours temporel précis de la facilitation motrice reste incertain, nous avons cherché à identifier les corrélats neuronaux de cette influence. Peu d'études ont étudié l'activité cérébrale de participants lors de l'action et l'observation simultanées (Brass et al., 2001b; Stanley and Miall, 2007). L'étude en IRMf de Brass et collègues (2001b) a montré que, lors de l'action et l'observation simultanée, une plus forte activité des aires préfrontales et pariétales était mesurée dans la condition « non-congruente ». Leurs résultats suggèrent une inhibition de la réponse imitative dans la condition non congruente. Cependant, cette observation ne permet pas d'identifier le décours temporel de cet effet lors de l'observation de l'action.

Pour cela, nous avons couplé l'enregistrement cinématique des mouvements des deux participants et l'enregistrement EEG de l'observateur pour pouvoir identifier, sur les signaux EEG, des modifications qui pourraient être liées à celles observées au niveau cinématique. Dans cette étude, les participants, un acteur et un observateur, devaient effectuer des gestes de l'avant bras horizontaux ou verticaux. L'observateur voyait les mouvements de l'acteur alors que ce dernier ne voyait pas les mouvements de l'observateur. Trois conditions étaient testées : condition Congruente (*e.g.* acteur et observateur font des mouvements dans la même direction), Non-congruente (*e.g.* mouvements de direction différente) ou Exécution seule (*e.g.* seul l'observateur effectue un mouvement). Les mouvements des participants ont ensuite été analysés et l'EEG a été synchronisé sur le début des mouvements de l'acteur. Grâce à l'étude des potentiels moteurs et de la cinématique, nous avons pu comparer les conditions Congruente et Non-congruente à la fois au niveau comportemental et au niveau cérébral. Les potentiels moteurs sont des potentiels évoqués mesurés au niveau des électrodes centrales (Cz) et qui traduisent l'activité préparatoire motrice. Les plus connus sont le potentiel de préparation motrice et la variation contingente

négative qui sont des potentiels négatifs présents avant le déclenchement d'un mouvement (pour une revue voir Leuthold et al. 2004) et indiquent une activité des aires motrices. L'analyse temporelle des effets cinématiques et des potentiels évoqués nous a permis d'étudier le décours temporel de l'influence motrice et de mieux comprendre l'importance du délai entre l'observation et l'exécution.

Cette étude fait l'objet d'une publication dans la revue *Frontiers in Human Neurosciences.*

Motor resonance facilitates movement execution: an ERP and kinematic study

Mathilde Ménoret[1], Aurore Curie[1,2], Vincent des Portes[1,2], Tatjana A. Nazir[1] and Yves Paulignan[1]

1 - Laboratoire sur le Langage, le Cerveau et la Cognition L2C2, Institut des Sciences Cognitives, CNRS/UCBL, 67 Bd Pinel, 69675 Bron Cedex, France

2 - Hospices Civils de Lyon, Service de Neuropédiatrie, HFME, 69677 Bron Cedex, France

Abstract:

Action observation, simulation and execution share neural mechanisms that allow a common motor representation. It is known that when these overlapping mechanisms are simultaneously activated by action observation and execution, motor performance is influenced by the observation and vice versa. To understand the neural dynamics underlying this influence and to measure how variations in brain activity impact the precise kinematics of motor behaviour, we coupled kinematics and electrophysiological recordings of participants during the co-action/observation of congruent or non-congruent actions or during execution alone. We found increased velocity of the movement and a trajectory deviation of the executed action during the observation of congruent actions compared to the observation of non-congruent actions or execution alone. This facilitation was distinguishable from the motor-related potentials of the participants; the motor-related potentials were transiently stronger in the congruent condition around the onset of the executed movement, which occurred 300 ms after the onset of the observed movement. This facilitation seemed dependent not only on spatial congruency but also on the optimal temporal occurrence of the observation and execution events.

Keywords:
Motor resonance, Mirror Neurons, Kinematics, EEG, Motor system.

1. Introduction

Action observation, simulation and execution share neural mechanisms that allow for common motor representation (Jeannerod, 2001; Prinz, 1997). Mirror neurons, initially discovered in monkeys, may represent a correlate of this "action observation-execution" matching system (Gallese and Goldman, 1998). Indeed, these mirror neurons, which have been identified in the macaque ventral premotor cortex and inferior parietal lobule, fire during the execution of an action but also during the observation of the same action (di Pellegrino et al., 1992; Gallese et al., 1996; Rizzolatti et al., 2001; Umiltà et al., 2001). Such mirror activities have also been described in human premotor and parietal cortices using functional magnetic resonance imaging (fMRI) and electroencephalography (EEG) (Buccino et al., 2001; Pineda, 2008; Kilner et al., 2009), leading to the hypothesis that there is a human "mirror neuron system" (MNS). Recently, using extracellular neuronal recordings, Mukamel et al. (2010) identified single neurons with mirror properties in the human supplementary motor area (SMA), the hippocampus, the parahippocampal gyrus and the entorhinal cortex. These regions, which are not classically described as being a part of the mirror system, may provide evidence that the MNS is more dispersed than initially thought (Keysers and Gazzola, 2010). Taken together, these findings suggest that observing an action and performing the same action activate overlapping networks, which raises the question of what happens when these events occur simultaneously, i.e., in joint action situations. Joint actions involve at least two participants acting together, simultaneously or alternatively to achieve a common goal (Sebanz et al., 2006). Therefore, coordinated behaviours are essential for successful interaction, and we may consider the implication of the Action-Observation network in such coordination and the importance of the optimisation of the temporal coordination between observed and executed actions (Knoblich et al., 2011).

It has been hypothesised that the co-activation of motor structures during execution and observation could result in a "motor resonance system" that may influence both the execution and the perception of the action (Blakemore and Frith, 2005). Several behavioural studies have tested this hypothesis (Brass et al., 2000, 2001a; Kilner et al., 2003; Stanley et al., 2007; Ramsey et al., 2010; Christensen et al., 2011; Schütz-Bosbach and Prinz, 2007; Casile and Giese, 2006). These studies tend to show that the simultaneous activation of the overlapping neural networks that process both movement observation and execution confers a measurable cost to motor control (Blakemore and Frith, 2005). For example, Kilner, Paulignan and Blakemore (2003) asked participants to perform arm movements while observing another person making the same (congruent) or qualitatively different (non-congruent) arm movements (horizontal or vertical). Greater variability was noted when participants observed someone performing incongruent movements compared to performing congruent ones. However, it also seems that observing an action can facilitate action execution. Brass and colleagues (2000), for instance, asked participants to perform finger movements while observing congruent or non-congruent movements. Although these authors observed an interference effect (longer reaction times (RT)) when participants were observing non-congruent movements, they found facilitation when participants observed congruent finger actions (shorter RTs).

Some studies have also investigated the complementary impact of the execution of an action on movement perception and observed facilitation or interference effects (Casile and Giese, 2006; Barchiesi et al., 2012; Cattaneo et al., 2011). This modulation has been referred to as "perception resonance" by Schutz-Bobach and Prinz (2007) or as a motor-to-visual after-effect by others

(Cattaneo et al., 2011; Barchiesi et al., 2012). Motor preparation (Fagioli et al., 2007), movement execution (Barchiesi et al., 2012; Cattaneo et al., 2011; Miall et al., 2006) and motor learning without visual feedback (Casile and Giese, 2006) can thus improve perceptual performance (e.g., movement discrimination). This effect may depend on the modulation of visuo-motor neurons in the premotor cortex, and this modulation may prime perception by selectively facilitating the recognition of related actions or actions that share features with the executed actions (Cattaneo et al., 2011). Taken together, all these findings emphasise the tight links between action and perception. However, little is currently known about the temporal dynamics of this cross-talk.

Catmur et al. (2011), Christensen et al. (2011) and Ménoret et al. (2013) have demonstrated that the motor resonance effect is sensitive to the temporal delay between movement execution and observation. For example in a TMS study, Catmur et al. (2011) showed that a delay of 250-300 ms between action observation and execution is crucial for the induction of a facilitation effect when stimulating the premotor cortex. Similarly, in one of our previous experiments, we could show that the temporal relationship of observation and execution is critical for the emergence of motor resonance (Ménoret et al., 2013). In this experiment, we tested whether the observation of a grasping action (directed towards a small or a large object) affects the execution of a congruent or non-congruent action. The observed action could occur shortly (200 ms) or well before (1 s) the onset of movement execution. We found that observing a congruent grasping action optimised the grasp component of the movement (i.e., the maximal grip aperture) only when the movements occurred within a 200 ms delay and not when they were separated by 1 second) (Ménoret et al., 2013). Finally, Christensen et al. (2011) found that interference or facilitation effects can be manipulated by the temporal relationship of movement execution and observation. Participants were asked to recognise a point-light stimulus controlled by their own movements in a scrambled mask during the execution of waving movements. The results of these authors showed that the identification of the movement was facilitated when the movement to be identified was congruent and synchronised with the movement being executed. Conversely, identification was disturbed when the movement to be identified was non-congruent or not synchronised with the performed movement (Christensen et al., 2011). These studies, and especially those by Catmur et al. (2011) and Ménoret et al. (2013), thus indicate that the optimal delay between observation and execution for maximising facilitation should be approximately 200-300 ms.

Few studies have attempted to investigate the neural correlates of such contagion effects. Brass and colleagues proposed that the interfering effects may result from an inhibitory mechanism that prevents automatic motor responses (Brass et al., 2001b). In an fMRI study, these authors showed that during incongruent trials, prefrontal and parietal cortices were more activated than during congruent trials. Similarly, Stanley & Miall (2007) reported enhanced activities in non-congruent trials in the superior parietal lobules and the dorsal premotor cortex. Thus, these results indicate that these areas may be involved in such inhibitory mechanisms that prevent the execution of an imitative response (Brass et al., 2001b). However, no studies have investigated the time course of this motor resonance largely because of the low temporal resolution of fMRI. In an ERP experiment, Van Schie et al. (2004) analysed the neural mechanisms of error processing during action observation. These authors found that the error-related negativity (ERN) as well as the lateralised readiness potential (LRP), which is a brain potential that is thought to reflect the preparation of motor activity, were modulated by the accuracy of the actor's observed response. Observing the correct response induces an LRP that is similar to the LRP observed

during the actual movement; by contrast, when the actor made an error the observer's LRP was less important. However, no effects were observed on the observer's electromyogram, and this study did not investigate the effect of simultaneous observation and execution.

The aim of the present study was to determine how the simultaneous observation and execution of actions influences the processing of others' actions and the execution of one's own actions. Indeed, in joint action situations during simultaneous actions (e.g. lifting a table), your partner's actions may influence your own actions to achieve successful coordination. However, the temporal dynamics of this influence are still poorly known. Using a fine-grained kinematic analysis coupled to high temporal resolution electroencephalography (EEG), we sought to confirm the temporal profile of "motor facilitation" in the context of real observations. During the observation of an actor's action, we measured how observers' behaviours and cerebral activities were modulated by the congruency of the observed action. For this, we modified the initial experiment of Kilner et al. (2003) described above and used a 300 ms delay between execution and observation, identified as optimal delay by previous studies (Ménoret et al., 2013; Catmur et al., 2011). Recordings of movement kinematics and the EEG provided us with the opportunity to analyse the precise kinematics of the movements (velocity, duration and trajectory) and to directly synchronise the electrophysiological events recorded from the observer with the outcome of the actor's motor output (i.e., the onset of visual information for the observer). Thorough analyses of standard kinematics parameters enabled us to precisely and completely describe how movement performance was influenced by the observation of an actor's movement. We expected to observe a facilitation of movement execution as indicated by earlier and stronger velocity peaks, shorter movement durations and optimised trajectories. The concurrent analysis of motor related potentials that are time-locked to the onset of the actor's movement, further allowed us to describe the time course of the motor contagion and the exact duration of the optimal time-window for inducing facilitation.

2. Material and Methods

2.1. Participants

Seventeen healthy participants (mean age: 23.7 (range: 19-35 years), 6 women and 11 men) took part in this experiment. They reported no history of neurological disease or psychological issues. All were right handed (mean scores: 0.76 Edinburgh test (Oldfield, 1971)) and had normal or corrected-to-normal vision. The study was approved by the Ethical Committee CPP Sud-Est II and all participants gave their written informed consent. An unknown partner was assigned to each participant.

2.2. Procedure

The experiment always involved a pair of participants, one referred to as the "observer" and the other as the "actor". Movement kinematics of both participants and the observer's EEG were recorded throughout the experiment. Pairs of participants were seated in front of each other. The actor was placed behind a black panel that prevented him from seeing the observer. In contrast, the observer could see the actor's hand. Thus, the observer could be influenced by the actor's movements whereas the actor could not. Figure 7.1A displays the protocol.

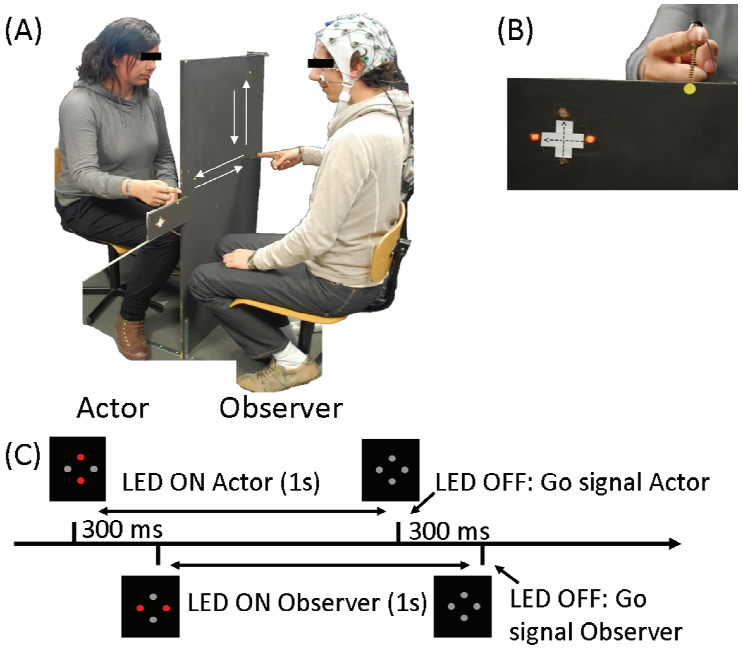


Figure 7.1 : Experimental design. (A) Experimental setup including an Actor and an Observer. (B) Observer's view, including the point of fixation (yellow dot), the instructions (LED) and the actor's hand. (C) Trial setup: Instructions were displayed with the red LED and the LED switched off 1 second later, signifying the "Go" signal. The Actor's instructions and the "Go" signal were given 300 ms before the observer's.

The pair of participants had to execute linear back-and-forth arm movements in either the horizontal (H) or vertical (V) direction. The movements consisted of one back-and-forth arm movement cycle approximately 40 cm long beginning from a fixed starting point on the panel. The experiment included 3 different conditions (including two sub-conditions):

- *Execution only (control condition)*: the observer performed either a horizontal (EH) or a vertical (EV) movement and the actor did not perform any movement.
- *Congruent condition*: the observer and the actor performed movements in the same direction, either Horizontal (HC) or Vertical (VC).
- *Non-Congruent condition*: the observer performed a Horizontal (HNC) or Vertical (VNC) movement while the actor performed the movement in the other direction.

Each sub-condition was presented 25 times in a pseudo-randomised order. In total, the experiment was composed of 150 trials lasting approximately 5 s. Instructions were displayed with 4 red LED lights (figure 1B) that were affixed to each side of the panel, visible only to one participant. At the beginning and the end of each trial, both participants were asked to place their right index fingers on the starting position. Participants were instructed to begin their movements only when the lights (instruction) switched off ("Go" instruction). The actor's "Go" signal always occurred 300 ms before the observer's, and therefore the actor always began his movement before the observer, regardless of the observer's reaction time. Each trial proceeded as presented figure 1C: instructions were displayed in front of the participants for 1 s, 300 ms after the actor. The actor's instructions switched off 300 ms before the observer's, signalling the beginning of the trial. To minimise the observer's eye movement artefacts, a fixation point was placed between the LED and the actor's hand. Thus, both lights and hands were in his/her visual field. The observer was asked to maintain fixation throughout the trial and thus to observe the actor's movements with peripheral vision.

2.3. Kinematics acquisition and analysis

An Optotrak 3020 (Northern Digital Inc., Waterloo, Ontario Canada) was used to record the spatial position of an active marker (infrared light-emitting diode) at a sampling rate of 250 Hz

and a spatial resolution of 0.1 mm. The marker was placed on the participant's index finger. Raw data were pre-processed using a second-order Butterworth dual-pass filter (cut-off frequency, 10 Hz). Kinematic parameters were assessed for each individual movement using Optodisp software [Optodisp Copyright INSERM-CNRS-UCBL (Marc Thevenet, Yves Paulignan, Claude Prablanc) 2001].

For the two sub-phases of the movement (back and forth), we analysed the amplitude (Vel_1 and Vel_2) and the latency ($LatPeak_1$ and $LatPeak_2$) of the index velocity peaks (mm/s) as well as movement durations (ms) ($Duration_{total}$, $Duration_1$ and $Duration_2$). The coordinates of the extrema of the trajectory (on x, y and z axis) and the reaction time (RT) were also analysed. Movement onset and offset were determined to be the first and last, respectively, value of a sequence of at least eleven increasing or backward increasing, respectively, points on the basis of the wrist velocity profile. Wrist velocity peak was determined as the maximal value in the velocity profile. Kinematic parameters were determined for each individual trial and were then averaged for each participant and condition. All error trials were removed from the analysis.

Repeated-measures ANOVA (Direction x Condition) was performed on all of these parameters to compare the conditions for the actor and the observer separately. For each individual trial, the latency of the onset of the participant's movement was determined to synchronise the observer's EEG with the onset of the actor's movement.

2.4. EEG acquisition and analysis

EEG data were recorded using BrainAmp amplifiers (BrainVision recorder software, BrainProducts GmbH, Munich, Germany). The observer's EEG data were recorded with an EEG device using 32-channel EEG caps with active electrodes (ActiCap BrainProducts) placed according to the international 10-20 system. Reference and ground were situated at Fpz and AFz, respectively, and impedance was maintained below 20 kΩ. The signal was sampled at 500 Hz and a 50 Hz notch filter was used. Moreover, recordings of vertical and horizontal electro-oculograms (EOGs) were made from electrodes above and below the left eye to monitor eye movements and blinks. EEG data were analysed using BrainProducts Analyser 2 software (BrainProducts GmbH, Munich, Germany). EEG data were time-locked to the onset of the actor's movements by adding kinematic markers to the EEG signal. It was then re-referenced with a mean reference value including all but the EOG electrodes and was low pass-filtered at 30 Hz. EEG data were segmented from 1000 ms before the onset of the actor's movement to 1000 ms after the onset. After segmentation, a baseline correction was applied from -200 ms to 0 ms before the onset of the actor's movement. Averages were calculated within the four sub-conditions (HC, HNC, VC, VNC). Grand averages for all participants were calculated separately for each condition.

2.5. Motor related potentials / Statistical analysis

ERPs signal were synchronized on the onset of the actor's movement. This synchronization that allow a good precision for movement analysis, does not allow us to characterise precisely a Contingent Negative Variation (CNV) (traditionally time-locked to the Go signals) (Leuthold et al., 2004; Libet, 1985). Therefore this negative ongoing wave will be referred to as a Motor Related Potential. The Motor Related Potentials (Readiness potential, Contingent Negative Variation (CNV) are commonly described in central sites (Leuthold et al., 2004; Libet, 1985). Therefore, the Cz electrode was defined as the region of interest for the Motor Related Potentials. To determine a time window of interest, an exploratory analysis was first performed. A standard

t-test was used to compare Congruent and Non-Congruent conditions for each 2 ms time interval from 0 to 1000 ms after the actor's movement onset. A 100 ms time window was selected and the average amplitudes of the ERPs were computed for each condition within this time-window. A repeated-measures ANOVA (Direction x Condition) was performed to compare the four sub-conditions.

3. Results

3.1. Behavioural results

A preliminary analysis was conducted to verify whether the actors' movements were comparable between the conditions. The results are reported in Table 7.1. A repeated-measures ANOVA (Direction x Condition) did not reveal a significant effect of Condition (Congruent and Non-Congruent) on any of the parameters: velocity peaks of the index (Vel_1 and Vel_2), movement duration ($Duration_1$, $Duration_2$, $Duration_{total}$), the coordinates of the extrema of the trajectory (on x, y and z axis) and reaction time (see Table 7.1).

The same analyses were conducted for the observer and are reported in Figure 7.2, Figure 7.3 and Table 7.2.

Movement onset. The observer's reaction time (RT) was shorter when the actor was performing a movement. ANOVA revealed a significant effect of Condition ($F(2,32)=3,92$; $p<0,03$). In the Execution only condition, RT was delayed compared to RT in the Congruent condition ($p<0.04$) and in the Non-Congruent condition ($p<0.04$) (see Figure 7.2B). No differences were found between the Congruent and the Non-Congruent conditions. Similarly, the delay between the onset of the observer's movement and the onset of the actor's movement was not different between the Congruent and Non-Congruent conditions (ANOVA Condition: $F(1,16)=0,62$; ns).

Total movement duration. A repeated-measures ANOVA (Direction x Condition) revealed a significant effect of the Direction*Condition interaction ($F(2,32)=3,75$; $p<0,035$). On average, the total duration of movement was longer during the Execution only condition (EH and EV, respectively) than during the Congruent ($p<0.0005$, $p<0.0002$) and the Non-Congruent trials ($p<0.02$ and $p<0.002$). Moreover, movements in the VC condition were also shorter than in the VNC condition ($p<0.0002$) (see Figure 7.2A). However, no difference was observed between HC and HNC conditions.

First sub-phase of the movement. Movement duration and velocity peak amplitude were affected by the observation of the actor's movement. An ANOVA revealed a significant effect of Direction ($Duration_1$: $F(1,16)=9,05$; $p<0,01$ and Vel_1: $F(1,16)=45,32$; $p<0,0001$) and a significant effect of Condition ($Duration_1$: $F(2,32)=19,66$; $p<0,0001$, Vel1: $F(2,32)=14,66$; $p<0,0001$). Post-hoc analyses showed that movements were shorter and faster in the Congruent condition than in the Execution only (Duration1: $p<0.0002$; Vel1: $p<0.0002$) and the Non-Congruent condition (Duration1: $p<0.03$; Vel1: $p<0.02$). Additionally, the movements in the Non-Congruent condition were faster than the condition Execution only (Duration1: $p<0.001$; Vel1: $p<0.004$). The results are displayed Figure 7.2C and 7.2E.

Concerning the velocity peak latencies, the ANOVA revealed a significant interaction of Direction*Condition ($F(2,32)=3,65$; $p<0.04$). Post-hoc analyses revealed that the velocity peak was more delayed in the Execution only condition (EH and EV, respectively) than in the Congruent ($p<0.03$, $p<0.0002$) and the Non-Congruent trials ($p<0.04$ and $p<0.004$) (see Figure

7.2G). Moreover, velocity peaks in the VC condition occurred earlier than in the VNC condition ($p<0.02$). However, no differences were observed between the HC and HNC conditions.

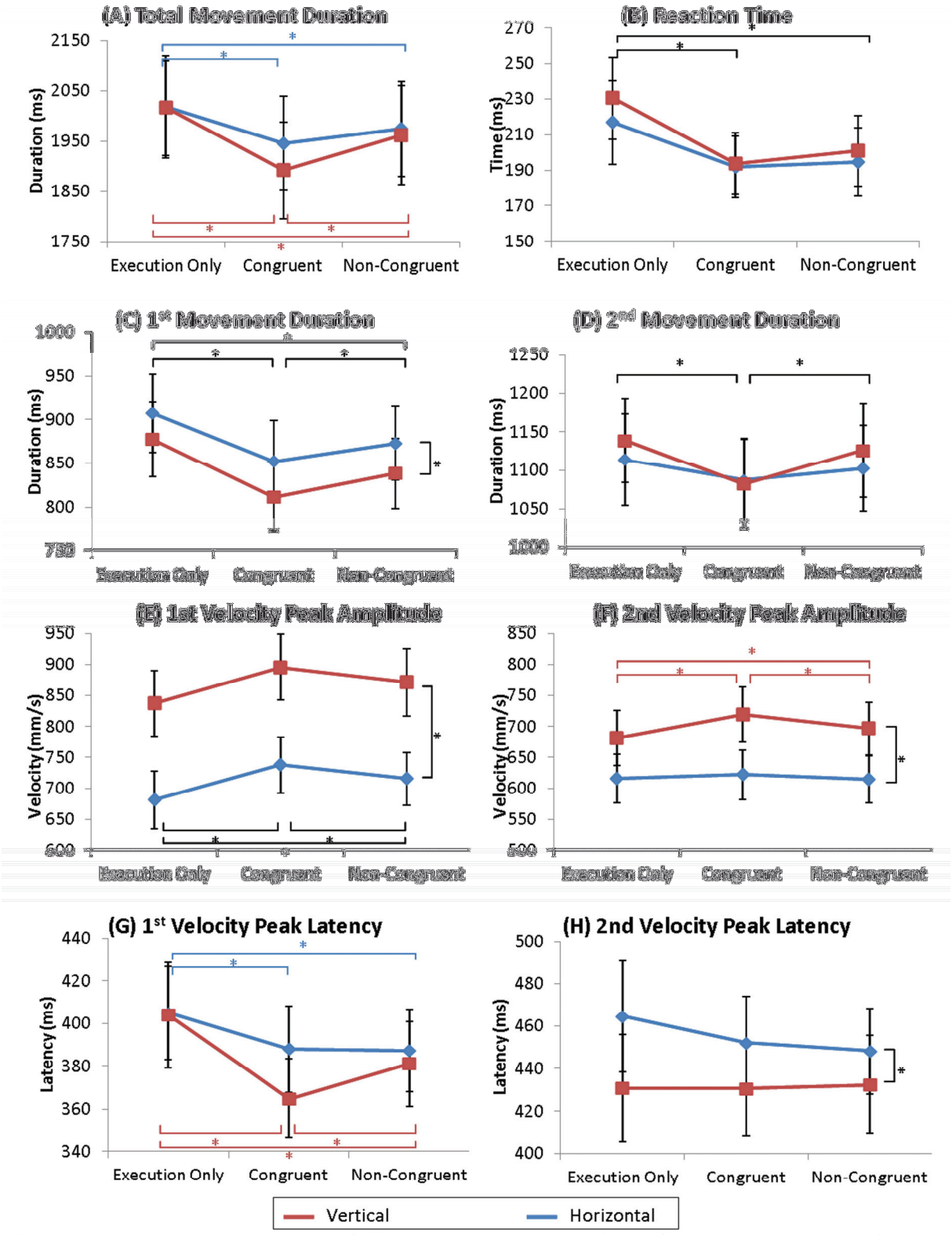


Figure 7.2: Kinematic parameters of the movement. Mean values of total movement duration (A), reaction times (B), 1st and 2nd parts of the movement duration (C - D), 1st and 2nd velocity peak amplitudes (E - F) and latencies (G - H). Error bars represent the standard error of the mean (SEM). *p,0.05. Dark lines correspond to a main effect of condition whereas coloured lines correspond to specific effects of horizontal (red) or vertical (blue) movements.

Table 7.1 : Actor's Averaged values for all analysed parameters for each condition (Mean values ± standard error of the mean (SEM).

		Total	1st part of movement			2nd part of movement			Deviation of the extrema of the trajectory (mm)			
Conditions		**Duration t (ms)**	**Vel1 (mm/s)**	**LatPeak 1 (ms)**	**Duration1 (ms)**	**Vel2 (mm/s)**	**LatPeak 2 (ms)**	**Duration2 (ms)**	**Movement deviation**	**Orthogonal deviation**	**Body deviation**	**Reaction Time (ms)**
Horizontal	*Congruent*	2056 ± 91	668 ± 53	473 ± 25	974 ± 50	657 ± 44	406 ± 17	109 ± 43	350 ± 10	4 ± 3	64 ± 7	263 ± 23
	Non-congruent	2081 ± 93	670 ± 54	481 ± 24	974 ± 50	666 ± 49	403 ± 17	111 ± 49	352 ± 11	4 ± 3	66 ± 7	266 ± 23
Vertical	*Congruent*	2019 ± 102	787 ± 66	437 ± 26	901 ± 54	705 ± 53	432 ± 23	109 ± 57	387 ± 11	18 ± 6	37 ± 4	263 ± 19
	Non-congruent	2030 ± 103	794 ± 70	430 ± 24	893 ± 51	707 ± 52	438 ± 23	111 ± 56	389 ± 11	21 ± 6	38 ± 5	261 ± 23
ANOVA (Direction)		F(1,16)=2,83; ns	F(1,16)=26,85; p<0,0001	F(1,16)=18,00; p<0,001	F(1,16)=8,64; p<0,01	F(1,16)=4,10; ns	F(1,16)=6,36; p<0,02	F(1,16)=0,03; ns	F(1,16)=42.2; p<0.0001	F(1,16)=32.1; p<0.0001	F(1,16)=22.5; p<0.0003	F(1,16)=0,08; ns
ANOVA (Condition)		F(1,16)=2,84; ns	F(1,16)=0,95; ns	F(2,32)=0,01; ns	F(1,16)=0,29; ns	F(1,16)=1,05; ns	F(2,32)=0,16; ns	F(1,16)=3,72; ns	F(1,16)=0.8; ns	F(1,16)=2.4; ns	F(1,16)=2.1; ns	F(1,16)=0,01; ns
ANOVA (Direction*Condition)		F(1,16)=0,71; ns	F(1,16)=0,01; ns	F(2,32)=1,50; ns	F(1,16)=0,559; ns	F(1,16)=0,28; ns	F(2,32)=1,15; ns	F(1,16)=0,19; ns	F(1,16)=0.5; ns	F(1,16)=0.1; ns	F(1,16)=0.1; ns	F(1,16)=0,22; ns

Table 7.2 : Observer's Averaged values for all analysed parameters for each condition (Mean values ± standard error of the mean (SEM).

		Total	1st part of movement			2nd part of movement			Deviation of the extrema of the trajectory (mm)				
Conditions		**Duration t (ms)**	**Vel1 (mm/s)**	**LatPeak 1 (ms)**	**Duration1 (ms)**	**Vel2 (mm/s)**	**LatPeak 2 (ms)**	**Duration2 (ms)**	**Movement deviation**	**Orthogonal deviation**	**Body deviation**	**Reaction Time (ms)**	DMA – DMO (ms)
Horizontal	*Movement only*	2018 ± 102	681 ± 46	405 ± 22	908 ± 45	615 ± 39	465 ± 26	1114 ± 59	348 ± 5	9 ± 2	-6 ± 3	217 ± 24	
	Congruent	1946 ± 94	738 ± 45	388 ± 20	853 ± 46	622 ± 40	452 ± 22	1087 ± 53	346 ± 5	8 ± 2	-8 ± 3	192 ± 17	231 ± 22
	Non-congruent	1974 ± 94	716 ± 43	388 ± 19	873 ± 42	615 ± 38	448 ± 20	1103 ± 55	343 ± 5	10 ± 2	-9 ± 3	195 ± 19	233 ± 25
Vertical	*Movement only*	2016 ± 94	837 ± 53	404 ± 25	877 ± 43	682 ± 44	431 ± 25	1139 ± 54	381 ± 8	17 ± 3	-12 ± 5	230 ± 23	
	Congruent	1892 ± 96	896 ± 53	365 ± 18	812 ± 39	719 ± 45	431 ± 23	1082 ± 59	381 ± 8	18 ± 3	-18 ± 5	194 ± 17	229 ± 23
	Non-congruent	1961 ± 98	872 ± 54	381 ± 20	839 ± 40	697 ± 43	432 ± 23	1126 ± 61	382 ± 8	17 ± 3	-13 ± 5	200 ± 20	242 ± 28
ANOVA (Direction)		F(1,16)=1,11; ns	F(1,16)=45,32; p<0,0001	F(1,16)=2,88; ns	F(1,16)=9,05; p<0,01	F(1,16)=44,22; p<0,0001	F(1,16)=10,21; p<0,06	F(1,16)=0,63; ns	F(1,16)=43.9; p<0.0001	F(1,16)=4.4; p=0.05	F(1,16)=2.45; ns	F(1,16)=0,60; ns	F(1,16)=0, 16; ns
ANOVA (Condition)		F(2,32)=23,58; p<0,0001	F(2,32)=14,66; p<0,0001	F(2,32)=2,83; p<0,01	F(2,32)=19,66; p<0,0001	F(2,32)=18,45; p<0,0001	F(2,32)=0,57; ns	F(2,32)=9,42; p<0,001	F(2,32)=1.3; ns	F(2,32)=0.1; ns	F(2,32)=21; p<0,0001	F(2,32)=3,92; p<0,03	F(1,16)=0, 62; ns
ANOVA (Direction*Condition)		F(2,32)=3,75; p<0,035	F(2,32)=0,01; ns	F(2,32)=3,65; p<0,05	F(2,32)=0,61; ns	F(2,32)=4,42; p<0,03	F(2,32)=1,60; ns	F(2,32)=1,99; ns	F(2,32)=2.9; ns	F(2,32)=2.5; ns	F(2,32)=13.65; p<0.0001	F(2,32)=0,63; ns	F(1,16)=0, 56; ns

Second sub-phase of the movement. Movement duration and velocity peak amplitude were also affected by the observation of the actor's movement. For Duration2, a repeated-measures ANOVA revealed an effect of Condition ($F(2,32)=9,42$; $p<0,001$). Post-hoc analyses showed that movements were shorter in the Congruent condition than in the Execution only ($p<0.001$) and Non-Congruent conditions ($p<0.006$) as illustrated Figure 7.2D. An ANOVA for the Velocity peak amplitude (Vel2) revealed an effect of Direction ($F(1,16)=44,22$; $p<0,0001$), Condition ($F(2,32)=18,45$; $p<0,0001$) and an interaction of Direction*Condition ($F(2,32)=4,42$; $p<0,03$). Post-hoc analyses revealed that the Vertical movements were faster than the Horizontal movements. Moreover, movements were faster in the VC condition than in the EV ($p<0.0002$) and VNC ($p<0.005$) conditions. Additionally, Vel_2 in the VNC condition was also stronger than in the EV condition ($p<0.05$). No differences were observed for horizontal movements (see Figure 7.2F). Concerning the velocity peak latencies (Lat_2), the ANOVA revealed a significant effect of Direction ($F(1,16)=10.21$; $p<0.006$) but no effect of Condition ($F(2,32)=0.57$; ns) (see Figure 7.2H).

Coordinate of the extrema of the trajectory. The results are reported Figure 7.3. Deviations in the three directions were analysed: deviation in the movement direction (X-axis for horizontal and Z-axis for vertical movements), deviation in the orthogonal axis to movement direction (Z-axis for horizontal and X-axis for vertical movements) and deviation from the body (Y-axis) (Figure 7.3A and 7.3B). No effects of Condition were observed for the deviation in movement direction or in the orthogonal direction ($F(2,32)=1.3$; ns and $F(2,32)=0,947$; ns) (Figure 7.3C and 7.3D). Coordinates over the y-axis revealed no effect of Direction ($F(1,16)=2,45$; ns) but the interaction of Direction*Condition was significant ($F(2,32)=13,7$; $p<0,0001$). For vertical movements, movements in the VC condition were different from movements in the EV ($p<0.0002$) and VNC conditions ($p<0.0002$). No difference was measured between the VNC and EV conditions as illustrated in the Figure 7.3B and 7.3E. For horizontal movements, movements in the HC and HNC conditions were different from movements in the EH condition ($p<0.04$ and $p<0.001$) but were not different from each other (see Figure 7.3A and 7.3E). For both directions, the trajectories were more directed toward the participants (more curved) in the VC, HC and HNC conditions compared to the control conditions (EV and EH). Here also, greater modulation was seen in vertical movements than in horizontal.

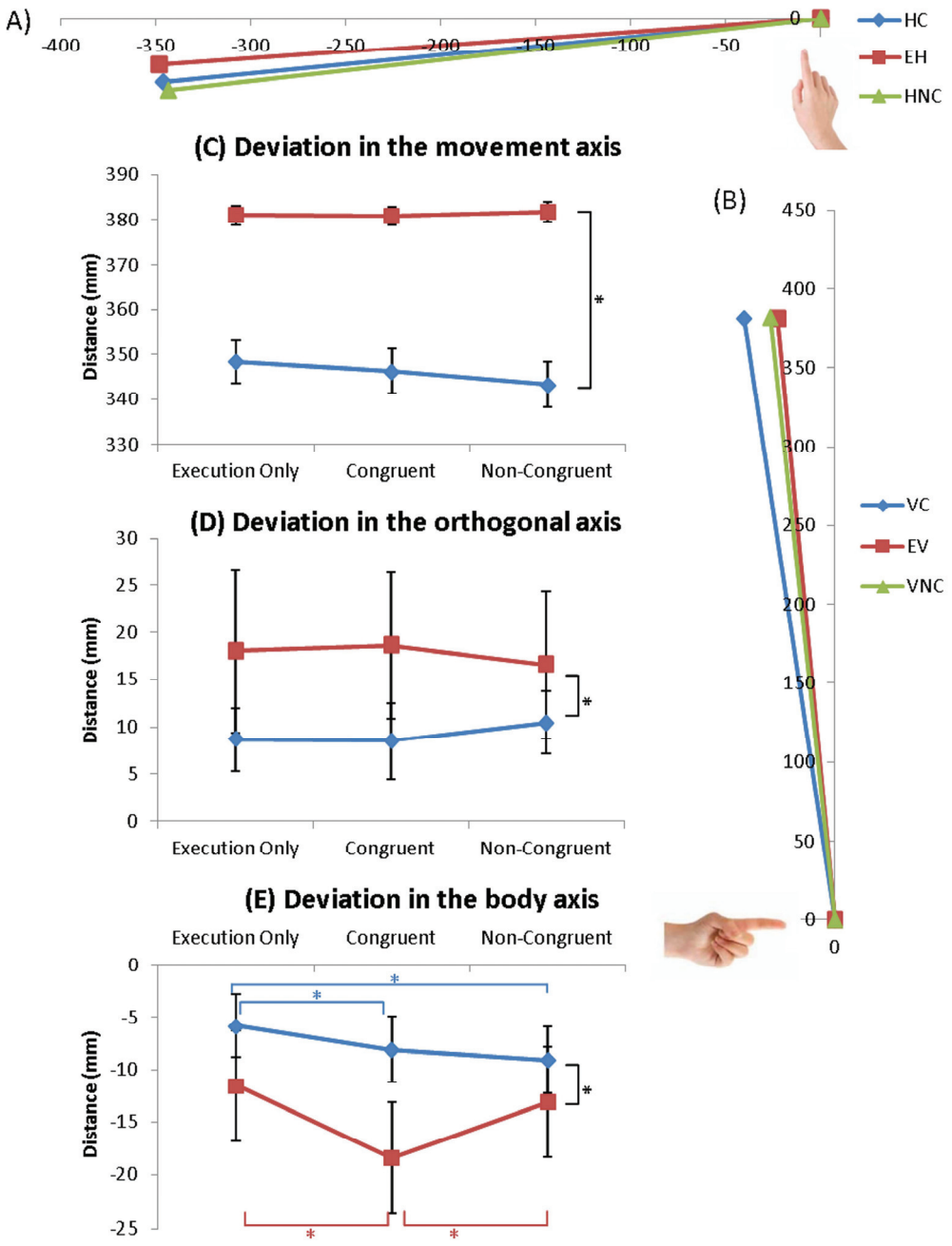


Figure 7.3 : Coordinates of the extrema of the trajectory. (A-B) Extreme position of the finger during (A) horizontal and (B) vertical movements for the 3 conditions. (C, D, E) Mean values of the extreme position of the trajectory in the (C) movement axis, (D) in the orthogonal axis and (E) in the body axis. Error bars represent the standard error of the mean (SEM). *p,0.05. Dark lines correspond to a main effect of condition whereas coloured lines correspond to specific effects of horizontal (red) or vertical (blue) movements.

In conclusion, movement observation affected multiple parameters of movement execution. Reaction time was shorter and movements were faster and shorter when observing any movement by the actor (Congruent or Non-Congruent). However, movements were even more accelerated when observing congruent movements rather than Non-Congruent movements (Dur_1, Vel_1, Dur_2). Vertical movements seemed globally more affected by the congruency of the observed action than horizontal movements (Dur_t, Vel2, Lat1, Y-axis). Moreover, the movement's trajectory was also more curved when observing an action over the y-axis.

3.2. Electrophysiological Results

Figure 7.4 represents the observer's ERPs time-locked to the onset of the actor's movements measured over the Cz electrode. The Cz electrode was chosen because the Motor Related Potentials (MRP) such as the Readiness Potential and the Contingent Negative Variation are commonly described (Libet, 1985) over this electrode and, more specifically, because it was only observed over this electrode in our experiment (see Figure 7.4A). Because we wanted to determine the influence of motor observation on motor behaviour, the ERPs were time-locked to the onset of the actor's movements in spite of the "Go" signal to avoid time variability effects in the actors' reaction times during the experiment. Therefore, the onset of the observer's movements occurred on average 234 ms after the onset of the actor's movements (time 0).

A MRP was clearly observed in all conditions. It was present as early as 800 ms before the onset of the actor's movements. The MRP was comparable between all conditions except during a short time-window from 250 ms to 350 ms after the onset of the actor's movements (preliminary t-test analysis). The repeated-measures ANOVA (Direction x Condition) performed for this 100 ms time window (250 ms-350 ms) revealed a significant effect of Condition. The MRP was significantly more negative in the Congruent condition than in the Non-Congruent condition (see Figure 7.4B).

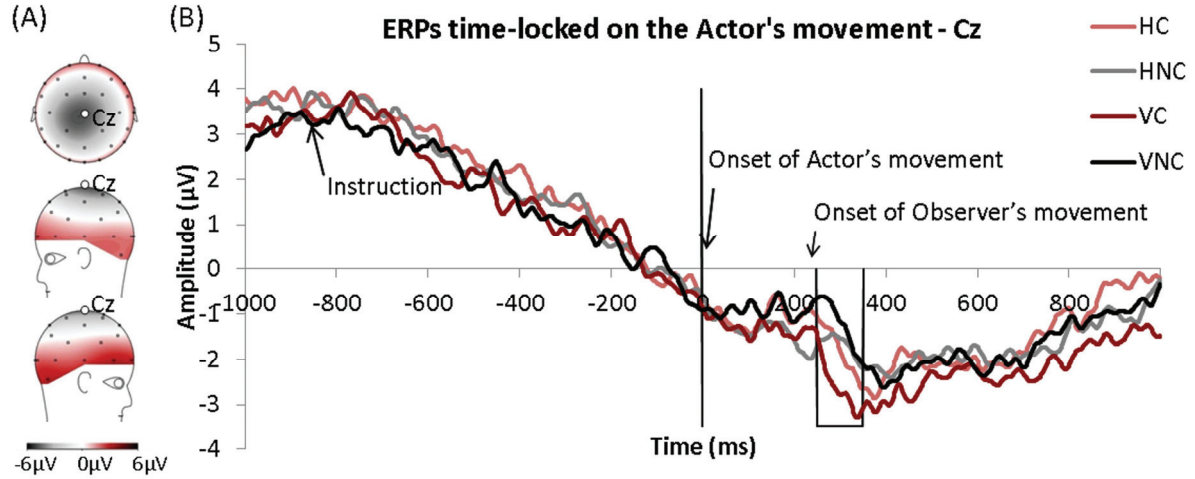


Figure 7.4 : EEG Results. (A) Topography of the readiness potentials averaged for all conditions and time-locked to the onset of the observers' movements. (B) ERPs time-locked to the onset of actors' movements (time 0) for each condition. The frame corresponds to the window of interest.

4. Discussion

Our goal was to determine whether the simultaneous activation of the MNS/motor areas during the observation and the execution of an action influenced movement execution and whether this influence was discernable in the EEG. Moreover, through the coupling of kinematics and EEG recordings, we further sought to identify the optimal time-window for inducing this facilitation. Fine-grained analysis of the kinematics of the movement and the observer's brain activity revealed that the observation of a congruent movement facilitated the execution of a movement, and that within a short time-window this facilitation effect was discernable in the brain correlates of the motor activity. Indeed, we found that the movements in the Congruent condition were faster (i.e., velocity) and shorter (i.e., duration) than in the Execution only and in the Non-Congruent conditions. The MRPs synchronised to the onset of the actor's movements also

seemed to be briefly influenced by the congruency of the movement observed. MRPs were more negative in the Congruent condition compared to the Non-Congruent condition approximately 300 ms after the onset of the actor's movements.

4.1. Movement observation facilitates congruent movement execution

Regarding the kinematics of the movement, our main finding was that the observation of an action, particularly a congruent action, increased the speed of movement. Indeed, compared to the Execution only and the Non-Congruent conditions, movements in the congruent condition exhibited larger and earlier velocity peaks (i.e., Vel1/2, Lat1) and shorter durations (i.e., Duration 1,2,t). Movement trajectories were also slightly deflected by the observation of an action, particularly in the Congruent condition (i.e., movements in the Y-axis). It is known that non-constrained vertical arm movement exhibits a curved trajectory (Atkeson and Hollerbach, 1985; Wada et al., 2006). Therefore, the greater curvatures of the trajectories observed in the Congruent movement may have resulted from the modification of elbow/shoulder flexion to optimise movement execution (Alexander, 1997; Wada et al., 2006) or to increase movement velocity (Van Thiel et al., 1998). All of these modulations seem to reflect facilitations of the actions in the Congruent condition and were measured over multiple kinematic parameters confirming their robustness. Such findings are consistent with previous behavioural studies (Brass et al., 2000; Ménoret et al., 2013); we measured similar effects during the execution of grasping actions in our previous experiment (Ménoret et al., 2013).

The modulations of movement parameters reported here were stronger for vertical movements than for horizontal movements. This differential influence of movement direction has also been reported by Stanley et al. (2007) and may be related to visual field properties. In our study, participants were asked to fixate on a point and observe the movement with peripheral vision. Carrasco and others have shown that performance in visual search tasks is optimal when the target observed is on the horizontal meridian (Carrasco and Frieder, 1997; Mackeben, 1999; Carrasco et al., 2004). Therefore, this "horizontal–vertical anisotropy" suggests that the observation of horizontal movement during the execution of a vertical movement may be more salient than the observation of a vertical movement during a horizontal movement and may explain this differential influence.

Contrary to Brass et al. (2000) and Kilner et al. (2003), we did not observe any interference effects during the observation of a non-congruent movement. Note though that by coupling movement analysis with EEG we were constrained to modify our experimental paradigm. Hence, in contrast to previous studies, in our paradigm, the observer received the instructions for the to-be executed movement before observing the actor's action. The analysis of the observer's ERPs, synchronised to the actor's movement onset, displayed an MRP up to 800 ms before the onset of the actor's movement. This observation indicates that the observer was already preparing his/her movement when the actor's movement occurred. Hence, the influence of movement observation occurred during action preparation and not during movement decision (Brass et al., 2000; Poljac et al., 2009; Ocampo and Kritikos, 2010).

The present experiment also differed significantly from Kilner et al.'s initial study (2003), specifically regarding the type of movement performed and the delay between the observed and executed actions. In that study, participants had to perform synchronous continuous actions (lasting approximately 20 seconds), whereas in our experiment, participants performed discrete actions (lasting 2 seconds). Continuous and long actions are more susceptible to variance than

discrete actions. Additionally, due to the constraints of the EEG, our subjects were instructed to not move their eyes, and all trials containing errors (e.g., correction of the movement's trajectory during execution) were removed from analysis to avoid contamination of the EEG data. Taken together, these differences may have masked any potential interference effects. Alternate analyses, i.e. a continuous analysis, could help identify interfering effects including those related to partial errors, as identified in McBride et al.'s study for instance (McBride et al., 2012).

4.2. Functional interpretation: insights from the MRPs

The analyses of electrophysiological motor potentials provided several clues for understanding the time-course of motor facilitation in this paradigm. The MRPs were quite similar between conditions except in the 250-350 ms time window following the onset of the actor's movement. In this time period, a significant difference between the Congruent and Non-Congruent trials was found; the MRP was more negative in the Congruent condition compared to the Non-Congruent condition. Additionally, the effect was stronger for vertical movements than for horizontal movements, and this finding was consistent with the kinematic data. Given the localisation of the effect and that it was restricted to the time-window around the onset of the observer's movement, the variation measured on the MRPs seems to be related to the motor execution of the action. The MRPs were synchronised to the onset of the observed movement, indicating that this effect was directly related to the observation of the actor. One can assume that the neuronal mechanisms underlying this facilitation are related to the mirror neurons system.

According to the hypothesis of mirror neurons, the observation of an action induces an automatic activation of the mirror neuron system that involves the STS, parietal and motor areas and possibly mirror neurons in other areas (Mukamel et al., 2010). Alternately, this effect could also rely on purely spatial and non-motor related facilitation. Indeed, as our experiment did not contain non-biological/non-motor conditions, these effects may have been produced by the observation of the visual stimuli alone and may be related only to visual information (Dolk et al., 2013, 2011; Stanley et al., 2007; Press et al., 2006; Tsai et al., 2008). For example, in a single person experiment, Dolk et al. reported a "joint *social* Simon effect" in the presence of only a salient visual stimulus. These authors interpreted this effect within the framework of the Theory of Event Coding and the ideomotor theory (Hommel, 2009); thus, actions observed, even actions performed by an object, could be coded in terms of sensory consequences. From the perspective of these authors, it is therefore possible that the visual stimulation induced activation of the sensory system (and potentially the mirror neuron system) even though this stimulation was not performed by a human agent (Tsai et al., 2008; Press et al., 2006).

This activation of the sensory-motor system prior to motor execution may prime the motor system and facilitate motor initiation and motor execution, resulting in the observed facilitation of the concurrent motor response. These effects are in accordance with other studies that have investigated the activation of motor areas during language processing. Indeed, it has been shown that not only observing actions but also perceiving or pronouncing action words can activate the motor system (Tettamanti et al., 2005; Aziz-Zadeh and Damasio, 2008; Boulenger et al., 2009; Pulvermüller and Fadiga, 2010; Fargier et al., 2012). Aravena and colleagues (2010), for instance, studied whether the compatibility of a performed hand action and an action described in a sentence would influence brain motor potentials. The authors showed that participants' manual responses were accelerated when the performed action and the action described in the sentence were compatible. Moreover, the amplitudes of motor potentials and reafferent potentials were larger in the compatible condition, indicating that motor responses are facilitated when language

and motor processes are congruent. These results are in accordance with the observations of the present study and provide evidence that the co-activation of motor areas can facilitate movement execution within an restricted time-window.

Alternatively, the difference between the Congruent and Non-congruent conditions may also have resulted from an inhibition of the imitative NC response. Indeed, the absence of EEG data for the Execution Only condition (these data could not be synchronised to the actor's movement because no movement was performed) prevents us from ruling out this hypothesis, which was developed by Brass and colleagues. In their fMRI studies, Brass et al. (2001b) and Stanley & Miall (2007) found that non-congruent movement observation induces stronger activity in the parietal/prefrontal and premotor areas, and this finding is suggestive of this type of inhibition. Moreover, in a Go/No-Go task, Sebanz and collaborators (2006) reported stronger positivities around 300 ms after the No-Go onset when participants were suppressing an action and acting with a co-actor compared to when they were acting alone. This results confirms that the inhibition of action is stronger in social contexts (Sebanz et al., 2006). According to Barchiesi and Cattaneo (2012), the period of approximately 300 ms after the onset of an action may represent a crucial period in which the motor system suppresses an automatic imitative tendency. In a learning TMS experiment, these authors measured a dissociation in motor processing approximately between 250 ms and 300 ms and argued that this dissociation could underlie two different mechanisms of motor processing: early processing (i.e., within the first 250 ms), which represents an automatic "mirror-like" process that is not affected by short-term learning, and a second mechanism after 300 ms that may depend on newly learned associations.

These results indicate that inhibitions of imitative behaviour may have occurred around 300 ms after the onset of the actor's movement in the present study, although we did not measure any behavioural interference effect in the non-congruent condition. The absence of an interference effect implies that this inhibitory process takes place as reported by Brass but did not impact kinematics in the present experiment. It is also possible that both a facilitation of congruent action and an inhibition of the non-congruent movement co-occur and are triggered by different neural processes.

4.3. Non-specific facilitation: a competition effect?

Similar to our previous experiment (Ménoret et al., 2013), here we reported a non-specific facilitating effect of movement observation. Hence, compared to the Execution only condition, the observers' movements were faster (e.g., reaction time, duration and velocity) when observing an action, independently of whether this action was congruent with his/her own movement or not (Congruent or Non-Congruent). However, the facilitation was larger for congruent movements than for incongruent movements. This non-specific effect has previously been observed in a similar paradigm (Ménoret et al., 2013), and it is likely that it results from competitive behaviour. Indeed, because the actors started their movements prior to the observers, the observers may have attempted to catch up with the actor to perform the movement simultaneously. Within the framework of the mirror neuron hypothesis, we may also imagine that MNS activation may also be responsible for the non-specific facilitation that was independent of the congruency of the movement to be executed because of the intrinsic properties of mirror neurons. In monkeys, specifically congruent neurons and broadly congruent neurons have been described, and these populations exist in a one-third to two-thirds proportion, respectively (Rizzolatti and Craighero, 2004). This finding implies that the observation of two different actions with a common goal activates a common group of mirror neurons. A similar

pattern likely exists in humans for both goal-directed and aimless movements (Newman-Norlund et al., 2007). Therefore, we hypothesise that a number of the mirror neurons that are activated during the observation of the same action are also activated during the observation of non-congruent movements. These neurons may be responsible for the gradual facilitation we observed in the present experiment in both the Congruent and Non-Congruent conditions. This activation of the mirror neuron system that occurs before movement onset may prime the motor system independently of the direction of the movement and result in faster movement initiation times, as revealed by reaction times.

4.4. The temporal tuning of the co-activation of the motor system

Although this study did not resolve the issue of the facilitatory or inhibitory effect on motor activity, its main contribution lies in the illumination of the temporal dynamics of the modulation of brain activity. We have shown that the MRPs only differed between congruent and non-congruent conditions within a short time window around 300 ms after the onset of the actor's movement. On average, this time window coincided with the beginning of the observers' actions because no differences were measured between the onsets of the observer's movements in these two conditions. According to Babiloni et al. (2003), this time window also corresponds to the processing of observed aimless movements. Indeed, these authors reported that observing aimless movements induces a rapid cortical response lasting approximately 200 to 400 ms after movement onset, as measured via the N200 and P300 potentials over the parietal areas. Therefore, the effects on the MRPs measured in our experiment occurred both when the observer processed the observed movement and when the observer initiated his/her own movement. This synchrony should result in optimal facilitation because motor execution occurred during the optimal time window for facilitating concurrent movement execution. This hypothesis is supported by Christensen et al. (2011), Catmur et al. (2011) and our previous work that showed that facilitation disappeared if the interval between observation and execution events was excessive (Ménoret et al., 2013). Therefore, this temporal tuning seems to be essential for the influence of motor execution influence. Thus, the variations in temporal tuning across the different protocols may account for the behavioural and neuronal discrepancies reported in previous studies (facilitation vs. interference) (Brass et al., 2000; Poljac et al., 2009; Ocampo and Kritikos, 2010) and should be taken into account in future studies.

These findings may also produce new insights in joint action research. Indeed, tight coordination is essential to achieve common goals, for example, carrying heavy objects (Sebanz et al., 2006). The transient effect measured within a tight time-window may explain how such temporal coordination arises, i.e., through the optimisation of motor perception and motor execution. This interpretation may explain the importance of coordination in successful joint action (Knoblich et al., 2011; Richardson and Dale, 2005).

4.5. Conclusions

The coupling of kinematics and electrophysiological recordings that were synchronised to the onset of the movements allowed us to precisely monitor brain motor activity and motor responses during movement observation and execution. We documented the facilitation of executed actions during the observation of congruent actions that induced a modified MRP. This effect is likely related to the pre-activation of the mirror neuron system or from a more visual/spatial compatibility effect. This facilitation seemed to depend not only on spatial congruency but also, and to a greater extent, on the optimal temporal relationship of the observation and execution

events. For further research, it is essential to take into account not only movement congruency but also the temporal tuning of the observed/executed actions to draw conclusions about this effect. Finally, the coupling between kinematics and EEG recordings provided temporal insights into variations in kinematics. Therefore, this technique should provide interesting information in further studies of real interactions between participants.

5. Acknowledgments

This research was supported by the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) and a PhD fellowship from the Direction Générale de l'Armement (DGA). We are grateful to Marjolaine Walle for her help in data acquisition and to two anonymous reviewers for their useful comments on the manuscript.

6. References

Alexander, R. M. (1997). A minimum energy cost hypothesis for human arm trajectories. *Biol Cybern* 76, 97–105.

Aravena, P., Hurtado, E., Riveros, R., Cardona, J. F., Manes, F., and Ibáñez, A. (2010). Applauding with closed hands: neural signature of action-sentence compatibility effects. *PLoS ONE* 5, e11751.

Atkeson, C. G., and Hollerbach, J. M. (1985). Kinematic features of unrestrained vertical arm movements. *J. Neurosci.* 5, 2318–2330.

Aziz-Zadeh, L., and Damasio, A. (2008). Embodied semantics for actions: findings from functional brain imaging. *J. Physiol. Paris* 102, 35–39.

Babiloni, C., Del Percio, C., Babiloni, F., Carducci, F., Cincotti, F., Moretti, D. V., and Rossini, P. M. (2003). Transient human cortical responses during the observation of simple finger movements: a high-resolution EEG study. *Hum Brain Mapp* 20, 148–157.

Barchiesi, G., and Cattaneo, L. (2012). Early and late motor responses to action observation. *Soc Cogn Affect Neurosci*.

Barchiesi, G., Wache, S., and Cattaneo, L. (2012). The frames of reference of the motor-visual aftereffect. *PLoS ONE* 7, e40892.

Blakemore, S.-J., and Frith, C. (2005). The role of motor contagion in the prediction of action. *Neuropsychologia* 43, 260–267.

Boulenger, V., Hauk, O., and Pulvermüller, F. (2009). Grasping ideas with the motor system: semantic somatotopy in idiom comprehension. *Cereb. Cortex* 19, 1905–1914.

Brass, M., Bekkering, H., and Prinz, W. (2001a). Movement observation affects movement execution in a simple response task. *Acta Psychol (Amst)* 106, 3–22.

Brass, M., Bekkering, H., Wohlschläger, A., and Prinz, W. (2000). Compatibility between observed and executed finger movements: comparing symbolic, spatial, and imitative cues. *Brain Cogn* 44, 124–143.

Brass, M., Zysset, S., and von Cramon, D. Y. (2001b). The inhibition of imitative response tendencies. *Neuroimage* 14, 1416–1423.

Buccino, G., Binkofski, F., Fink, G. R., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Seitz, R. J., Zilles, K., Rizzolatti, G., and Freund, H. J. (2001). Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study. *Eur. J. Neurosci* 13, 400–404.

Carrasco, M., and Frieder, K. S. (1997). Cortical Magnification Neutralizes the Eccentricity Effect in Visual Search. *Vision Research* 37, 63–82.

Carrasco, M., Marie Giordano, A., and McElree, B. (2004). Temporal performance fields: visual and attentional factors. *Vision Research* 44, 1351–1365.

Casile, A., and Giese, M. A. (2006). Nonvisual motor training influences biological motion perception. *Curr. Biol.* 16, 69–74.

Catmur, C., Mars, R. B., Rushworth, M. F., and Heyes, C. (2011). Making mirrors: premotor cortex stimulation enhances mirror and counter-mirror motor facilitation. *J Cogn Neurosci* 23, 2352–2362.

Cattaneo, L., Barchiesi, G., Tabarelli, D., Arfeller, C., Sato, M., and Glenberg, A. M. (2011). One's motor performance predictably modulates the understanding of others' actions through adaptation of premotor visuo-motor neurons. *Soc Cogn Affect Neurosci* 6, 301–310.

Christensen, A., Ilg, W., and Giese, M. A. (2011). Spatiotemporal tuning of the facilitation of biological motion perception by concurrent motor execution. *J. Neurosci.* 31, 3493–3499.

Dolk, T., Hommel, B., Colzato, L. S., Schütz-Bosbach, S., Prinz, W., and Liepelt, R. (2011). How "social" is the social Simon effect? *Front Psychol* 2, 84.

Dolk, T., Hommel, B., Prinz, W., and Liepelt, R. (2013). The (Not So) Social Simon Effect: A Referential Coding Account. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*.

Fagioli, S., Hommel, B., and Schubotz, R. I. (2007). Intentional control of attention: action planning primes action-related stimulus dimensions. *Psychol Res* 71, 22–29.

Fargier, R., Ménoret, M., Boulenger, V., Nazir, T. A., and Paulignan, Y. (2012). Grasp it loudly! Supporting actions with semantically congruent spoken action words. *PLoS ONE* 7, e30663.

Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L., and Rizzolatti, G. (1996). Action recognition in the premotor cortex. *Brain* 119 (Pt 2), 593–609.

Gallese, V., and Goldman, A. (1998). Mirror neurons and the simulation theory of mind-reading. *Trends in Cognitive Sciences* 2, 493–501.

Hommel, B. (2009). Action control according to TEC (theory of event coding). *Psychol Res* 73, 512–526.

Jeannerod, M. (2001). Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. *Neuroimage* 14, S103–109.

Keysers, C., and Gazzola, V. (2010). Social Neuroscience: Mirror Neurons Recorded in Humans. *Current Biology* 20, R353–R354.

Kilner, J. M., Marchant, J. L., and Frith, C. D. (2009). Relationship between activity in human primary motor cortex during action observation and the mirror neuron system. *PLoS ONE* 4, e4925.

Kilner, J. M., Paulignan, Y., and Blakemore, S. J. (2003). An interference effect of observed biological movement on action. *Curr. Biol* 13, 522–525.

Knoblich, G., Butterfill, S., and Sebanz, N. (2011). 3 Psychological Research on Joint Action: Theory and Data. *Psychology of Learning and Motivation-Advances in Research and Theory* 54, 59.

Leuthold, H., Sommer, W., and Ulrich, R. (2004). Preparing for Action: Inferences from CNV and LRP. *Journal of Psychophysiology* 18, 77–88.

Libet, B. (1985). Unconscious cerebral initiative and the role of conscious will in voluntary action. *Behavioral and brain sciences* 8, 529–539.

Mackeben, M. (1999). Sustained focal attention and peripheral letter recognition. *Spat Vis* 12, 51–72.

McBride, J., Boy, F., Husain, M., and Sumner, P. (2012). Automatic motor activation in the executive control of action. *Front Hum Neurosci* 6, 82.

Ménoret, M., Curie, A., des Portes, V., Nazir, T. A., and Paulignan, Y. (2013). Simultaneous action execution and observation optimise grasping actions. *Exp Brain Res*.

Miall, R. C., Stanley, J., Todhunter, S., Levick, C., Lindo, S., and Miall, J. D. (2006). Performing hand actions assists the visual discrimination of similar hand postures. *Neuropsychologia* 44, 966–976.

Mukamel, R., Ekstrom, A. D., Kaplan, J., Iacoboni, M., and Fried, I. (2010). Single-Neuron Responses in Humans during Execution and Observation of Actions. *Curr Biol*. Available at: http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20381353 [Accessed September 27, 2010].

Newman-Norlund, R. D., van Schie, H. T., van Zuijlen, A. M. J., and Bekkering, H. (2007). The mirror neuron system is more active during complementary compared with imitative action. *Nat Neurosci* 10, 817–818.

Ocampo, B., and Kritikos, A. (2010). Placing actions in context: motor facilitation following observation of identical and non-identical manual acts. *Exp Brain Res* 201, 743–751.

Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia* 9, 97–113.

Di Pellegrino, G., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., and Rizzolatti, G. (1992). Understanding motor events: a neurophysiological study. *Exp Brain Res* 91, 176–180.

Pineda, J. A. (2008). Sensorimotor cortex as a critical component of an'extended'mirror neuron system: Does it solve the development, correspondence, and control problems in mirroring? *Behavioral and Brain functions* 4, 47.

Poljac, E., van Schie, H. T., and Bekkering, H. (2009). Understanding the flexibility of action-perception coupling. *Psychol Res* 73, 578–586.

Press, C., Gillmeister, H., and Heyes, C. (2006). Bottom-up, not top-down, modulation of imitation by human and robotic models. *Eur. J. Neurosci.* 24, 2415–2419.

Prinz, W. (1997). Perception and action planning. *European journal of cognitive psychology* 9, 129–154.

Pulvermüller, F., and Fadiga, L. (2010). Active perception: sensorimotor circuits as a cortical basis for language. *Nat. Rev. Neurosci* 11, 351–360.

Ramsey, R., Cumming, J., Eastough, D., and Edwards, M. G. (2010). Incongruent imagery interferes with action initiation. *Brain Cogn* 74, 249–254.

Richardson, D. C., and Dale, R. (2005). Looking to understand: the coupling between speakers' and listeners' eye movements and its relationship to discourse comprehension. *Cogn Sci* 29, 1045–1060.

Rizzolatti, G., and Craighero, L. (2004). The mirror-neuron system. *Annu. Rev. Neurosci* 27, 169–192.

Rizzolatti, G., Fogassi, L., and Gallese, V. (2001). Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action. *Nat. Rev. Neurosci* 2, 661–670.

Van Schie, H. T., Mars, R. B., Coles, M. G. H., and Bekkering, H. (2004). Modulation of activity in medial frontal and motor cortices during error observation. *Nat. Neurosci* 7, 549–554.

Schütz-Bosbach, S., and Prinz, W. (2007). Perceptual resonance: action-induced modulation of perception. *Trends Cogn. Sci. (Regul. Ed.)* 11, 349–355.

Sebanz, N., Bekkering, H., and Knoblich, G. (2006). Joint action: bodies and minds moving together. *Trends Cogn. Sci. (Regul. Ed.)* 10, 70–76.

Stanley, J., Gowen, E., and Miall, R. C. (2007). Effects of agency on movement interference during observation of a moving dot stimulus. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 33, 915–926.

Stanley, J., and Miall, R. C. (2007). Functional activation in parieto-premotor and visual areas dependent on congruency between hand movement and visual stimuli during motor-visual priming. *Neuroimage* 34, 290–299.

Tettamanti, M., Buccino, G., Saccuman, M. C., Gallese, V., Danna, M., Scifo, P., Fazio, F., Rizzolatti, G., Cappa, S. F., and Perani, D. (2005). Listening to action-related sentences activates fronto-parietal motor circuits. *J Cogn Neurosci* 17, 273–281.

Van Thiel, E., Meulenbroek, R. G., and Hulstijn, W. (1998). Path curvature in workspace and in joint space: evidence for coexisting coordinative rules in aiming. *Motor Control* 2, 331–351.

Tsai, C.-C., Kuo, W.-J., Hung, D. L., and Tzeng, O. J. L. (2008). Action co-representation is tuned to other humans. *J Cogn Neurosci* 20, 2015–2024.

Umiltà, M. A., Kohler, E., Gallese, V., Fogassi, L., Fadiga, L., Keysers, C., and Rizzolatti, G. (2001). I know what you are doing. a neurophysiological study. *Neuron* 31, 155–165.

Wada, Y., Yamanaka, K., Soga, Y., Tsuyuki, K., and Kawato, M. (2006). Can a kinetic optimization criterion predict both arm trajectory and final arm posture? *Conf Proc IEEE Eng Med Biol Soc* 1, 1197–1200.

Chapitre VIII

La première partie expérimentale a étudié l'effet de l'observation d'actions pendant l'exécution d'actions sur la performance motrice. Dans les deux études présentées dans les chapitres VI et VII, nous avons montré que la vision d'autrui modifiait l'activité motrice (au niveau du comportement et au niveau cérébral) de façon automatique, même lorsque les deux personnes n'interagissaient pas réellement. Nous avons mesuré une facilitation des mouvements exécutés lors de l'observation de mouvements congruents, que ces mouvements soient dirigés vers un but ou non (Ménoret et al., 2013a, 2013b). Par ailleurs, cet effet est sensible au décours temporel des événements d'observation et d'exécution. Une étroite fenêtre temporelle d'intérêt a été identifiée dans les potentiels évoqués de l'observateur. Cette fenêtre semblerait due au couplage temporel précis entre l'observation de l'action et l'initiation de sa propre action. La facilitation mesurée pourrait ainsi être liée à ce couplage et à la coordination étroite de ces événements.

Dans la deuxième partie expérimentale, nous nous sommes intéressés aux effets de l'interaction entre deux participants sur l'activité motrice, lors d'actions conjointe. Plusieurs études ont fait état d'une modulation du système moteur lors de l'observation de stimuli dans un contexte interactif (Kilner et al., 2006; Oberman et al., 2007). Cependant, les raisons de cette modulation restent mal comprises. Peu d'études se sont réellement concentrées sur l'impact d'une réelle interaction sur les deux participants de l'interaction, à la fois chez un acteur et chez un observateur. Avec la généralisation des interactions entre les machines virtuelles/robots et l'homme, on peut également s'interroger si ces modulations observées sont spécifiques des interactions sociales entre êtres humains ou peuvent se généraliser avec des robots.

Le but de cette étude était d'observer si le contexte interactif d'une action pouvait influencer l'activité motrice de deux participants et d'évaluer si cette modulation était spécifique d'une interaction sociale (humain-humain) ou si l'interaction avec un robot pouvait également influencer l'activité cérébrale.

Pour répondre à ces questions, nous avons mis en place un paradigme permettant l'enregistrement des mouvements et des EEG de deux participants en face-à-face. On a distingué un acteur (humain ou robot), qui effectuait des actions, et un observateur, qui les observait. Deux conditions ont été testées : une condition « Observation » où l'acteur agissait seul et une condition « Interaction » dans laquelle l'observateur devait effectuer une action complémentaire après l'action de l'acteur (*e.g.* l'acteur déplace une sous-tasse et l'observateur pose une tasse). Grâce à l'enregistrement cinématique, nous avons comparé les mouvements de l'acteur dans ces différentes conditions et synchronisé les EEG directement sur ses mouvements. Afin de déterminer si le contexte influençait le traitement cérébral des actions observées ou effectuées, nous avons analysé différents index de l'activité motrice : les potentiels moteurs et la suppression du rythme beta (β, 20 Hz). Ces deux indicateurs traduisent une activité motrice mais si les potentiels moteurs traduisent plutôt une activité préparatoire, la suppression des oscillations β indique plutôt une activité dans les aires sensorimotrices (Hari, 2006; Leuthold et al., 2004). L'analyse statistique par permutation basée sur des clusters, nous a permis d'identifier des différences significatives entre les conditions. Par ailleurs, la comparaison des effets mesurés sur les potentiels ou sur les oscillations β ainsi qu'entre le robot et l'acteur, nous ont permis de mieux caractériser l'implication du système moteur au cours des interactions.

Nous avons fait l'hypothèse que le contexte interactif devrait moduler l'activité motrice, à la fois chez l'acteur et chez l'observateur. Cependant, on peut s'interroger si cette modulation est la même lors de l'interaction avec le robot ou avec l'humain et si le rôle dans l'interaction influence les activités de la même façon chez l'acteur ou chez l'observateur.

Cette étude fait l'objet d'un article en révision dans la revue *Neuropsychologia.*

Neural correlates of non-verbal social interactions: a Dual-EEG study

Mathilde Ménoret[1], Léo Varnet[2], Raphaël Fargier[1], Anne Cheylus[1], Aurore Curie[1,3], Vincent des Portes[1,3], Tatjana A. Nazir[1] and Yves Paulignan[1]

1 - Laboratoire sur le Langage, le Cerveau et la Cognition L2C2, Institut des Sciences Cognitives, CNRS/UCBL, 67 Bd Pinel, 69675 Bron Cedex, France

2 - INSERM U1028, CNRS UMR5292, Lyon Neuroscience Research Centre, Brain Dynamics and Cognition Team, Lyon, F-69500, France.

3 - Hospices Civils de Lyon, Service de Neuropédiatrie, HFME, 69677 Bron Cedex, France

Abstract:

Successful non-verbal social interaction between human beings requires dynamic and efficient encoding of others' gestures. Our study aimed at identifying neural markers of social interaction and goal variations in a non-verbal task. For this, we recorded simultaneously the electroencephalogram from two participants (dual-EEG), an actor and an observer, and their arm/hand kinematics in a real face-to-face paradigm. The observer watched "biological actions" performed by the human actor and "non-biological actions" performed by a robot. All actions occurred within an interactive or non-interactive context depending on whether the observer had to perform a complementary action or not (e.g., the actor presents a saucer and the observer either places the corresponding cup or does nothing). We analysed the EEG signals of both participants (i.e., beta (~20 Hz) oscillations as an index of cortical motor activity and motor related potentials (MRPs)). We identified markers of social interactions by synchronising EEG to the onset of the actor's movement. Movement kinematics did not differ in the two context conditions and the MRPs of the actor were similar in the two conditions. For the observer, however, an observation-related MRP was measured in all conditions but was more negative in the interactive context over fronto-central electrodes. Moreover, this feature was specific to biological actions. Concurrently, the suppression of beta oscillations was observed in the actor's EEG and the observer's EEG rapidly after the onset of the actor's movement. Critically, this suppression was stronger in the interactive than in the non-interactive context despite the fact that movement kinematics did not differ in the two context conditions. For the observer, this modulation was observed independently of whether the actor was a human or a robot. Our results suggest that acting in a social context induced analogous modulations of motor and sensorimotor regions in observer and actor. Sharing a common goal during an interaction seems thus to evoke a common representation of the global action that includes both actor and observer movements.

Keywords:
Social interaction, Dual-EEG, mu rhythm, kinematics, motor system.

1. Introduction

Joint actions are defined as actions performed by two or more individuals that coordinate their actions to achieve a common goal; such actions are ubiquitous in everyday life. Individuals need to precisely coordinate their own actions with those of others both spatially and temporally to perform successful joint actions (Sebanz et al., 2006). This bidirectional interaction between individuals requires the coupling of perceptive and motor systems to form internal representations that are constantly updated in response to environmental changes (Hari and Kujala, 2009). Therefore, this "interactive loop" appears to be an essential mechanism for adapted social interactions. The discovery of the mirror neuron system (MNS) provided a novel understanding of the brain networks involved in motor observation. Mirror neurons are motor neurons that fire during the execution of an action and the observation of the same action performed by others. This MNS was initially discovered in monkeys (di Pellegrino et al., 1992) and has been identified in humans (Buccino et al., 2001; Mukamel et al., 2010; Rizzolatti and Craighero, 2004). The system is active when an individual observes someone performing a movement (Fadiga et al., 1995). Thus, the MNS seems to be a neuronal mechanism that could create a direct link between the sender and the receiver of an action (Rizzolatti and Arbib, 1998).

Electroencephalography (EEG) studies have tried to identify the role of the MNS in the integration of social cues. Though EEG does not allow for precise localisation, reliable indicators of motor activities are known. Evoked related potentials (ERP) such as the readiness potential (RP) and the late part of the contingent negative variation (CNV) are negative potentials related to motor activity (Leuthold et al., 2004). These "movement related potentials" (MRPs) are thought to reflect motor preparation and execution. While the RP is typically observed before self-paced movement and during movement anticipation and observation (Colebatch, 2007), the late part of the CNV is observed when movements are triggered by cued/imperative signals (Walter et al., 1964). Moreover, studies of brain oscillatory activities identified the rolandic mu rhythm as a further index of motor activity (Gastaut and Bert, 1954; Hari et al., 1997). The mu rhythm is characterised by two frequency components: an alpha component ranging from 8-13 Hz and a beta component ranging from 15-25 Hz and measured over central electrodes. The alpha-mu component is attributed to sensory-motor areas (S1 M1) (Pfurtscheller et al., 2000), but the beta component is mainly generated by the primary motor cortex M1 and could reflect corticomuscular processes (Caetano et al., 2007; Hari and Salmelin, 1997). Suppression of the oscillations in these frequency bands is measured when individuals perform a movement (Salmelin and Hari, 1994) and when individuals observe, imagine or anticipate a motor action (Pineda, 2008). Modulations of the mu rhythm (alpha and beta) are considered an index of MNS activation resulting in excitability changes in sensorimotor areas (Pineda, 2008). Therefore, while the MRPs primarily indicate movement preparation or anticipation (Deecke, 1987), the mu rhythm denotes the functional state of the primary motor cortex within the action-perception system (Hari, 2006).

Using these indexes, Kourtis et al. (2010), Oberman et al. (2007) and Kilner et al. (2006) investigated whether movement observation and anticipation were influenced by social context. They found that social context (e.g., social relevance or observation of social interaction) enhanced motor activity more than did non-social context or actions with less social content. For instance, Kourtis et al. (2010, 2013) found that anticipatory motor activity (i.e., CNV amplitude and 20Hz oscillatory activity) was higher during an observation task when participants expected to watch an action executed by a partner rather than by an unknown person. Oberman et al.

(2007) found that observing social actions, especially if the social actions involved the participant directly, triggered stronger 10Hz suppression over central electrodes than did observing non-social actions. However, note that both studies focused on the observer and ignored the actor's perspective. By contrast, Schippers et al. (2010) tried to identify the neural basis of reciprocal interaction by using functional magnetic resonance imaging (fMRI). Pairs of participants played a game of charades and were placed by turn in an fMRI scanner while gesturing and guessing. The fMRI images of the two participants were then synchronised to couple the two brains' activity during gestural communication. They found a Granger-causality link between the gesturer's and the guesser's brain activities. The areas traditionally described as part of the MNS, such as the dorsal and ventral premotor cortices, somatosensory cortex, anterior inferior parietal lobule, midtemporal gyrus, and the ventromedial prefrontal cortex were tuned between the two brains. Kokal et al. (2009) further noted that the previously mentioned areas were more activated when participants played in cooperation with a human than when they played with a computer that did not cooperate. Taken together, these results suggest that brain motor areas and particularly the MNS are involved in the encoding of social interactions during both perception and active interaction. However, while instructive, these studies did not study real face-to-face social interaction.

The development of "hyperscanning" techniques now allows the brain activity of two or more participants to be recorded simultaneously. Recently, dual-EEG studies (two synchronised EEG recordings) investigated inter-brain synchronisation while participants performed various coordinated actions (Dumas et al., 2010; Lindenberger et al., 2009; Tognoli et al., 2007). In these studies, brain oscillations were recorded when participants performed synchronic movements (of the finger or hand or to play guitar). Tognoli and colleagues (2007) observed a rhythm in the alpha-mu band (i.e., phi) that was present only when participants performed synchronous movements. Lindenberger et al. (2009) and Dumas et al. (2010) measured interactional synchrony to determine when two areas (inter or intra-brain) were similarly activated. They showed that right centro-parietal regions formed a synchronous inter-brain network in the 10 Hz mu band between the two participants during coordinated actions. According to Dumas and colleagues (2010), this coupling could represent different aspects of the social interaction, but they could not determine whether the coupling was simply due to synchronic movement or whether it could also represent anticipation of the other participant's action and turn taking.

Notably, most of these studies did not investigate complex joint actions but were interested in only coordinated actions. In a social context, protagonists do not act simultaneously but execute complementary actions in response to actions performed by others (e.g., joint action). Complementary actions differ from simple imitation because they require an understanding of the intention of the co-actor. Accordingly, Astolfi and collaborators (2010) recorded brain activity of four participants who were playing cards around a table (Astolfi et al., 2010; Babiloni et al., 2007, 2006). They developed a Granger-causality-based method to analyse links between the brain activities of all participants and showed that right prefrontal and parietal activities were correlated between the partners of the game (and not their opponents).

Taking these studies into account, it appears that motor and prefrontal areas seem to be involved in social interactions and display different activations in function of the social context. However, the explanation of this modulation remains poorly known, and three main hypotheses have been introduced. Kourtis et al. (2010) proposed that this modulation could be related to a simulation of the partner's action in joint action situations (Kourtis et al., 2010). Tsai and colleagues (2011)

proposed that it could be associated with a modification of the representation of the action, for example by building a common representation of the action in interactive contexts as described by Hari and Kujala (2009). Finally, Meyer et al. (2011) suggested that it could be related to an attentional and motivational effect, with the motor system being more recruited during the observation of relevant stimuli (Meyer et al., 2011). It is still unclear whether the observed modulation was related to the social salience of the human-human interaction or to the modification of the goal of the actions; if so, it is unclear whether "acting" or "observing" during social interactions modulated the participants' brain activity differently (i.e., role assignment, Dumas et al., 2012).

In the present study, we tested whether (1) the goal and (2) the social relevance of a movement influenced brain activities and motor kinematics in both protagonists of a face-to-face interaction. To do so, we recorded movements and EEG signals of two participants while they were performing or observing object-directed movements. To test whether the goal of an action influenced brain activity, similar actions were performed by an actor in an interactive (e.g., the actor presents a saucer and the observer places the corresponding cup on the saucer) or non-interactive context (e.g., the actor presents a saucer and the observer does nothing). Additionally, to investigate the social relevance (i.e., the specificity of the human-human interactions) these actions were performed by either a human agent (biological action) or a robot agent (non-biological action).

We expected to measure stronger motor activity in the interactive conditions, as observed in the previous studies. To disentangle the role of this motor modulation, we compared several motor markers. Among the motor markers compared were the movement related potentials (MRP), which would be more indicative of preparatory or simulatory processes, and beta suppression, which could reflect activity of the action-representation system (Hari, 2006). These markers were measured during movement observation and execution in the different contexts. The analysis of these markers could be helpful in identifying which motor processes are modulated by the social context. We expect a modulation of the observer's brain motor activity during the "Interaction" condition, as reported by Kourtis et al. (2010) and Oberman et al. (2007). We also expect modulation of the actor's brain activity even though differences between observer and actor may be seen as a function of role assignment (Dumas et al., 2012).

2. Material and Methods

2.1. Participants

Forty healthy participants ((mean age: 21.3, range: 18-27 years), 20 women and 20 men) took part in this experiment. They reported no history of neurological disease or psychological issues. All were right handed (mean scores: 0.82 Edinburgh test (Oldfield, 1971)) and had normal or corrected-to-normal vision. The study was approved by the Ethical Committee CPP Sud-Est II, and all participants gave their written informed consent. They constituted 20 pairs: 6 gender-mixed, 7 male-male and 7 female-female.

2.2. Procedure

The experiment always involved two participants, i.e., one "actor" and one "observer." Participants were seated face to face on each side of a table. The actor was either a human (H) or a robot (R). The experiment contained an interactive ("Interaction") and a non-interactive ("Observation") condition for each of two types of actors: Interacting with a human

(InteractionH) or a robot agent (InteractionR) and observing a human (ObservationH) or a robot agent (ObservationR). These four conditions were presented in a block design displayed in Figure 8.1.

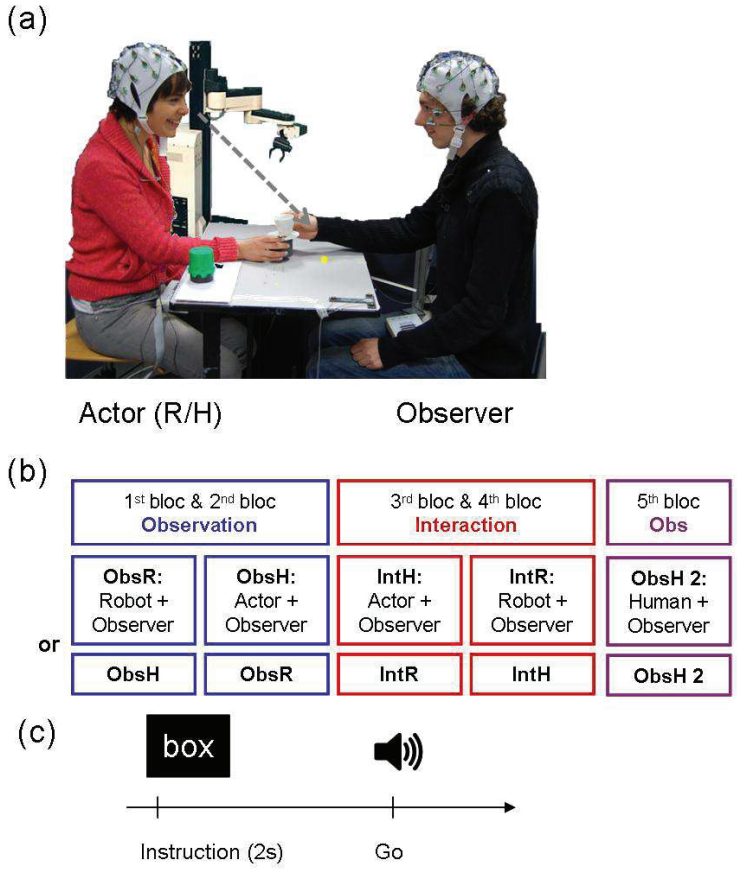


Figure 8.1 : Experimental setting. (a) Experimental setting coupling Dual-EEG and kinematics recording. The "Actor" initiating the movement was either a participant or a robot. The participant that observed or interacted with the Actor was referred to as "Observer". The yellow dot on the table schematically indicates the point to be fixated on by the person on the left. (b) The experiment was composed of 5 blocks presented in two different orders. (c) Trial setting. An instruction appeared on a screen and was visible for 2s to only the actor. An auditory stimulus served as Go signal for the actor after a random interval.

For all conditions, the actor was instructed to perform object-directed movements toward one of three different objects: a box, a saucer and a candle-holder. The displacing action involved two sub-phases. The first sub-phase consisted of reaching and grasping an object placed to the right of the actor (Reach sub-phase), and the second sub-phase consisted of lifting and moving the object to the middle of the table in front of the observer (Move sub-phase). During the "Observation" conditions, the observer was passively watching the actions. During the "Interaction" conditions, the observer had to perform a complementary action (i.e., placing a lid on the box, a coffee cup on the saucer or a candle on the candle-holder). The 3 different actions were performed randomly 15 times in each condition. In the "Interaction" conditions the observer was instructed to begin his movement only when the actor's hand was back in the starting position. Although this setup was less interactive, this dissociation allowed us to separate the actor's observation from the observer's response. Hence, the movement preparation in the "Interaction" condition could not contaminate the actor's observation. An additional condition, consisting of shaking hands during only the "human-human" interaction (ObservationH and InteractionH) was excluded from analysis because the to-be performed movements were too different (i.e., only one movement toward the observer) from the remaining three grasping-and-displacing actions (i.e., two sub-movements toward the objects placed at the right side of the actor) and because the observer would be able to predict his response from the onset of the actor's movement (and not only when an object would be grasped).

The experiment was divided into 5 blocks. The first and second blocks included the "Observation" conditions (balanced between ObservationH and ObservationR), whereas the third and fourth blocks included the "Interaction" conditions (balanced between InteractionH and InteractionR) (see Figure 8.1b). This order was essential to have a "naïve" Observation condition in which the participant ignored the goal of the actor's actions and was unable to associate a response in the Observation conditions. A last block, containing a second "ObservationH" condition ($ObservationH_2$), was also included. Note that during the first "Observation" blocks participants were given no instruction about the purpose of the actor's movements and the complementary objects were hidden from view. By contrast, during the $ObservationH_2$ block both participants were aware of the complementary actions, and this block was therefore contaminated by knowledge of the experimental purpose and could induce an unintentional response preparation. Data from this last condition is presented in the Supplementary material.

At the beginning and end of each trial, both participants were asked to place their right hand at a starting position on the table, with their right thumb and index finger held in a pinch grip position. To minimise eye movement artefacts, fixation points were placed onto the table at equal distance between each partner's starting position and the middle of the table. The observer was instructed to fixate on the fixation point close to the actor, and vice versa. Both participants were asked to maintain fixation throughout the trial and thus to observe the partner's action in the periphery. Before each trial, written instructions about the object to be grasped were given to the actor on a screen placed behind the observer. An auditory stimulus served as the Go instruction for the actor. In the "Interaction" conditions, the observer was instructed to begin his movement only when the actor's hand was back in the starting position. EEG and kinematics parameters were recorded throughout the experiment.

2.3. Material

The robot used in the experiment was an UMI RT100 robotic arm (OxIM Ltd, Oxon, UK). The robot is a SCARA type robot with 7 degrees of freedom, including the gripper attachment. Maximal velocity was fixed at 165 mm/sec resulting in slow and jerky actions. Note that the robot movement was different from the human movement because the robot needed a supplementary sub-phase to grasp the object. First, the robot executed a translation movement behind the object, and then, it performed a movement toward the object to grasp it (Figure 8.2b).

2.4. Kinematics acquisition and analysis

An Optotrak 3020 (Northern Digital, Waterloo, Ontario, Canada) was used to record the spatial position of an active marker (infrared light-emitting diode) at a sampling rate of 250 Hz and a spatial resolution of 0.1 mm. The marker was placed on the participant's wrist and characterised the reaching and displacing components (Jeannerod and Biguer, 1982; Jeannerod, 1981).

Raw data were pre-processed using a second-order Butterworth dual-pass filter (cut-off frequency, 10 Hz). Kinematic parameters were assessed for each individual movement using Optodisp software (Optodisp - copyright INSERM-CNRS-UCBL, Thévenet et al., 2001). We analysed the amplitude and latency of the wrist velocity peak (mm/s and ms) and movement duration (ms) for the two sub-phases of the movement (reach-to-grasp and displace). Movement onset (reaction time) and termination (offset) were determined to be the first and last value, respectively, in a sequence of at least eleven increasing or decreasing points on the wrist velocity profile. Wrist velocity peak was determined as the maximal value in the velocity profile. Kinematic parameters

were determined for each individual trial and were then averaged for each participant and condition. T-tests were performed to compare the ObservationH and InteractionH conditions.

For each individual trial, the latency of the onset of the actor's movement was determined to synchronise the participants' EEG with the onset of the actor's movement.

2.5. EEG acquisition and analysis

EEG data were recorded using BrainAmp amplifiers (BrainVision recorder software, BrainProducts GmbH, Munich, Germany). The two participants' EEGs were recorded with a double EEG device using two 32-channel EEG caps with active electrodes (ActiCap BrainProducts) arranged according to the international 10-20 system. Each subject had its own reference (situated at Fpz) and ground (situated at AFz). Impedance was maintained below 20 kΩ. The two EEG devices were synchronised. The signal was sampled at 500 Hz, and a 50 Hz notch filter was used. Moreover, recordings of vertical and horizontal electro-oculograms (EOGs) were made from electrodes above and below the left eye to monitor eye movements and blinks.

EEG data were analysed using BrainProducts Analyser 2 software for ERPs (BrainProducts GmbH, Munich, Germany). FieldTrip (Oostenveld et al., 2011), a free toolbox of Matlab 7.0 (MathWorks, Natick, MA), was used for the Time-Frequency analysis. EEG data were first time-locked to the onset of the actor's movement by adding kinematic markers to the EEG signals. These data were then re-referenced for each subject with a mean reference value including all but the EOG electrodes and were low pass filtered at 30 Hz. EEG data were segmented differently for the human and robot actors to include the reach sub-phase of the movement (for details see section "Kinematics Results" below). For the human actor, segments lasted from -1000 ms before to 1500 ms after the onset of actor's movement; for the robot, segments lasted from -1000 ms to 4000 ms after the onset. Segments with artefacts were removed.

a. Specific Analyses

ERPs

After segmentation, a baseline correction was applied from -200 ms to 0 ms before the onset of the actor's movement. Averages were calculated within the four conditions (ObservationH/ObservationR/InteractionH/InteractionR). Grand averages for all participants were calculated separately for the observers and the actors.

Time-Frequency

After segmentation, a discrete Morlet-wavelet transform was computed for each trial by convolving a Morlet wavelet with the signal using a width of 7 cycles to analyse oscillatory activities over a range of 1 to 30 Hz in 1 Hz steps. To avoid temporal smearing of motor activity into the baseline, a baseline correction was chosen from -400 to -100 ms before the actor's movement onset.

b. EEG Statistical analysis

To test for statistical significance, a cluster-based nonparametric permutation test was carried out on ERPs and Time-Frequency data as described in Maris and Oostenveld (2007) and van Schie et al. (2008). This statistical analysis does not require prior assumption on ERP components and the statistical test takes into account all electrodes and time-windows. This nonparametric test contains two statistical levels: we first performed a running paired t-test on all participants, comparing energy at each time-bin (time-frequency bins) for each sensor between two conditions of interest. We then corrected the results for multiple comparisons by performing a second

statistical test at the cluster-level. This is performed by thresholding the output of the (two-tailed) t-test at $p<0.025$ and clustering adjacent significant samples in the time-electrode space (respectively time-frequency-electrode space). The statistics used to describe these clusters is T_{sum}, the sum of all t-values inside the cluster. A permutation-test is performed by randomly re-assigning the ERP (respectively time-frequency) of each individual between the two conditions because the probability distribution of values in T_{sum} is unknown. This step is repeated a number of times (1000 iterations in our case) sufficient for obtaining an estimate of the distribution of T_{sum} in the null hypothesis. It is then possible to compare the experimental value of T_{sum} to this calculated distribution to decide whether to reject the null hypothesis, with a given alpha value. For the ERP analysis, we also impose that all considered clusters must be present on at least two adjacent electrodes at each time point. This additional constraint turned out to be too restrictive for the three-dimensional time-frequency analysis (time by frequency by electrodes), and so we took into account all clusters in this case (Varnet et al., submitted). The clusters identified (electrodes and time windows) are therefore not based on prior hypotheses but are only identified using significant differences.

3. Results

The data from one pair of participants were removed from the analysis because the actor failed to fixate on the correct fixation point during the experiment and was thus unable to see the observer's movement.

3.1. Kinematic Results

Actor's movements. Figure 8.2 displays the trajectory and velocity profile of the goal-directed action (Reach and Move sub-phases). Maximum velocity, peak amplitude and movement duration were measured for all conditions.

Robot: Movements executed by the robot were constant throughout all conditions and experimental blocks. In total, the movement lasted 9.2 s, the Reach sub-phase lasted 4.1 s and the Move sub-phase lasted 2.9 s. There was a 2.2 s break between these two actions. The maximum velocity peak amplitude was 162.2 mm/s.

Human: For the actor, the movement duration was on average similar for ObservationH (3.1 ± 0.21 s) and for InteractionH (3 ± 0.19 s [Mean ± SEM]). The Reach sub-phase of the movement lasted 1.31 ± 0.08 s and 1.28 ± 0.09 s, respectively, and the velocity peak amplitude was on average 367 ± 21 mm/s and 379 ± 23 mm/s, respectively. None of these parameters differed significantly between the two conditions. For the Move sub-phase of the action, duration was on average 1.61 ± 0.12 s for ObservationH and 1.57 ± 0.1 s for InteractionH; moreover, the velocity peak amplitude was 444 ± 32 mm/s and 415 ± 29 mm/s, respectively. Again, no significant difference was observed between conditions. The results of the $ObservationH_2$ condition are displayed in the Supplementary material.

Due to the important disparity between human and robot movements, we did not directly compare these conditions in the following analyses. Comparisons between "Observation" and "Interaction" conditions have been processed for the actor and robot observation separately and with different temporal windows. The temporal windows were chosen to include only the reach sub-phase of the movement. Therefore, a segment lasted from -1000 ms before to 1500 ms after the onset of the human actor's movement, and a segment lasted from -1000 ms to 4000 ms after the onset of the robot's movement.

Observer's movements. In the "Interaction" conditions, the observer's movement started approximately 4.1 ± 0.3 s after the onset of the human actor's movement (InteractionH) and 11.1 ± 0.2 s after those of the robot (InteractionR). Total movement duration was on average shorter in the InteractionH (2.63 ± 0.10 s) than in the InteractionR conditions (2.93 ± 0.09 s [Mean ± SE]; $p<0.01$). Similarly, shorter durations were observed in the InteractionH (1.28 ± 0.05 s) than in the InteractionR conditions (1.43 ± 0.05 s; $p<0.01$) for the Reach sub-phase of the movement. Velocity peak amplitude was larger in the InteractionH (375 ± 21 mm/sec) than in the InteractionR conditions (343 ± 17 mm/s; $p<0.04$). Shorter durations were observed in the InteractionH (1.36 ± 0.05 s) than the InteractionR conditions (1.50 ± 0.04 s; $p<0.01$) for the Move sub-phase, but velocity peak amplitude did not significantly differ between conditions (451 ± 16 mm/s and 439 ± 16 mm/s, respectively). In conclusion, complementary actions performed by the observer when interacting with the robot were generally slower than those performed when interacting with the human.

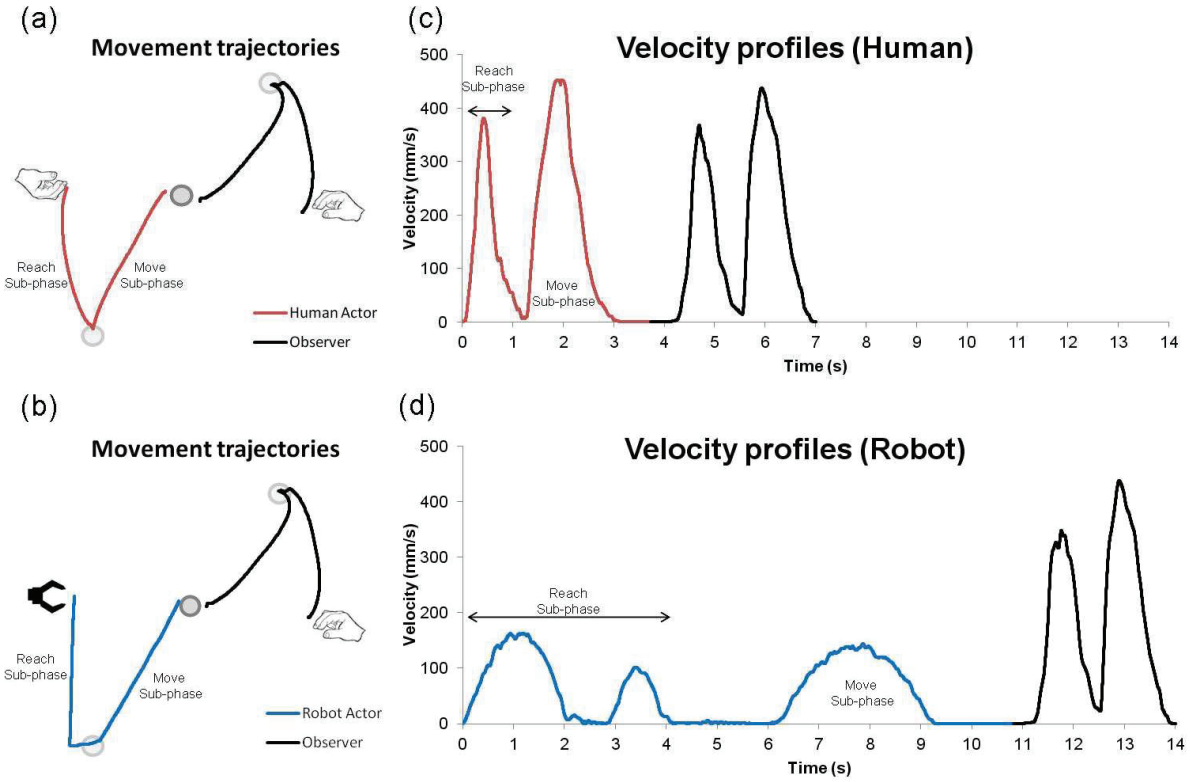


Figure 8.2 : Movement profiles. (a-b) Typical trajectories of the actions of the actor (red - a) or the robot (blue - b) and the observer (black). (c-d) Velocity profiles of the movement of the actor (red - c), the robot (blue - d) and the observer (black).

3.2. Electrophysiological Results

All results of the ObservationH_2 condition are displayed in the Supplementary material.

a. ERP analysis

Performing the initial reach action (Actor's data)

Figure 8.3 shows that MRPs were observed in both experimental conditions for the actor, who performed the same action in the ObservationH and InteractionH conditions. The MRPs were measured over left central electrodes (Cz, C3, FC1 and CP1) (Figure 8.3a) and were comparable between the conditions. The statistical analysis did not identify any cluster with significant differences between the conditions.

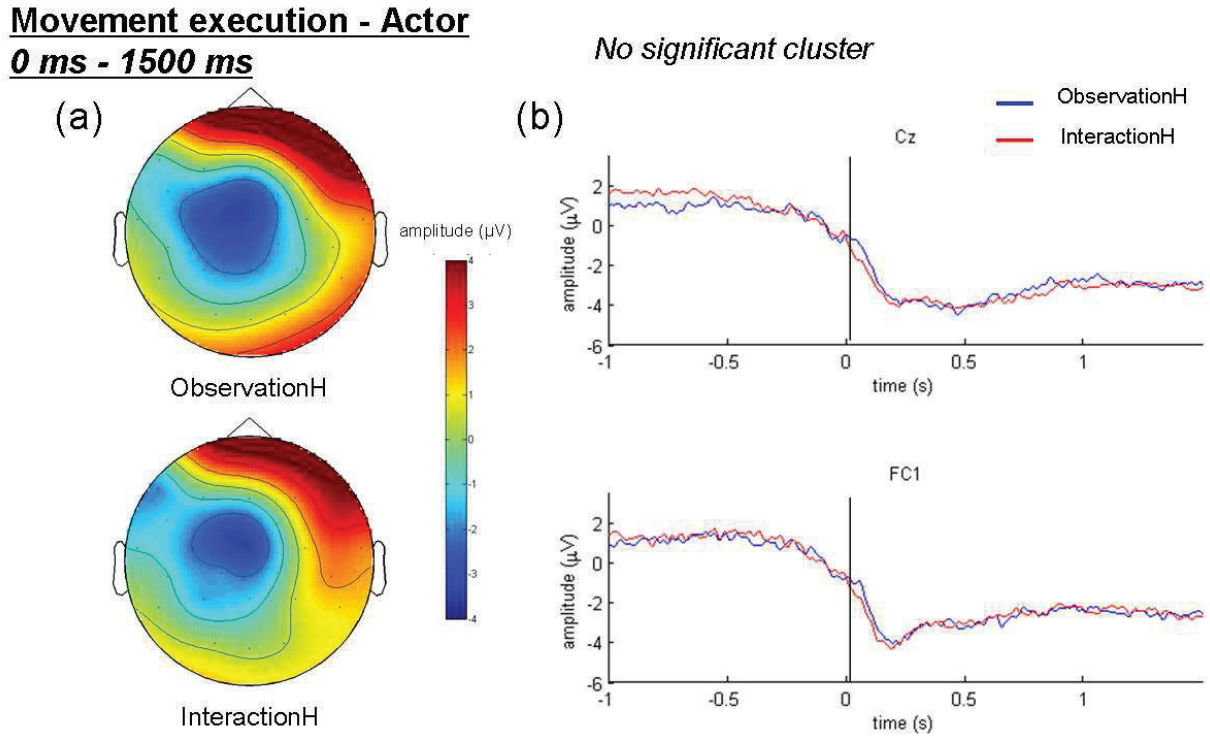


Figure 8.3 : Actor's ERP synchronised to the onset his/her movement. (a) Topography of the movement related potential during the ObservationH and InteractionH conditions. (b) ERPs measured over Cz and FC1 during the ObservationH (blue) and the InteractionH (red) conditions.

Observing the human actor & performing the complementary action (Observer's data)

To differentiate activity induced by observing the actor's movement in different contexts from activity related to the preparation and execution of the observer's own movement (InteractionH), we analysed the observer's EEG during the whole trial duration time-locked to the onset of actor's movement (Figure 8.4). The statistical analysis identified two main clusters displaying significant differences between the two conditions. The first cluster displayed in Figure 8.4a was identified during the actor's reach sub-phase from 700 ms to 1400 ms after the actor's movement onset and involved Cz, FCz, FC2, Fz and F4 ($p<0.003$). The second cluster (Figure 8.4b) ranged from 2900 ms to the end of the segment and was located over Cz, FCz and FC1 ($p<0.0001$). Note that the observer's movement began on average at time 4.1 s.

The observation of the ERPs over FC1 (Figure 8.4c) indicated that the second cluster may represent motor preparation and execution. Indeed, a negative MRP was measured over this electrode in only the InteractionH condition approximately 2000 ms after the onset of the actor's

movement. Moreover, the topography of the cluster identified was comparable to the one measured for the actor (see Figure 8.3).

However, during the actor's Reach sub-phase (from 700 ms to 1400 ms after actor's movement onset) the first cluster topography of the contrast InteractionH – ObservationH was different and displayed a stronger negativity in the InteractionH than in the ObservationH condition over right frontal and central electrodes. Activity measured over Cz displays both differences (i.e., early and late cluster) while the electrode F4 displays only the early cluster. Therefore, the different topographies of these effects may be indicative of two different neuronal processes.

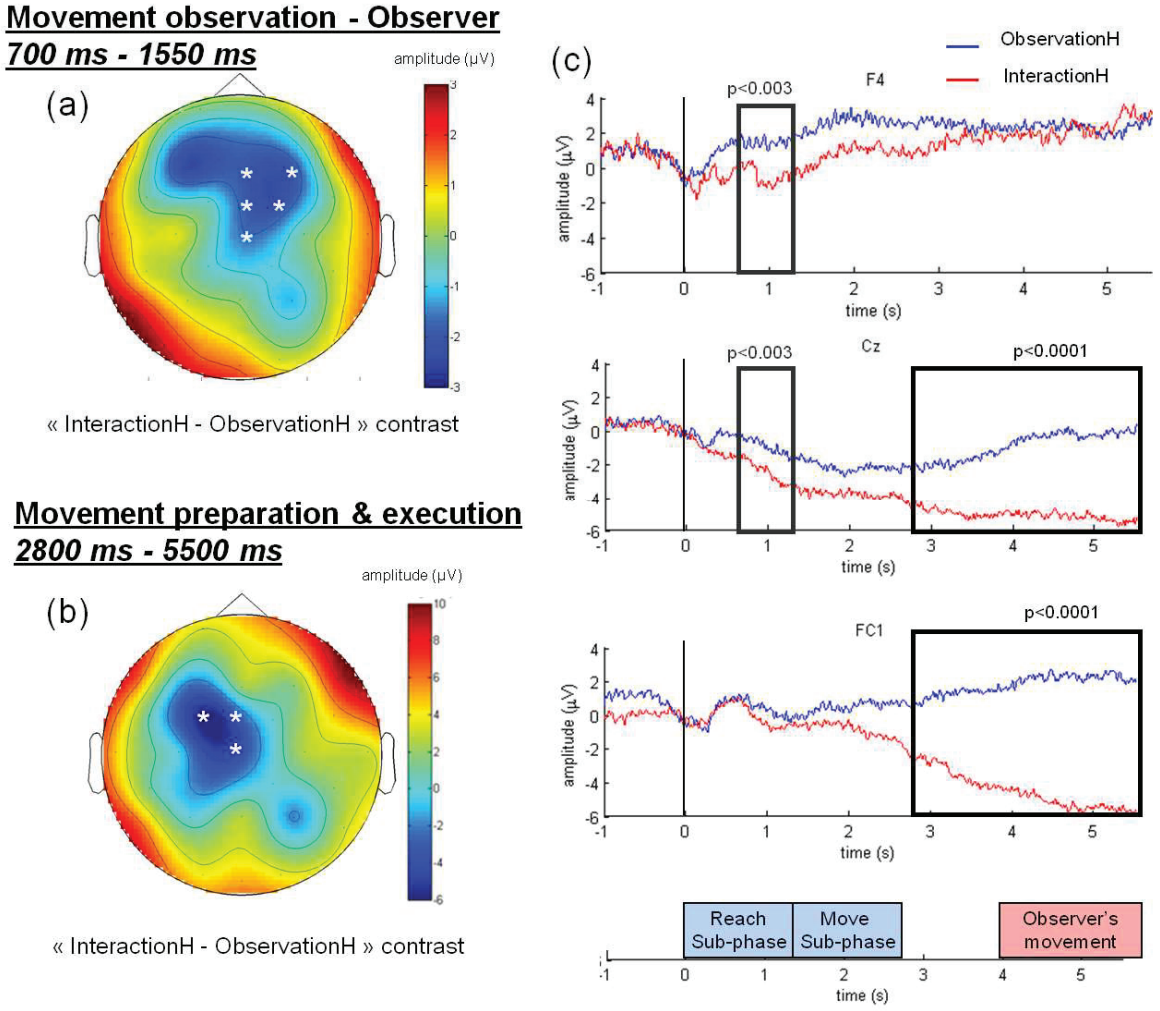


Figure 8.4 : Observer's ERP synchronised to the onset of the human actor's movement. The segmentation performed included both the actor's and the observer's movements. The observer executed a movement only in the InteractionH condition. (a) Topography of the contrast "InteractionH – ObservationH" during the observation of the human actor (700 ms -1550 ms) (b) Topography of the contrast "InteractionH – ObservationH" reflecting the preparation and the execution of the movement (InteractionH condition only; 2800 ms -5500 ms). (c) ERPs measured over F4, Cz and FC1 during the ObservationH (blue) and the InteractionH (red) conditions. Rectangles represent the significant differences between the conditions.

Observing the robot actor (Observer's data)

Figure 8.5 shows the ERPs measured for the observer during robot movements. The activity measured over fronto-central electrodes seems comparable to the ones measured during the observation of the human actor for both conditions. In this case also, the activity seems more negative in the InteractionR condition compared to the ObservationR condition. However, the statistical analysis did not identify any cluster with significant difference between the two experimental conditions.

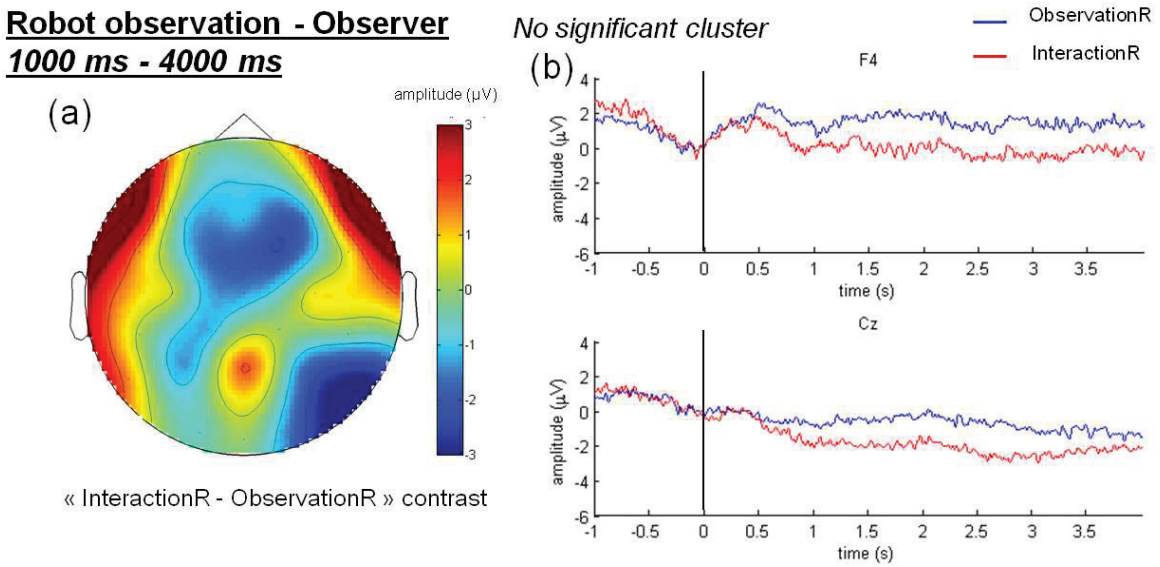


Figure 8.5 : Observer's ERP synchronised to the onset of the robot's movement. (a) Topography of the contrast "InteractionR – ObservationR" during the observation of the robot (1000 ms - 4000 ms) (b) ERPs measured over F4 and Cz during the ObservationR (blue) and the InteractionR (red) conditions.

b. Time Frequency analysis

The statistical analysis was performed including all frequency bands from 1 to 30 Hz and between 0 to 1300 ms. To analyse motor related events, we focused our examinations on only alpha/mu and beta oscillations. A strong fronto-posterior alpha rhythm was present and made it difficult to distinguish between mu and alpha activities. Due to this strong attentional bias, only the analysis of the beta oscillations is presented in the next section.

Performing the initial reach action (Actor's data)

Performing an action induced a suppression of beta oscillations (17-21 Hz) around movement onset principally over central electrodes (C3 and C4) (Figure 8.6a) for both conditions. This suppression remained until the end of the segment (Figure 8.6b). Suppression over fronto-central electrodes (F3 and FC1) was also observed in the InteractionH condition. The statistical analysis revealed two clusters that displayed significant differences. The first cluster ranged from 200 ms to 1250 ms over C4 and CP6 electrodes, and the second cluster was measured over F3 and FC1 from 450 ms to 1200 ms (Figure 8.6c). A stronger suppression was observed for the InteractionH than ObservationH condition for both clusters.

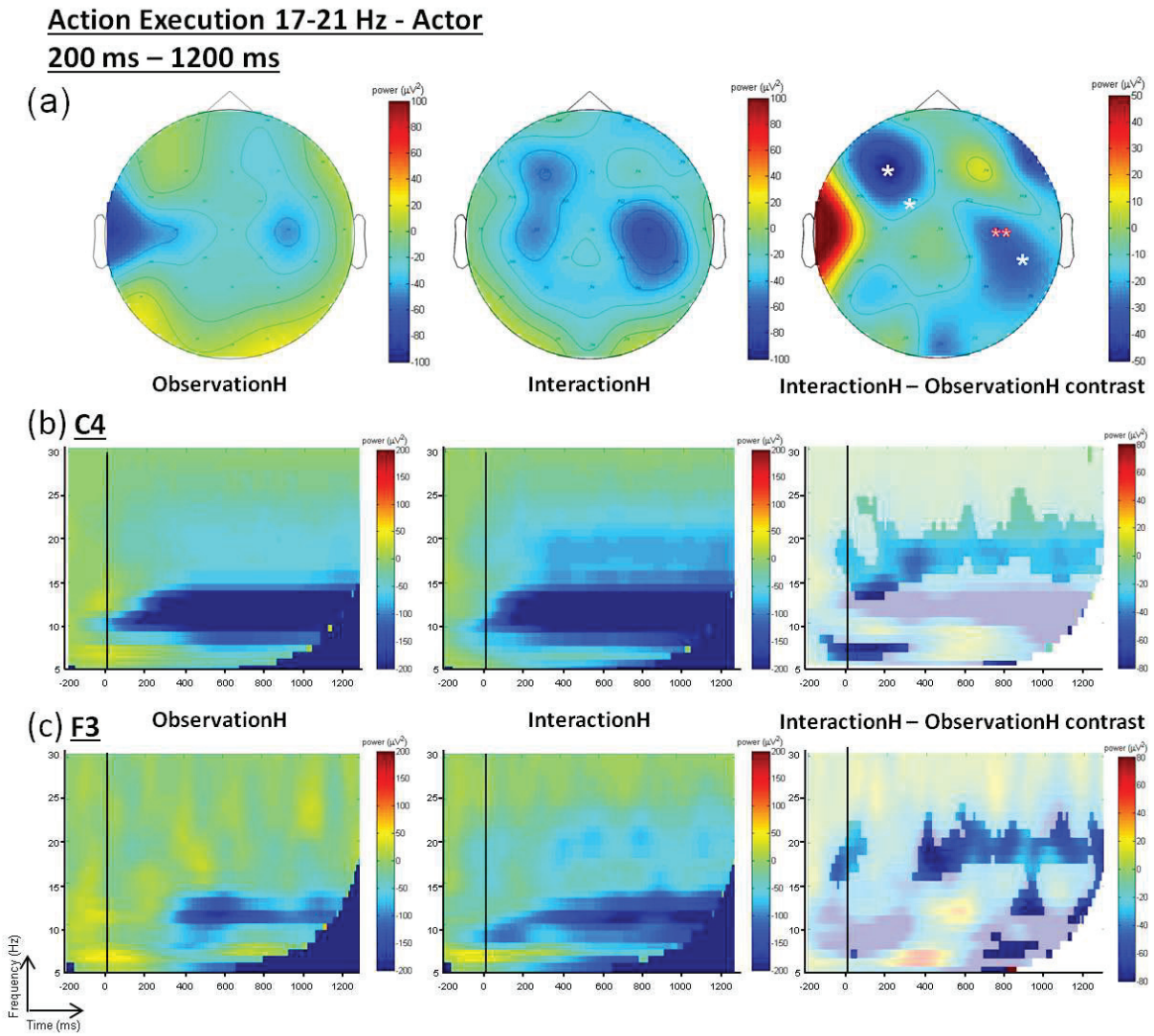


Figure 8.6 : Actor's time-frequency plots. (a) Topography of the beta suppression during the ObservationH, InteractionH conditions and contrast ObservationH - InteractionH. * p<0.05 (b-c) Wavelet measured over (b) C4 and (c) F3 during the ObservationH, InteractionH conditions and contrast ObservationH - InteractionH. Significant differences are highlighted.

Observing the human actor (Observer's data)

Shortly after the onset of the actor's movement, the analysis of beta rhythm (17-21 Hz) revealed a clear suppression of 17-21 Hz oscillations in both conditions principally over central electrodes for movement observation (see Figure 8.7). A cluster of several electrodes (mainly CP1 but also Cz, C3, FC2 and C4) showed significant differences between the two conditions. The 17-21 Hz oscillations over these electrodes displayed a significantly stronger suppression in the InteractionH than in the ObservationH condition from 350 ms to 1300 ms after the onset of the actor's movement (Figure 8.7b).

Note that all these effects were observed more than 3 seconds before the onset of the observer's movement and are thus unlikely to result from movement preparation.

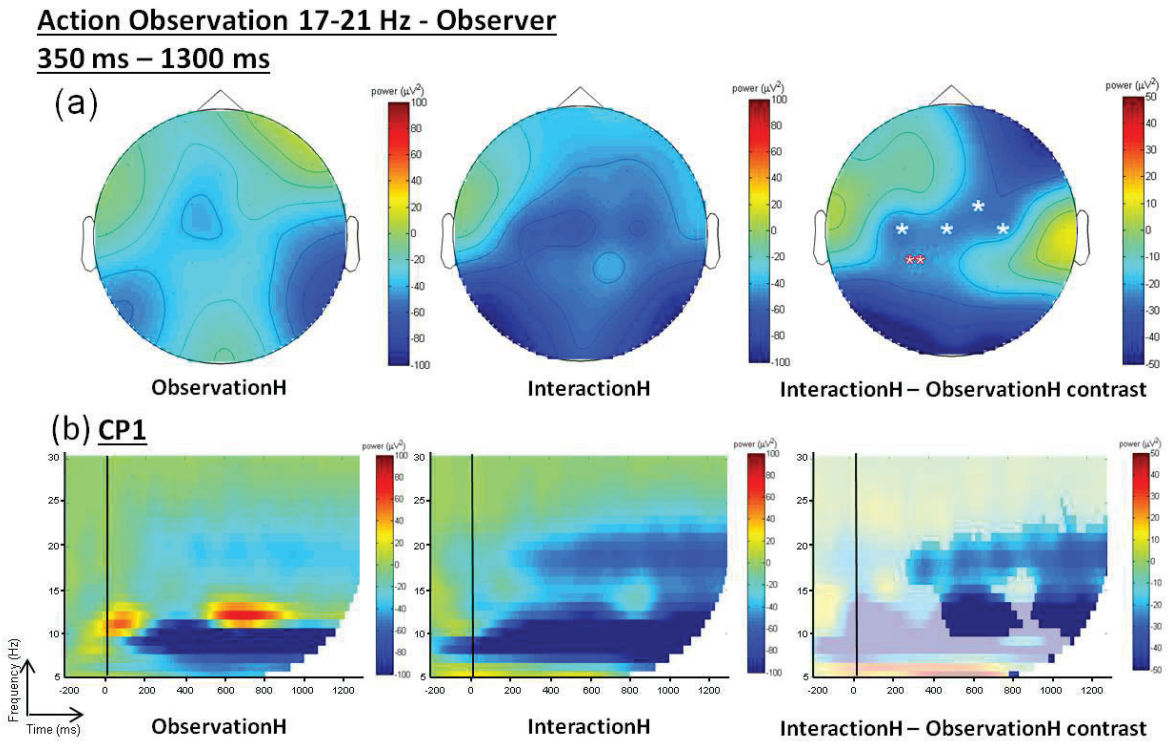


Figure 8.7 : Observer's time-frequency plots during the human actor observation. (a) Topography of the beta suppression during the ObservationH, InteractionH conditions and contrast ObservationH - InteractionH. * $p<0.05$ (b) Wavelet measured over CP1 during the ObservationH, InteractionH conditions and contrast ObservationH - InteractionH. Significant differences are highlighted.

Observing the robot actor (Observer's data)

Observing the robot also elicited 17-21 Hz suppression in the two conditions shortly after movement onset (Figure 8.8). In this case also, the suppression was stronger in the InteractionR condition than in the ObservationR condition. The difference between ObservationR and InteractionR was significant between 1300 ms and 3800 ms over CP1, C3, CP2 and C4 electrodes (Figure 8.8b).

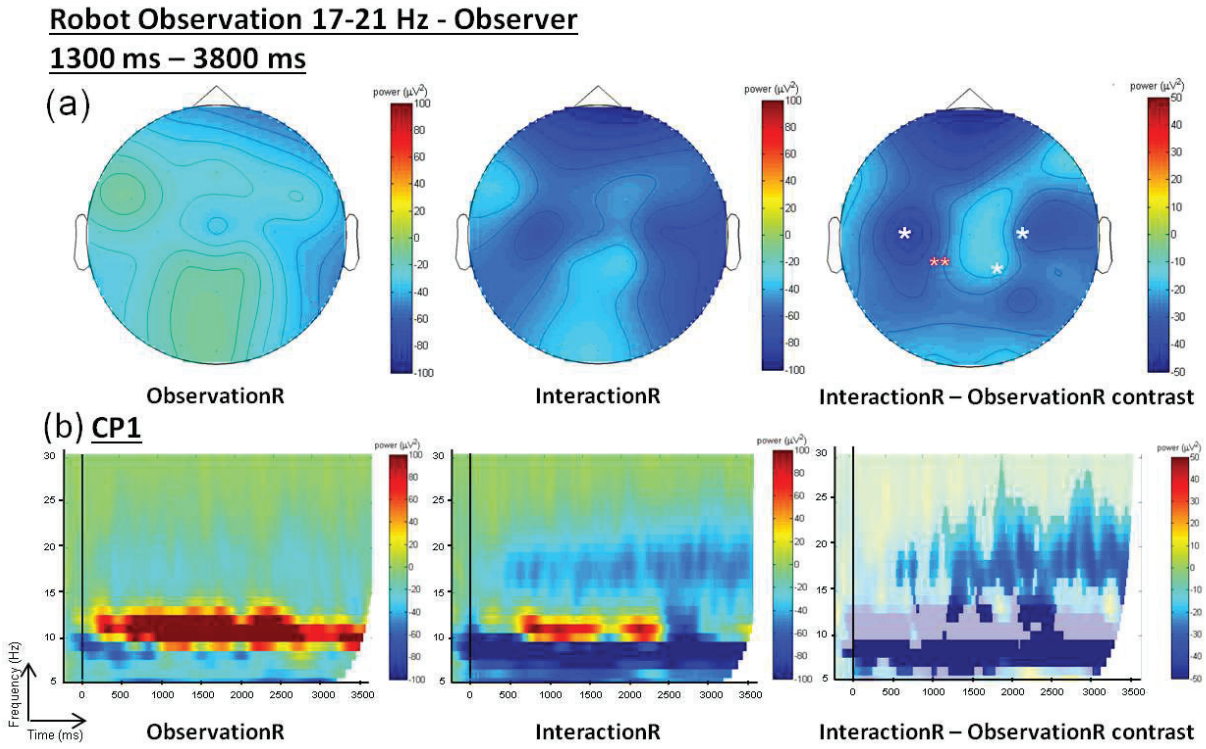


Figure 8.8 : Observer's time-frequency plots during the robot observation. (a) Topography of the beta suppression during the ObservationR, InteractionR conditions and contrast ObservationR - InteractionR. * p<0.05 (b) Wavelet measured over CP1 during the ObservationR, InteractionR conditions and contrast ObservationR - InteractionR. Significant differences are highlighted.

4. Discussion

Our study focused on how complementary actions and social relevance (i.e., specificity of human-human interaction vs. robot-human interaction) influence motor system activity during the observation and execution of actions. Additionally, we wanted to disentangle the function of this motor modulation and examine the differences and similarities between the two participants' brain activities. For this purpose, different indicators of neural motor activity (beta (17-21 Hz) oscillations and MRPs) in both participants of the interaction were analysed during the first phase of an actor's displacing action. Synchronising EEG signals to the actor's movements rather than to an external go signal allowed us to show that the motor activity of both participants varied with the type of interaction ("Observation" and "Interaction"), with social relevance (human vs. robot) and with the role of the participants (actor or observer). A modulation of motor activity in both actor and observer as a function of the interactive context was measured.

4.1. Influence of the goal of an action on brain activity

Execution and observation related motor activities were observed during our experiment in the "Observation" and "Interaction" conditions. Both a negative going MRP and suppression of beta oscillations were observed in the actor over central electrodes shortly before and during motor onset. Similarly, suppression of beta oscillations and observation related MRPs were observed in the observer during movement observation. While the MRP has been associated with motor cortical excitability (Deecke, 1987), the beta suppression reflects sensory-motor and action-perception processes (Hari, 2006).

Interestingly, though the actors' motor output (kinematic parameters) was essentially the same in the "Observation" and "Interaction" conditions, our results showed that beta activity differed in the two conditions. When the actor expected a complementary action (InteractionH condition) or had knowledge of the complementary action (ObservationH_2), 17-21 Hz suppression was stronger over the C4 electrode and over left fronto-central electrodes (FC1 and F3). Given that repetitive observation of a movement typically results in weaker mu-suppression (Perry and Bentin, 2009), it is unlikely that these effects result from the order of conditions. Observation-related beta suppression (17-21 Hz) was also seen in the observer, and it appeared as soon as the actor initiated his/her movement. Similarly, this suppression was stronger in the "Interaction" condition compared to the "Observation" condition independently of whether the actor was a human or a robot. Given that the actor motor behaviour did not differ between the "Interaction" and "Observation" conditions, motor commands and pure motor encoding cannot account for the context sensitivity of this modulation. These results are consistent with several recent studies that investigated movement-related neural activity (Kilner et al., 2006; Kourtis et al., 2010; Oberman et al., 2007; Streltsova et al., 2010). For instance, Kourtis and colleagues described modulations of MRP and beta oscillations during action simulation (Kourtis et al., 2010). Kilner et al. (2006), Oberman et al. (2007) and Streltsova (2010) observed stronger mu suppression during observation of actions in a social than in a non-social context. More specifically, Kilner et al. (2006) described mu suppression for observed movement from an actor forward-facing the subject but not from an actor that was away from the subject. These authors argued that the human mirror system could be sensitive to the social relevance of an observed action through posterior superior temporal sulcus (pSTS) input. Additionally, some authors found that complementary actions modulated brain motor activity. For example, Newman-Norlund and collaborators found that the human MNS is more activated by complementary than by imitative actions (2007). In the same vein, Sartori et al. (2011) observed that motor excitability was increased when observing an action that required a complementary action (although no movement was actually performed). In our study, we reported modulation of neural motor parameters for both actor and observer and thus extend these previous findings from observation to the execution of actions in interactive contexts.

However, different effects have been measured between actor and observer concerning the motor potentials (MRPs). The actor's MRPs did not differ between the type of interaction ("Observation (H and H_2)" and "Interaction"). A negative observation-motor related potential was also evident for the observer in both conditions over central electrodes (Cz). This MRP was observed independently of whether the actor was a human or a robot. In the case of a human actor, a cluster of frontal and central electrodes displayed a more negative activity during the actor's movement (700-1500 ms) when a complementary action was required (Figure 4a). The topography of the effect differed from pure motor system activity (Figure 4b) and is therefore not related to the motor preparation of the complementary action.

4.2. Specificity of social relevance?

The condition in which the observers interacted with the robot allows us to compare and analyse the effect of social interaction in itself (vs. robot interaction). First, the analysis of the indexes of motor activity revealed an unexpected activation of motor areas during the observation of the non-biological agent, and this was discernible by the modulation of beta-activity and the observation related potential over central electrodes. Such an effect has already been described in previous studies (Cross et al., 2011; Gazzola et al., 2007), but these results remain controversial

(Perani et al., 2001; Press et al., 2006; Tai et al., 2004). Second, the comparison between the ObservationR and the InteractionR conditions revealed different modulations of the MRPs and the beta suppression.

Concerning the ERPs analyses and contrary to the human actor conditions, no significant difference was measured when observing or interacting with the robot (ObservationR and InteractionR). The absence of such differences indicates that this negative potential, involving right fronto-central areas, may represent a mechanism specific to social interactions. However, the robot condition differed from the human condition in the present study in both agentivity of the actor and kinematics because the robot produced extremely slow and jerky movements. Therefore, it is possible that our setup fails to capture such potential effect.

Concerning the beta modulation and similar to the human-human interaction condition, suppression of the beta oscillation was stronger in the InteractionR condition than in the ObservationR condition. This result is in contradiction with Kokal et al.'s study (2009), which did not observe an interactive effect for robots. However, the present study required the observer to interact with the robot, which performed the same actions as the human actor. Therefore, it is possible that although the interaction does not involve a real person, the necessity to encode the robot action and execute a correct response is the same independently of the nature of the actor. The modulations of MNS activity during complementary action (Newman-Norlund et al., 2007; Sartori et al., 2011) would then occur when interacting with non-human agents (Müller et al., 2011).

The behavioural results of the observer's actions tend to support this assumption. Indeed, the velocity of movement was reduced when the observer interacted with the slower robot compared to interacting with a human actor. This adaptation of motor behaviour could account for a coupling between the human and the robot strong enough to induce a motor adaptation. However, it is possible that the slow robotic movements induced a simulation in the observer of the movement to-be-executed as part of his own motor system. These results suggest that the observed modulations of beta oscillations are not specific to social salience and acting with the robot; a non-biological agent can modulate brain motor regions similarly to a human actor. However, a specific indicator of social salience could be indexed by the frontal activity observed in the ERPs.

4.3. Role of this motor modulation

The present study showed that motor system activation as identified through beta oscillations and MRP was sensitive to the context of the action ("Interaction" vs. "Observation") both for actor and observer. For both protagonists, beta suppression was generally stronger in the "Interaction" than in the "Observation" condition. This modulation did not seem specific to social interaction itself but rather to the joint action knowledge. Indeed, this effect held for the observer independently of whether the actor was a human or a robot. Moreover, the modulation was also observed for the actor in the ObservationH_2 condition, when the actor had acquired knowledge about the interaction. The increased activity of motor areas in the "Interaction" context can have several origins that could be identified by analysing several markers of motor activity. Although both beta oscillations and MRP reflect motor activity, these indexes are indicative of different processes: the MRP is more related to motor cortical excitability and sensory feedback to primary motor cortex, and beta suppression reflects sensory-motor and action-perception processes.

a. Simulation of the other action

It has been postulated that participants simulate their partner's actions during joint action in addition to their own actions (Kourtis et al., 2010; Novembre et al., 2013; Vesper et al., 2013). For instance, Kourtis et al. (2010) showed that the mental simulation could be modulated as a function of the social relation of individuals. Such simulation could help to achieve coordination (Novembre et al., 2013; Vesper et al., 2013). This simulation hypothesis is consistent with our data on beta oscillations, which reflect activity in somatosensory areas (Gastaut and Bert, 1954; Hari et al., 1997). Moreover because no effect was observed on the MRPs for the actor, this effect is not related to direct motor excitability. Additionally, given that the modulation of beta oscillations were comparable between the actor and the observer, we show here that simulation is reciprocal between the two partners of the interaction. However, the modulation of beta remains in the ObservationH_2 condition for the actor and partially for the observer and was also present during the observation of the robot. This result is consistent with Kourtis et al. (2013). Though it could represent a long-lasting effect of the partner's movement simulation, this modulation may not only be related to the simulation of the partner's action but could also represent a modification of the action representation into a "joint" representation.

b. Common representation of the global action

The modulation of the beta suppression could also represent the setting up of a common representation of the global action. We could assume that the programming of the actor's initial action (i.e., grasp and displace the saucer) is modified by the context to process the two complementary actions within the frame of a common "goal" (i.e., displace the saucer toward your partner who will place the cup on it). From the start of the movement, the participants might develop an internal model of what ought to be the observer's adapted response. The participants' beta activity could therefore reflect anticipation of the observer's response in terms of sensory consequences. Previous study indeed showed that mirror areas may be involved in the discrimination or understanding of intentions (Iacoboni et al., 2005) or, more generally, in building an anticipated representation of others' motor behaviour (Rizzolatti and Sinigaglia, 2010). Motor studies suggested that sub-phases of an action (in our case each participant's action) are defined with respect to the global goal of the action and are programmed conjointly (Fargier et al., 2012; Johnson-Frey et al., 2004; Marteniuk et al., 1987; Rand and Stelmach, 2000; Weiss et al., 2000). Therefore, in line with the suggestion of Hari and Kujala (2009), the goal of the action would integrate the action of the two protagonists (e.g., to place the cup on the saucer). Such a common representation of the action would be formed and maintained throughout diverse interactions. This may explain the results measured for the robot and the ObservationH2 condition. This hypothesis is consistent with recent studies (Kirschner and Tomasello, 2009; Tsai et al., 2011). For example, Tsai et al. (2011) showed in a joint Simon task that participants formed a "we-representation" of the action, diverging from an individual perspective (simulation of the participant's own action and the partner's action distinctively) to a common motor representation (representation of the global action).

c. Attentional and motivational effect

The two hypotheses outlined above do not explain the ERPs results for the observer, namely that the right fronto-central electrodes displayed a significant increase in activity only when the observer was going to interact with the human actor. This increased activity in frontal areas could reflect expectancy (anticipation), motivational or attentional factors (Meyer et al., 2011; Perry et al., 2011) relevant for the interaction. It has been shown that when participants are engaged in

joint actions the partner's actions become more relevant (Frith and Frith, 2010; Schilbach et al., 2011) and need to be understood to produce an adequate response. This increased attention could be triggered by frontal areas that have been involved in the processing of social cues during theory of mind, emotional or social representation tasks (Blakemore et al., 2003; Frith, 2007; Gallagher and Frith, 2004; Gallagher et al., 2000; Ramnani and Miall, 2003; Saxe, 2006). For example, the medial prefrontal cortex has been involved in the observation of social interactions (Gallagher and Frith, 2004; Iacoboni et al., 2004), the prediction of other's action (Ramnani and Miall, 2003), mentalisation and Theory of Mind processes (Blakemore et al., 2003; Gallagher et al., 2000), person and self-perception and second order representation of mental states (for a review see Frith, 2007). Saxe proposed a role for the medial prefrontal cortex in all situations including "triadic human representation", i.e., joint action situations (Saxe 2006). Therefore, the implication of frontal areas could be associated to an increased expectancy and motivation to interact during the InteractionH conditions.

4.4. Effect of the role assignment in the interaction

Finally, our results provide evidence of both common and different processes between the actor and the observer that take place during the "Interaction" condition. Indeed, the common modulation of beta oscillations between the observer and the actor is indicative of a common process for both participants that could be related to a shared action representation. However, we also measured a certain asymmetry between the two participants' brain activities relative to their role assignment, and these differences were principally observed over frontal areas. These results are consistent with several hyperscanning studies (Babiloni et al., 2007; Dumas et al., 2012) that have explicitly investigated the interbrain relationship between a leader and a follower. Though these studies did not analyse the partners' brain activities independently, they have reported both symmetric couplings and an asymmetric relationship between the leaders and the followers. These twofold effects during social interactions (symmetric and asymmetric) may help to dissociate between common and individual actions, or they could be indicative of the different implications of the participants in the interaction.

4.5. Conclusion

In this experiment, EEG recordings of two interacting individuals allowed us to uncover modulations of activity in motor regions by the social context and the action's goals. Although modulations of the motor system occurred in both protagonists of the joint action, these modulations were dependent on the context ("Interaction" vs. "Observation") and role assignment (actor vs. observer). The recruitment of a fronto-parietal network during interactive contexts might therefore enable the construction of an "interactive loop" to build a common representation of action in both protagonists of an interaction.

5. Acknowledgments

This research was supported by the CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique) and a PhD fellowship from the DGA (Direction Générale de l'Armement). We are grateful to two anonymous reviewers for their useful comments on the manuscript.

6. Bibliography

Astolfi, L., Toppi, J., De Vico Fallani, F., Vecchiato, G., Salinari, S., Mattia, D., Cincotti, F., Babiloni, F., 2010. Neuroelectrical hyperscanning measures simultaneous brain activity in humans. Brain Topogr 23, 243–256.

Babiloni, F., Cincotti, F., Mattia, D., De Vico Fallani, F., Tocci, A., Bianchi, L., Salinari, S., Marciani, M., Colosimo, A., Astolfi, L., 2007. High resolution EEG hyperscanning during a card game. Conf Proc IEEE Eng Med Biol Soc 2007, 4957–4960.

Babiloni, F., Cincotti, F., Mattia, D., Mattiocco, M., De Vico Fallani, F., Tocci, A., Bianchi, L., Marciani, M.G., Astolfi, L., 2006. Hypermethods for EEG hyperscanning. Conf Proc IEEE Eng Med Biol Soc 1, 3666–3669.

Blakemore, S.-J., Boyer, P., Pachot-Clouard, M., Meltzoff, A., Segebarth, C., Decety, J., 2003. The detection of contingency and animacy from simple animations in the human brain. Cereb. Cortex 13, 837–844.

Buccino, G., Binkofski, F., Fink, G.R., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Seitz, R.J., Zilles, K., Rizzolatti, G., Freund, H.J., 2001. Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study. Eur. J. Neurosci 13, 400–404.

Caetano, G., Jousmäki, V., Hari, R., 2007. Actor's and observer's primary motor cortices stabilize similarly after seen or heard motor actions. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 104, 9058–9062.

Colebatch, J.G., 2007. Bereitschaftspotential and movement-related potentials: origin, significance, and application in disorders of human movement. Mov. Disord 22, 601–610.

Cross, E.S., Liepelt, R., de C Hamilton, A.F., Parkinson, J., Ramsey, R., Stadler, W., Prinz, W., 2011. Robotic movement preferentially engages the action observation network. Human Brain Mapping.

Deecke, L., 1987. Bereitschaftspotential as an indicator of movement preparation in supplementary motor area and motor cortex. Ciba Found. Symp. 132, 231–250.

Di Pellegrino, G., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Rizzolatti, G., 1992. Understanding motor events: a neurophysiological study. Exp Brain Res 91, 176–180.

Dumas, G., Martinerie, J., Soussignan, R., Nadel, J., 2012. Does the brain know who is at the origin of what in an imitative interaction? Front Hum Neurosci 6, 128.

Dumas, G., Nadel, J., Soussignan, R., Martinerie, J., Garnero, L., 2010. Inter-brain synchronization during social interaction. PLoS ONE 5, e12166.

Fadiga, L., Fogassi, L., Pavesi, G., Rizzolatti, G., 1995. Motor facilitation during action observation: a magnetic stimulation study. J. Neurophysiol 73, 2608–2611.

Fargier, R., Ménoret, M., Boulenger, V., Nazir, T.A., Paulignan, Y., 2012. Grasp it loudly! Supporting actions with semantically congruent spoken action words. PLoS ONE 7, e30663.

Frith, C.D., 2007. The social brain? Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci 362, 671–678.

Frith, U., Frith, C., 2010. The social brain: allowing humans to boldly go where no other species has been. Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci. 365, 165–176.

Gallagher, H.L., Frith, C.D., 2004. Dissociable neural pathways for the perception and recognition of expressive and instrumental gestures. Neuropsychologia 42, 1725–1736.

Gallagher, H.L., Happé, F., Brunswick, N., Fletcher, P.C., Frith, U., Frith, C.D., 2000. Reading the mind in cartoons and stories: an fMRI study of "theory of mind" in verbal and nonverbal tasks. Neuropsychologia 38, 11–21.

Gastaut, H.J., Bert, J., 1954. EEG changes during cinematographic presentation; moving picture activation of the EEG. Electroencephalogr Clin Neurophysiol 6, 433–444.

Gazzola, V., Rizzolatti, G., Wicker, B., Keysers, C., 2007. The anthropomorphic brain: the mirror neuron system responds to human and robotic actions. Neuroimage 35, 1674–1684.

Hari, R., 2006. Action-perception connection and the cortical mu rhythm. Prog. Brain Res 159, 253–260.

Hari, R., Kujala, M.V., 2009. Brain basis of human social interaction: from concepts to brain imaging. Physiol. Rev 89, 453–479.

Hari, R., Salmelin, R., 1997. Human cortical oscillations: a neuromagnetic view through the skull. Trends Neurosci. 20, 44–49.

Hari, R., Salmelin, R., Mäkelä, J.P., Salenius, S., Helle, M., 1997. Magnetoencephalographic cortical rhythms. Int J Psychophysiol 26, 51–62.

Iacoboni, M., Lieberman, M.D., Knowlton, B.J., Molnar-Szakacs, I., Moritz, M., Throop, C.J., Fiske, A.P., 2004. Watching social interactions produces dorsomedial prefrontal and medial parietal BOLD fMRI signal increases compared to a resting baseline. Neuroimage 21, 1167–1173.

Iacoboni, M., Molnar-Szakacs, I., Gallese, V., Buccino, G., Mazziotta, J.C., Rizzolatti, G., 2005. Grasping the intentions of others with one's own mirror neuron system. PLoS Biol. 3, e79.

Jeannerod, M., 1981. Intersegmental coordination during reaching at natural visual objects. Attention and performance IX 9, 153–168.

Jeannerod, M., Biguer, B., 1982. Visuomotor mechanisms in reaching within extrapersonal space. Analysis of visual behavior 387–409.

Johnson-Frey, S., McCarty, M., Keen, R., 2004. Reaching beyond spatial perception: effects of intended future actions on visually guided prehension. Visual Cognition 11, 371–399.

Kilner, J.M., Marchant, J.L., Frith, C.D., 2006. Modulation of the mirror system by social relevance. Soc Cogn Affect Neurosci 1, 143–148.

Kirschner, S., Tomasello, M., 2009. Joint drumming: social context facilitates synchronization in preschool children. J Exp Child Psychol 102, 299–314.

Kokal, I., Gazzola, V., Keysers, C., 2009. Acting together in and beyond the mirror neuron system. NeuroImage 47, 2046–2056.

Kourtis, D., Knoblich, G., Sebanz, N., 2013. History of interaction and task distribution modulate action simulation. Neuropsychologia 51, 1240–1247.

Kourtis, D., Sebanz, N., Knoblich, G., 2010. Favouritism in the motor system: social interaction modulates action simulation. Biology Letters.

Leuthold, H., Sommer, W., Ulrich, R., 2004. Preparing for Action: Inferences from CNV and LRP. Journal of Psychophysiology 18, 77–88.

Lindenberger, U., Li, S.-C., Gruber, W., Müller, V., 2009. Brains swinging in concert: cortical phase synchronization while playing guitar. BMC Neurosci 10, 22.

Maris, E., Oostenveld, R., 2007. Nonparametric statistical testing of EEG- and MEG-data. J. Neurosci. Methods 164, 177–190.

Marteniuk, R.G., MacKenzie, C.L., Jeannerod, M., Athenes, S., Dugas, C., 1987. Constraints on human arm movement trajectories. Can J Psychol 41, 365–378.

Meyer, M., Hunnius, S., van Elk, M., van Ede, F., Bekkering, H., 2011. Joint action modulates motor system involvement during action observation in 3-year-olds. Exp Brain Res 211, 581–592.

Mukamel, R., Ekstrom, A.D., Kaplan, J., Iacoboni, M., Fried, I., 2010. Single-neuron responses in humans during execution and observation of actions. Curr. Biol. 20, 750–756.

Müller, B.C.N., Brass, M., Kühn, S., Tsai, C.-C., Nieuwboer, W., Dijksterhuis, A., van Baaren, R.B., 2011. When Pinocchio acts like a human, a wooden hand becomes embodied. Action co-representation for non-biological agents. Neuropsychologia 49, 1373–1377.

Newman-Norlund, R.D., van Schie, H.T., van Zuijlen, A.M.J., Bekkering, H., 2007. The mirror neuron system is more active during complementary compared with imitative action. Nat Neurosci 10, 817–818.

Novembre, G., Ticini, L.F., Schütz-Bosbach, S., Keller, P.E., 2013. Motor simulation and the coordination of self and other in real-time joint action. Soc Cogn Affect Neurosci.

Oberman, L.M., Pineda, J.A., Ramachandran, V.S., 2007. The human mirror neuron system: a link between action observation and social skills. Soc Cogn Affect Neurosci 2, 62–66.

Oldfield, R.C., 1971. The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. Neuropsychologia 9, 97–113.

Oostenveld, R., Fries, P., Maris, E., Schoffelen, J.-M., 2011. FieldTrip: Open Source Software for Advanced Analysis of MEG, EEG, and Invasive Electrophysiological Data. Comput Intell Neurosci 2011.

Perani, D., Fazio, F., Borghese, N.A., Tettamanti, M., Ferrari, S., Decety, J., Gilardi, M.C., 2001. Different brain correlates for watching real and virtual hand actions. Neuroimage 14, 749–758.

Perry, A., Bentin, S., 2009. Mirror activity in the human brain while observing hand movements: a comparison between EEG desynchronization in the mu-range and previous fMRI results. Brain Res 1282, 126–132.

Perry, A., Stein, L., Bentin, S., 2011. Motor and attentional mechanisms involved in social interaction--evidence from mu and alpha EEG suppression. Neuroimage 58, 895–904.

Pfurtscheller, G., Neuper, C., Krausz, G., 2000. Functional dissociation of lower and upper frequency mu rhythms in relation to voluntary limb movement. Clin Neurophysiol 111, 1873–1879.

Pineda, J.A., 2008. Sensorimotor cortex as a critical component of an'extended'mirror neuron system: Does it solve the development, correspondence, and control problems in mirroring? Behavioral and Brain functions 4, 47.

Press, C., Gillmeister, H., Heyes, C., 2006. Bottom-up, not top-down, modulation of imitation by human and robotic models. Eur. J. Neurosci. 24, 2415–2419.

Ramnani, N., Miall, R.C., 2003. A system in the human brain for predicting the actions of others. Nature Neuroscience 7, 85–90.

Rand, M.K., Stelmach, G.E., 2000. Segment interdependency and difficulty in two-stroke sequences. Exp Brain Res 134, 228–236.

Rizzolatti, G., Arbib, M.A., 1998. Language within our grasp. Trends Neurosci 21, 188–194.

Rizzolatti, G., Craighero, L., 2004. The mirror-neuron system. Annu. Rev. Neurosci 27, 169–192.

Rizzolatti, G., Sinigaglia, C., 2010. The functional role of the parieto-frontal mirror circuit: interpretations and misinterpretations. Nat. Rev. Neurosci. 11, 264–274.

Salmelin, R., Hari, R., 1994. Spatiotemporal characteristics of sensorimotor neuromagnetic rhythms related to thumb movement. Neuroscience 60, 537–550.

Sartori, L., Cavallo, A., Bucchioni, G., Castiello, U., 2011. Corticospinal excitability is specifically modulated by the social dimension of observed actions. Exp Brain Res 211, 557–568.

Saxe, R., 2006. Uniquely human social cognition. Curr. Opin. Neurobiol. 16, 235–239.

Schilbach, L., Eickhoff, S.B., Cieslik, E., Shah, N.J., Fink, G.R., Vogeley, K., 2011. Eyes on me: an fMRI study of the effects of social gaze on action control. Soc Cogn Affect Neurosci 6, 393–403.

Schippers, M.B., Roebroeck, A., Renken, R., Nanetti, L., Keysers, C., 2010. Mapping the information flow from one brain to another during gestural communication. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A 107, 9388–9393.

Sebanz, N., Bekkering, H., Knoblich, G., 2006. Joint action: bodies and minds moving together. Trends Cogn. Sci. (Regul. Ed.) 10, 70–76.

Streltsova, A., Berchio, C., Gallese, V., Umilta', M.A., 2010. Time course and specificity of sensory-motor alpha modulation during the observation of hand motor acts and gestures: a high density EEG study. Exp Brain Res 205, 363–373.

Tai, Y.F., Scherfler, C., Brooks, D.J., Sawamoto, N., Castiello, U., 2004. The human premotor cortex is "mirror" only for biological actions. Curr. Biol. 14, 117–120.

Tognoli, E., Lagarde, J., DeGuzman, G.C., Kelso, J.A.S., 2007. The phi complex as a neuromarker of human social coordination. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A 104, 8190–8195.

Tsai, J.C.-C., Sebanz, N., Knoblich, G., 2011. The GROOP effect: groups mimic group actions. Cognition 118, 135–140.

Van Schie, H.T., Koelewijn, T., Jensen, O., Oostenveld, R., Maris, E., Bekkering, H., 2008. Evidence for fast, low-level motor resonance to action observation: an MEG study. Soc Neurosci 3, 213–228.

Vesper, C., van der Wel, R.P.R.D., Knoblich, G., Sebanz, N., 2013. Are you ready to jump? Predictive mechanisms in interpersonal coordination. J Exp Psychol Hum Percept Perform 39, 48–61.

Walter, W.G., Cooper, R., Aldridge, V., McCallum, W., Winter, A., others, 1964. Contingent negative variation: An electric sign of sensorimotor association and expectancy in the human brain. Nature 203, 380.

Weiss, P.H., Jeannerod, M., Paulignan, Y., Freund, H.J., 2000. Is the organisation of goal-directed action modality specific? A common temporal structure. Neuropsychologia 38, 1136–1147.

7. Supplementary material

Kinematic results

For the condition ObservationH2, the complete movement lasted approximately 2.9 ± 0.25 s and was not significantly different from the other conditions (repeated-measures ANOVA (Condition): F(2,36)=0.29 ; ns). The Reach sub-phase of the movement lasted respectively 1.25 ± 0.11s ((F(2,36)=1.35 ; ns) and velocity peak amplitude was on average 373 ± 21 mm/s (F(2,36)=0.31 ; ns). For the Move sub-phase of the action, duration was on average 1.57 ± 0.12 s (F(2,36)=0.85 ; ns); Velocity peak amplitude was 432 ± 24 mm/s (F(2,36)=0.82 ; ns). None of these parameters differed significantly in the three conditions.

ERP analysis

Performing the initial reach action (Actor's EEG)

Figure 8.9-A shows that for the actor, the MRPs were comparable between the conditions. No significant differences were found between ObservationH1 and ObsH2 and between InteractionH and Observation H2.

Observing the human actor (Observer's EEG)

Figure 8.9-C shows that for the observer, no significant differences were measured between the conditions ObservationH1 and ObservationH2. However, between InteractionH and ObservationH2, two significant clusters were identified: a first cluster during the reach sub-phase from 700 ms to 1200 ms after actor's movement onset involving Cz, Pz, Cp1, CP2 and FC2; and a second cluster from 2900 ms to the end of the segment and was located over Cz, FCz, FC1 and CP1.

Time Frequency analysis

Performing the initial reach action (Actor's EEG)

A clear suppression of 17-21 Hz oscillations was measured in the ObservationH2 condition over central electrodes. This suppression was significantly stronger in the Observation H2 condition than in the ObservationH1 condition. A cluster of several electrodes (mainly C4 but also CP2 and CP6) showed significant differences between the two conditions from 200 ms to 1200 ms after the onset of the actor's movement (Figure 8.9-B). No significant differences were measured between ObservationH2 and InteractionH conditions.

Observing the human actor (Observer's EEG)

Suppression of 17-21 Hz oscillations was also measured during the observation of the action in the ObservationH2 condition. This suppression seemed slightly stronger than in the ObservationH1 condition over C3, Cp1 and C4 electrodes. This difference was only significant in a small time window (900-1000 ms after the onset of the actor's movement). Additionally, the oscillations in the 17-21 Hz band in the ObservationH2 condition were significantly less suppressed than in the InteractionH condition. A cluster of electrodes involving mainly CP1, Cz

and C4 showed significant differences between the two conditions from 400 ms to 700 ms and from 1000 to 1200 ms after the onset of the actor's movement (Figure 8.9-D).

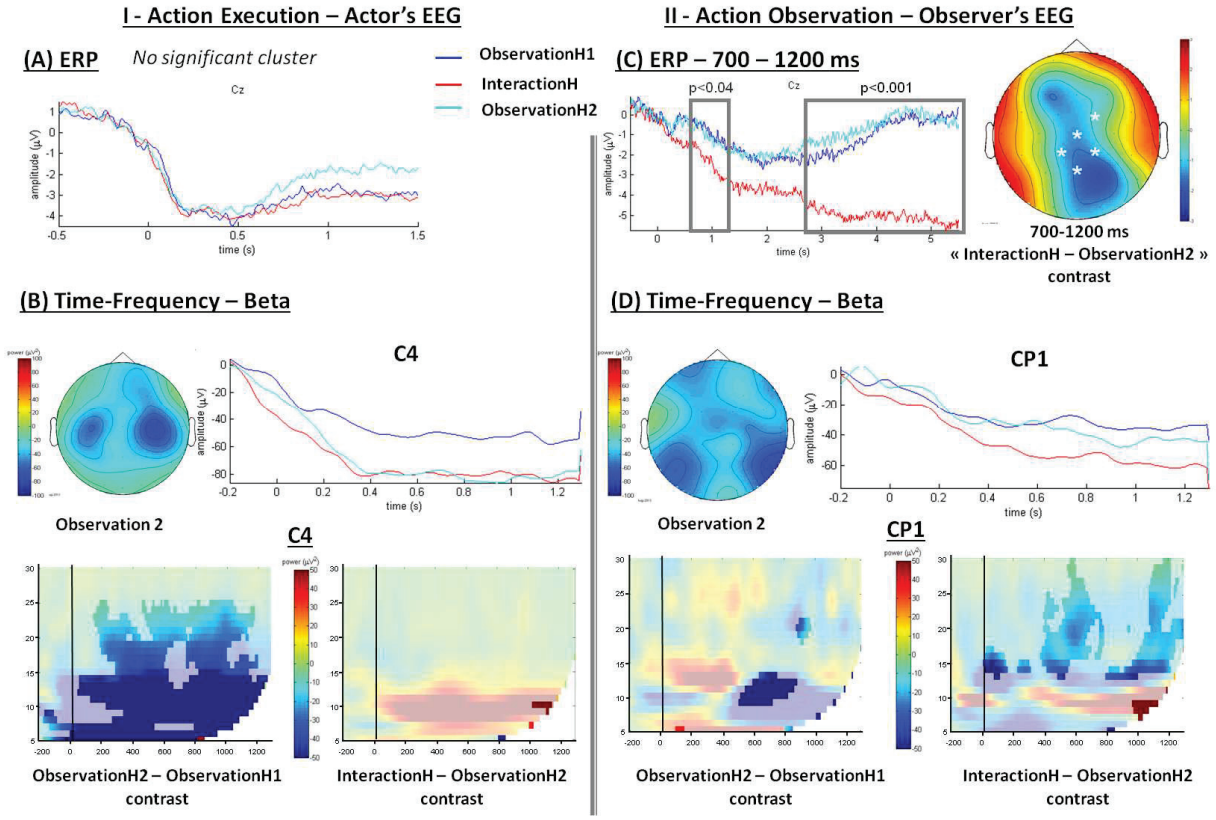


Figure 8.9 : Results for ObservationH2 condition for the Actor and the Observer. (A) Actor's ERP synchronised to the onset his/her movement measured over Cz for the three conditions. (B) Actor's time-frequency plots - Topography of the beta suppression during the ObservationH2 condition and time course of the oscillations for the three conditions - Time-frequency plots measured over C4 for the contrasts ObservationH2 – ObservationH1 and InteractionH-ObservationH2. Significant differences are highlighted. (C) Observer's ERP synchronised to the onset of the actor's movement over Cz. Significant differences between InteractionH and ObservationH2 are displayed. Topography of the contrast "InteractionH – ObservationH2" during the observation of the actor (700 ms -1200 ms). (D) Observer's time-frequency plots – Topography of the beta suppression during ObservationH2 condition and time course of the oscillations for the three conditions - Time-frequency plots measured over CP1 for the contrasts ObservationH2 – ObservationH1 and InteractionH-ObservationH2. Significant differences are highlighted.

Chapitre IX

Dans le chapitre précédent nous avons cherché à mieux comprendre l'implication du système moteur lors des interactions sociales. Nous avons vu dans l'étude précédente que le contexte interactif pouvait modifier l'activité motrice lors de l'exécution ou l'observation d'actions à la fois chez un acteur et chez un observateur, alors que les actions exécutées/observées étaient identiques. Cette modulation était également visible chez l'observateur lorsqu'il interagissait avec un robot. Nous avons interprété ces résultats dans le cadre de la représentation motrice. Nous avons fait l'hypothèse que la modulation du système moteur pouvait témoigner d'un changement de la représentation des actions effectuées ou observées et supposé que la représentation dans la condition « Interaction » pourrait être commune entre les individus de l'interaction et permettrait de représenter l'action conjointe dans son ensemble. Cependant notre analyse ne permettait pas de comparer directement l'activité mesurée chez l'acteur et chez l'observateur.

Un moyen d'identifier les liens interindividuels est de comparer directement l'activité cérébrale des deux individus par une analyse inter-cérébrale. Avec le développement des techniques d'hyperscanning, quelques études ont évalué les liens interindividuels entre deux individus qui interagissent. La majorité de ces études s'est intéressée aux couplages qui lient deux individus qui agissent en même temps, soit dans le contexte d'imitation, ou d'un ensemble de guitare (Babiloni et al., 2012; Dumas et al., 2010; Lindenberger et al., 2009) mais également dans un contexte de coopération (De Vico Fallani et al., 2010). Par exemple, Dumas et collaborateurs (2010) ont étudié la synchronie interindividuelle lorsque deux individus s'imitent et agissent en synchronie. Ils ont identifié des couplages interpersonnels dans les fréquences alpha, beta et gamma lors de l'action synchrone et ont fait l'hypothèse que la synchronie observée pouvait être liée à un couplage spécifique à l'imitation. Peu d'études ont toutefois regardé les couplages interindividuels lorsque les individus n'effectuent pas les mêmes actions, lorsque l'un agit alors que l'autre observe. Au cours d'un jeu de mimes, Schippers et al. (2010) ont par exemple identifié des liens de causalité entre l'activité cérébrale d'un participant qui mimait et celle d'un autre qui devinait, particulièrement au niveau des aires motrices et du cortex préfrontal. Cependant leur étude ne regardait pas l'évolution des liens interindividuels entre une condition non interactive et une condition interactive.

L'étude présentée dans ce chapitre avait pour but d'identifier les liens interindividuels qui se développent avec l'action conjointe. Pour cela, une nouvelle analyse des données obtenues dans l'expérience présentée dans le Chapitre VIII a été effectuée. Nous avons calculé les cohérences entre les signaux mesurées chez l'acteur et ceux mesurés chez l'observateur dans trois bandes de fréquence : thêta (4-8 Hz), alpha (8-12 Hz) et beta (17-25 Hz) afin d'observer des variations de la cohérence dans ces fréquences entre les conditions « Observation » et « Interaction ». La cohérence est un index du couplage entre deux signaux/électrodes et permet d'évaluer les liens entre des aires cérébrales.

Nous avons fait l'hypothèse que les cohérences interindividuelles devraient augmenter dans la bande de fréquence beta lors de la condition « Interaction » par rapport à la condition « Observation ». Par l'étude de la topologie des liens identifiés, nous avons été en mesure de

mieux comprendre quelles aires cérébrales participent à la modification de la représentation des actions au cours des interactions.

Cette étude fait l'objet d'un article en préparation.

Increased inter-brain coherence during two participants' non-verbal social interaction: a Dual-EEG study

Mathilde Ménoret[1], Anne Cheylus[1], Aurore Curie[1,2], Vincent des Portes[1,2], Tatjana A. Nazir[1] and Yves Paulignan[1]

1 - Laboratoire sur le Langage, le Cerveau et la Cognition L2C2, Institut des Sciences Cognitives, CNRS/UCBL, 67 Bd Pinel, 69675 Bron Cedex, France

2 - Hospices Civils de Lyon, Service de Neuropédiatrie, HFME, 69677 Bron Cedex, France

Abstract:

An increasing number of neuroscience studies have investigated social interactions from a dynamic perspective. This study aimed at identifying neural coupling that sets up between participants in a joint action task. Simultaneous recordings of the electroencephalogram and arm/hand kinematics from two participants (dual-EEG), an actor and an observer, were carried out during interactive and non-interactive contexts. In a non-interactive condition, the actor performed grasping and displacing actions in front of the observer who passively watched them. In an interactive condition, the actor performed the same action and the observer performed a complementary action afterwards (e.g., the actor presents a saucer and the observer either places the corresponding cup or does nothing). We synchronised EEG to the onset of the actor's movement and calculated the inter-brain coherences, as an index of the coupling between the actor's and the observer's brain activities, in theta, alpha and beta frequency bands. We measured a significant increase of interbrain coherence in the beta frequency band in the "Interaction" condition. Moreover, the topography of this effect indicated a coupling between motor and visual brain areas of the actor and the observer. Additionally, frontal electrodes from the observer were coupled to central electrodes of the actor. Our results suggest that acting in a social context induced a modification of the inter-individual action-perception loop between an observer and an actor. Sharing a common goal during an interaction seems thus to induce an inter-individual coupling, mediated by a shared representation of the joint action.

Keywords: Hyperscanning, Joint action, Dual-EEG, Coupling, Social interactions.

1. Introduction

Social interactions are inherently dynamic and bidirectional. This observation is at the cornerstone of very recent studies and theories that support the investigation of the neural processes of social cognition in ecological and reciprocal contexts (Chatel-Goldman et al., 2013; Di Paolo and De Jaegher, 2012; Hari and Kujala, 2009; Konvalinka and Roepstorff, 2012; Schilbach et al., 2013). Di Paolo and De Jaegher have for instance proposed an Interactive Brain Hypothesis to provide a theoretical framework for the study of social interactions (Di Paolo and De Jaegher, 2012). Their hypothesis is based on the assumption that social cognition is not exclusively defined by neural processes but is embedded in the body and the world, and suggests that social interactions and experiences might truly enable social brain mechanisms (De Jaegher et al., 2010). From their perspective, it is crucial to study social cognition in the most ecological context possible to fully understand the mechanisms involved. Accordingly, recent neuroscience studies have shown that the neural processes that underlie social cognition could be modulated by the context, the implication of the participants in the task as well as the presence of others (Kourtis et al., 2010; Redcay et al., 2010; Schilbach et al., 2011). Thus, a progressive shift is being observed in social neuroscience from an "individual" perspective towards a "second-person" approach to improve our knowledge of social cognition (Hari and Kujala, 2009).

Altogether with this theoretical shift, the technical development of "hyperscanning" methods has enabled simultaneous recordings of several participants' brain activity using different devices (electroencephalography (EEG), functional magnetic resonance imaging (fMRI), near-infrared spectroscopy (NRIS)) (Babiloni et al., 2006; Cui et al., 2011; Montague et al., 2002). Thanks to these simultaneous recordings, it is possible to observe the relationships that develop between two brains in interaction. Very recently, some studies identified an inter-brain correlation that sets up during various social tasks: coordinated actions (Babiloni et al., 2012; Dumas et al., 2010; Lindenberger et al., 2009), games (Astolfi et al., 2010; Babiloni et al., 2007) or cooperation (Cui et al., 2011; De Vico Fallani et al., 2010). These studies highlighted the formation of inter-brain interactions during joint and synchronous actions. For example, Dumas et al. (2010) showed that right centro-parietal regions formed a synchronous inter-brain network in the 10Hz mu band between the two participants during coordinated actions. Accordingly, Babiloni's team (2010) also measured an implication of alpha-frequency band during diverse social situations. They developed a Granger-causality-based method to analyze the coupling between brain activities of several participants who cooperated or played card games. They found a large number of inter-brain links in the alpha-mu frequency band, involving prefrontal and parietal areas, when the participants were cooperating or playing in the same team. They proposed that these areas could play a role in representing the task or the other's intentions.

Taken together, these studies identified a role for parietal regions during imitation and interactions that could be related to motor and mirror neuron activity. Indeed, these results are consistent with other studies showing that social relevance and joint action induced stronger activities in the motor cortex both during action observation and execution (Kilner et al., 2006; Kokal et al., 2009; Kourtis et al., 2010; Lachat et al., 2012; Oberman et al., 2007, Ménoret et al., in revision). However, the role of this motor recruitment remains poorly understood. It has been shown that during action observation, motor areas were automatically recruited by means of mirror neurons (Buccino et al., 2001; Mukamel et al., 2010). This recruitment could represent the simulation of the observed action into our own motor repertoire (Kilner et al., 2006; Kourtis et

al., 2010; Oberman et al., 2007). Kourtis et al. (2013, 2010) have shown that such a simulation was stronger during the observation of a partner's action compared to a solitary individual because the partner's action would be more relevant to the interaction. Therefore, this effect could rely on a motivational effect (Meyer et al., 2011). Such a mechanism could for example prevent an over-activation of motor areas during the observation of multiple individuals (e.g., crowd). However, this hypothesis only explains the modulation measured during action observation and does not elucidate the interpersonal coupling observed in hyperscanning experiments during joint actions. The inter-brain coupling during joint actions could be mediated by temporal coordination: the execution of synchronous actions could induce a synchronisation of brain oscillations (Dumas et al., 2010; Lindenberger et al., 2009; Tognoli et al., 2007). However, in other joint action situations (e.g., card games, prisoner dilemma, conversation), this coupling did not occur during synchronic movement (Babiloni et al., 2007; De Vico Fallani et al., 2010; Jiang et al., 2012). Therefore these inter-brain similarities ought to be caused by common modulations of both participants' brain activities.

Another hypothesis relies on task and action representation. During joint action or cooperation, participants need to form and possess a shared representation of the task to act jointly (Knoblich et al., 2011; Pacherie, 2011; Pezzulo, 2011). Tsai and colleagues for example showed that participants involved in a team seemed to encode team actions rather than individual actions confirming a common representation of the joint actions (Tsai et al., 2011). This task representation could rely on an action-perception loop, as described for example by Hari and Kujala (2009). This loop illustrates the bidirectional social interaction of two individuals shaking hands and involves the protagonists' motor and perceptive systems. Indeed during an interaction, the sender has to recruit his motor system to perform actions, and this action is perceived by the receiver through perceptual systems. In turn, the receptor needs to form a representation of this particular action and to execute an appropriate response. Hence, this bidirectional loop could represent an internal common representation of the action (Hari and Kujala, 2009). The interbrain couplings measured in the previously mentioned hyperscanning experiments could thus be indicative of this common representation of the joint action.

In the present study we tested whether the involvement in a simple joint action influenced inter-brain links between an "actor" and an "observer". To do so, we recorded movements and EEG signals of two participants when they were performing or observing object-directed movements. To test whether the social context influenced brain activity, similar actions were performed by an actor in an interactive (e.g. the actor presents a saucer and the observer places the corresponding cup on the saucer) or a non-interactive context (e.g. the actor presents a saucer and the observer does nothing). In a previous report (Ménoret et al., in revision), we separately analysed the brain activities of the actor and the observer. This analysis showed that brain motor activity was similarly modulated in the actor and the observer. A stronger recruitment of motor areas, identified by beta oscillations, was observed in the interactive condition and this modulation was most likely related to a common representation of the action. Additionally, distinct effects between the actor and the observer were also obtained (i.e., negative activity over frontal electrodes of the observer) and this dissociation could represent both the common mechanisms that occurred during joint actions as well as the differences related to their distinct roles in the interaction (Dumas et al., 2012). However, this analysis did not enable a true comparison between the two individuals and could not confirm the direct relationship between the two participants' brains.

Hence, a novel analysis was performed in which inter-brain coherence was measured between electrodes of actors and observers and compared between the interactive ("Interaction") and non-interactive ("Observation") conditions. Coherence is an index of the coupling between different electrodes that can provide an important measure of the interactions between oscillating brain areas (Mölle et al., 2004; Nunez et al., 1997). Therefore, if joint actions induced common modulation in both participants, such as a common representation of the action, we may expect an increase in coherence during the interactive condition. The aim of the present study is to characterise with more precision the direct coupling that sets up between an actor and an observer during joint action in order to determine whether these links could be indicative of a common representation of the action. Additionally, we sought to clarify whether this coupling is specific to joint action situation or can persist with joint action knowledge. To do so, the experiment was separated in three blocks: "Observation 1" (naïve), "Interaction" and "Observation 2" (learned) We expect to observe an increase of inter-brain coherence in the "Interaction" condition compared to the "Observation" condition in the brain areas that have been suggested to participate in a common representation of the action, such as motor and perceptive cortices.

2. Material and Methods

2.1. Participants

Forty healthy participants ((mean age: 21.3, range: 18-27 years), 20 woman and 20 men) took part in this experiment. They reported no history of neurological disease or psychological issues. All were right-handed (mean scores: 0.82 Edinburgh test (Oldfield, 1971)) and had normal or corrected-to-normal vision. The study was approved by the Ethical Committee CPP Sud-Est II and all participants gave their written informed consent. They constituted 20 pairs: 6 gender-mixed, 7 male-male and 7 female-female. Data from one pair of participants was removed from the analysis because the actor failed to fixate on the correct fixation point during the experiment and was thus unable to see the observer's movement.

2.2. Procedure

The experiment always involved 2 participants, i.e. one "actor" and one "observer"[3]. Participants sat face to face on each side of a table (see Figure 9.1a). The experiment contained three conditions: an interactive ("Interaction") and two non-interactive ("Observation 1 and 2") conditions. These three conditions were presented in a block design displayed in Figure 9.1b.

For all conditions, the actor was instructed to perform object-directed movements toward one of three different objects: a box, a saucer and a candle-holder. The displacing action involved two sub-phases. The first sub-phase consisted in reaching and grasping an object placed to the right of the actor (Reach sub-phase) and the second sub-phase consisted in lifting and moving the object to the middle of the table in front of the observer (Move sub-phase). During the "Observation" conditions, the observer was passively watching the actions. During the "Interaction" condition, the observer had to perform a complementary action (i.e. placing a lid on the box, a coffee cup on the saucer and a candle on the candle-holder). The 3 different actions were randomly performed 15 times in each condition.

[3] See Ménoret et al., in revision for a complete description of the paradigm. The experiment also included a "robot" condition, in which an observer interacted with a robot (instead of a human actor). For obvious reasons, this condition could not be included in the present study.

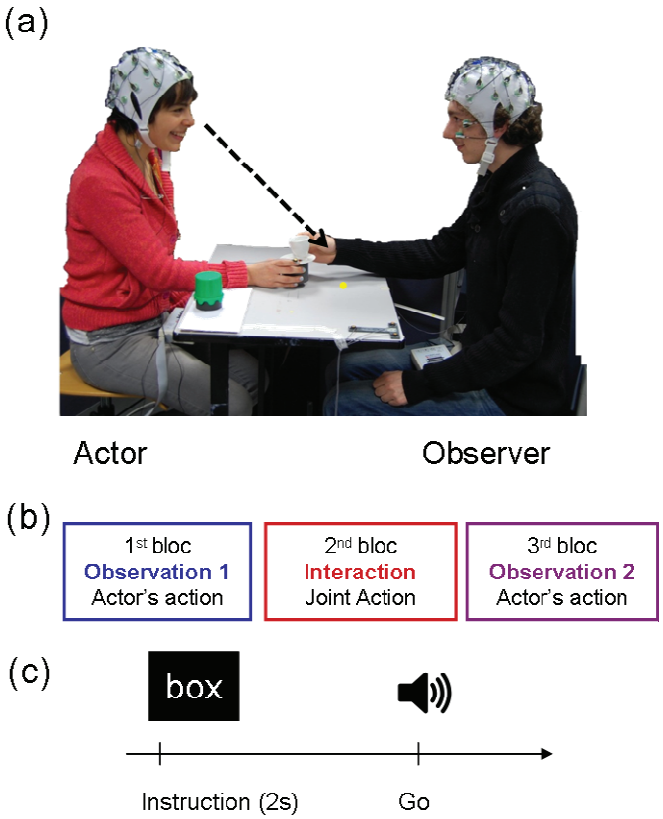


Figure 9.1 : Experimental setting. (a) Experimental setting coupling Dual-EEG and kinematics recording. The "Actor" performed a reach-to-grasp and displace movement towards one of three objects. The participant that observed or interacted with the Actor was referred to as "Observer". The yellow dot on the table schematically indicates the point to be fixated on by the person on the left. (b) The experiment was composed of 3 blocks "Observation 1", "Interaction", "Observation 2". (c) Trial setting. An instruction appeared on a screen and was visible for 2s to only the actor. An auditory stimulus served as Go signal for the actor after a random interval.

The experiment was divided into 3 blocks. During the first "Observation 1" condition block, the participants were naïve about the purpose of the actor's movements and the complementary objects were hidden from view. The second block contained the "Interaction" condition. In the "Observation 2" condition, the instructions were similar to those in the "Observation 1" block, however both participants were aware of the complementary actions.

At the beginning and the end of each trial, both participants were asked to place their right hand in a starting position on the table, with their right thumb and index finger held in a pinch grip position. To minimize eye movement artefacts, fixation points were placed onto the table at an equal distance between each partner's starting position and the middle of the table. The observer was instructed to fixate on the fixation point close to the actor, and vice versa. Both participants were asked to maintain fixation throughout the trial and thus to observe the partner's action in peripheral vision. Before each trial, written instructions about the object to be grasped were given to the actor on a screen placed behind the observer. An auditory stimulus served as Go instruction to the actor (see Figure 9.1c). In order to dissociate the "observation" and the "execution" phase in the "Interaction" condition, the observer was instructed to begin his movement only when the actor's hand was back in the starting position. EEG and kinematics parameters were recorded throughout the experiment.

2.3. Kinematics acquisition and analysis

An Optotrak 3020 (Northern Digital, Waterloo, Ontario) was used to record the spatial position of an active marker (infrared light-emitting diode), at a sampling rate of 250 Hz and with a spatial resolution of 0.1 mm. The marker, placed on the participant's wrist, characterized the reaching and displacing components (Jeannerod and Biguer, 1982; Jeannerod, 1981).

Raw data was pre-processed using a second-order Butterworth dual pass filter (cut-off frequency, 10 Hz). Kinematic parameters were assessed for each individual movement using Optodisp software [Optodisp - Copyright INSERM-CNRS-UCBL (Marc Thevenet, Yves Paulignan, Claude Prablanc) 2001]. We analyzed the amplitude and latency of the wrist velocity peak (mm/s and ms) as well as movement duration (ms) for the two sub-phases of the movement (reach-to-grasp and displace). Movement onset (reaction time) and termination (offset) were determined to be the first and last value, respectively, in a sequence of at least eleven increasing, or decreasing points on the wrist velocity profile. Wrist velocity peak was determined as the maximal value in the velocity profile. Kinematic parameters were determined for each individual trial and were then averaged for each participant and condition. Repeated-measures ANOVA (Condition) were performed to compare the three conditions. A significance level of $p<0.05$ was chosen.

For each individual trial, latency of the actor's movement onset was determined to allow for synchronizing participant's EEG with actors' movements.

2.4. EEG acquisition and analysis

Electroencephalographic (EEG) data were recorded using BrainAmp amplifiers (BrainVision recorder software, BrainProducts GmbH, Munich, Germany). The two participants' EEGs were recorded with a double EEG device using two 32-channel EEG caps with active electrodes (ActiCap Brainproducts) arranged according to the international 10-20 system. Each subject had its own reference (situated at Fpz) and ground (situated at AFz) with impedance at 20 kΩ or below at the start of the experiment. The two EEG devices were synchronized. The signal was sampled at 500 Hz and a 50Hz notch filter was used. Moreover, recordings of vertical and horizontal electro-oculograms (EOGs) were made from electrodes above and below the left eye to monitor eye movements and blinks.

EEG data was analyzed using BrainProducts Analyser 2 software (BrainProducts GmbH, Munich, Germany). EEG data was first synchronized to the onset of the actor's movement by adding kinematic markers to the EEG signals. It was then low pass-filtered at 30 Hz. EEG data was segmented from the onset of the actor's movement to 1000 ms after. Segments with artefacts were removed. A complex Fast-Fourier Transform was applied on these 1s epochs (at least 38 artifact-free segments per condition and per subject). Coherence was computed for all 900 inter-brain combinations of electrodes (comparison between the actor and the observer's electrodes) for the three conditions. Coherence is defined as

$$Coh_{xy}(f) = \frac{|CS_{xy}(f)|^2}{|CS_{xx}(f)||CS_{yy}(f)|}$$

where $CS_{xy}(f)$ is the mean cross-power density and $CS_{xx}(f)$ and $CS_{yy}(f)$ are the mean auto-power spectral densities. Coherences values were calculated for three frequency bands: theta (4-8 Hz), alpha (8-12 Hz) and beta (17-25 Hz).

2.5. Statistical analysis

The statistical significance of the results was assessed using Monte Carlo permutation testing. 10 000 random permutations were used to estimate a 95% confidence level for the probability that the distribution of the coherence value between the conditions were not due to chance.

Preliminary analyses were performed to compare the global/average coherence of the two "Observation" conditions. If the two conditions did not significantly differ, "Observation 1" and "Observation 2" data were merged together. Additionally, the same analysis was performed for each frequency band to determine whether there was a global modulation of coherence value within conditions.

If the frequency band displayed significant differences on average coherence, permutation tests were also performed (using 10.000 permutations) for each pairs of electrodes to identify which pairs of electrodes displayed significantly different distributions. A leave-one-out validation test was added to check for robustness against subject effect.

3. Results

3.1. Kinematic Results

For the actor, the movement duration was on average similar for "Observation 1" (3.1 ± 0.21 s [Mean ± SEM]), for "Interaction" (3 ± 0.19 s) and for "Observation 2" (2.9 ± 0.25 s) (repeated-measures ANOVA (Condition): $F(2,36)=0.29$; ns).
The Reach sub-phase of the movement lasted respectively 1.31 ± 0.08 s, 1.28 ± 0.09 s and 1.25 ± 0.11s and velocity peak amplitude was on average 367 ± 21 mm/s, 379 ± 23 mm/s and 373 ± 21 mm/s. None of these parameters differed significantly in the two conditions (Duration: $F(2,36)=1.35$; ns and Velocity Peak $F(2,36)=0.31$; ns).
For the Move sub-phase of the action, duration was on average 1.61 ± 0.12 s for "Observation 1", 1.57 ± 0.1 s for "Interaction" and 1.57 ± 0.12 s for "Observation 2"; Velocity peak amplitude was respectively 444 ± 32 mm/s, 415 ± 29 mm/s and 432 ± 24 mm/s. Again, no significant difference was seen between conditions (Duration: $F(2,36)=0.85$; ns and Velocity Peak $F(2,36)=0.82$; ns).
For the observer in the "Interaction" condition, the observer's movement started about 4.1 ± 0.3 s after the onset of the actor's movement.

3.2. Temporal window of interest

According to the kinematic results, an early temporal window of 1 second, ranging from the onset of the actor's movement (0-1000ms) was chosen for coherence analysis. This temporal window consisted in the beginning of the reach sub-phase of the actor's movement. During the 1st second of the actor's movement, the actor had not grasped an object and the observer could not predict yet which action he would have to perform and could not prepare his action. In our previous experiment (Ménoret et al. in revision), we showed that, for the observer, there was no preparatory potential within this time-window in the "Interaction" condition, the observer's response occurring only 4 seconds after the onset of the actor's movement.
Therefore, during this time-window and for all conditions, the actor was performing an action while the observer was just observing the action.

3.3. Coherence Results

Averaged coherence for all pairs of electrodes between the actor and the observer is presented in Table 9.1 for all frequency bands.

Frequency Band	Observation 1	Interaction	Observation 2	Obs1 vs Obs2	Observation vs Interaction
Theta	0.023 ± 0.001	0.023 ± 0.001	0.023 ± 0.001	p=0,851	p=0,873
Alpha	0.023 ± 0.001	0.024 ± 0.001	0.023 ± 0.001	p=0,940	p=0,702
Beta	0.022 ± 0.000	0.024 ± 0.001	0.022 ± 0.001	p=0,584	p=0,042

Table 9.1 : Averaged Coherence values for all frequency bands. Results presented for Theta, Alpha and Beta frequency bands. P values represent the results of the permutation tests between "Observation 1" and "Observation 2" condition and "Observation" and "Interaction" condition.

a. Comparisons between "Observation 1" and "Observation 2" conditions

A preliminary analysis was conducted in order to test whether the two "Observation" conditions were equivalent. Permutation test was first performed to compare the averaged coherence measured in conditions "Observation 1" and "Observation 2" for all frequency bands. The values of the global coherence are reported in Table 9.1 and no significant difference was measured for all frequency bands (theta: p=0.851, alpha: p=0.940, beta: p=0.584). The data for these two conditions were then collapsed and future analyses compared only the condition "Observation" and "Interaction".

b. Frequency analysis

Permutation test did not identify any global coherence variation in the theta frequency band (p=0.873) or in the alpha frequency band (p=0.702) between "Observation" and "Interaction" conditions (see Figure 9.2 and Table 9.1). However, for the beta frequency band, the mean coherence was significantly different between the two conditions ("Observation": 0.022 ± 0.000 and "Interaction" 0.024 ± 0.001, p=0,042) (see Figure 9.2). Therefore, a detailed analysis was performed only on this frequency band to identify the pairs of electrodes displaying significant different distributions.

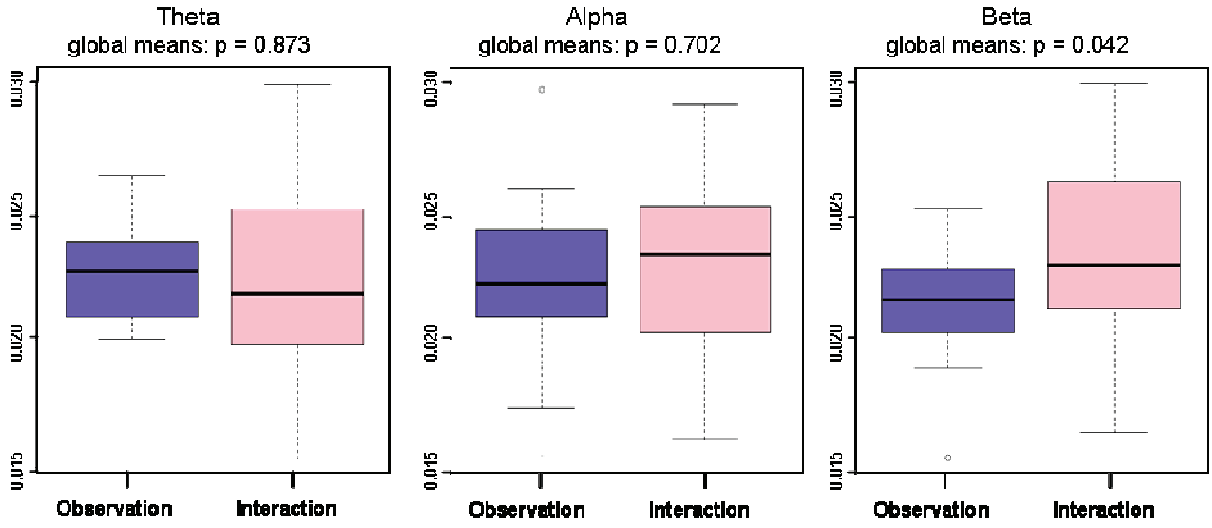


Figure 9.2 : Box plot of the averaged Coherence values for "Observation" and "Interaction" conditions for all frequency bands. Results presented for Theta, Alpha and Beta frequency bands. P values represent the results of the permutation tests between the two conditions.

c. Identification of electrodes involved

Permutation test and leave-one-out analyses revealed 25 pairs of electrodes that displayed significantly different distributions between the conditions "Observation" and "Interaction". The coherence values of these pairs of electrodes are displayed in Table 9.2. All these pairs of electrodes but one revealed stronger coherence values in the "Interaction" condition than in the "Observation" condition (see Figure 9.3).

More interestingly, the topological analysis of the pairs of electrodes revealed that those with stronger coherence values in the "Interaction" condition compared to the "Observation" condition were electrodes from central (FC, C and CP) and occipital regions.

Actor and Observer displayed stronger coherence in the "Interaction" condition within central-central, occipital-occipital and central-occipital networks. Additionally, some electrodes also included frontal networks.

Pairs of electrodes		**Coherence value**	
Actor	**Observer**	**Observation**	**Interaction**
FP2	FP1	0.020 ± 0.001	0.026 ± 0.002
T3	FP2	0.017 ± 0.001	0.029 ± 0.006
PO10	O1	0.022 ± 0.002	0.030 ± 0.003
O1	FP1	0.024 ± 0.002	0.018 ± 0.001
T4	O1	0.019 ± 0.001	0.028 ± 0.004
CP2	O2	0.024± 0.001	0.031 ± 0.002
T4	Oz	0.020 ± 0.001	0.028 ± 0.004
FC6	P3	0.019 ± 0.001	0.027 ± 0.003
CP5	PO9	0.021 ± 0.002	0.032 ± 0.003
CP1	C3	0.021 ± 0.001	0.029 ± 0.002
T4	CP2	0.017 ± 0.001	0.024 ± 0.002
C3	Cp2	0.019 ± 0.001	0.025 ± 0.003
CP1	CP6	0.022 ± 0.001	0.028 ± 0.002
P3	P8	0.021 ± 0.001	0.026 ± 0.002
FC1	F8	0.020± 0.001	0.026 ± 0.002
T4	FC2	0.020± 0.001	0.024 ± 0.002
CP5	FC5	0.020 ± 0.001	0.029 ± 0.003
CP5	PO10	0.021 ± 0.001	0.026 ± 0.002
CP5	Pz	0.021 ± 0.002	0.028± 0.003
CP5	C3	0.020± 0.001	0.026 ± 0.002
T3	F3	0.020 ± 0.001	0.028 ± 0.003
T3	F4	0.019 ± 0.001	0.026 ± 0.003
CP6	F8	0.021 ± 0.001	0.026 ± 0.002
O2	FC1	0.021 ± 0.001	0.027 ± 0.002
PO9	FC6	0.019± 0.001	0.027 ± 0.003

Table 9.2 : Coherence values for "Observation" and "Interaction" conditions for each significant pair of electrodes.

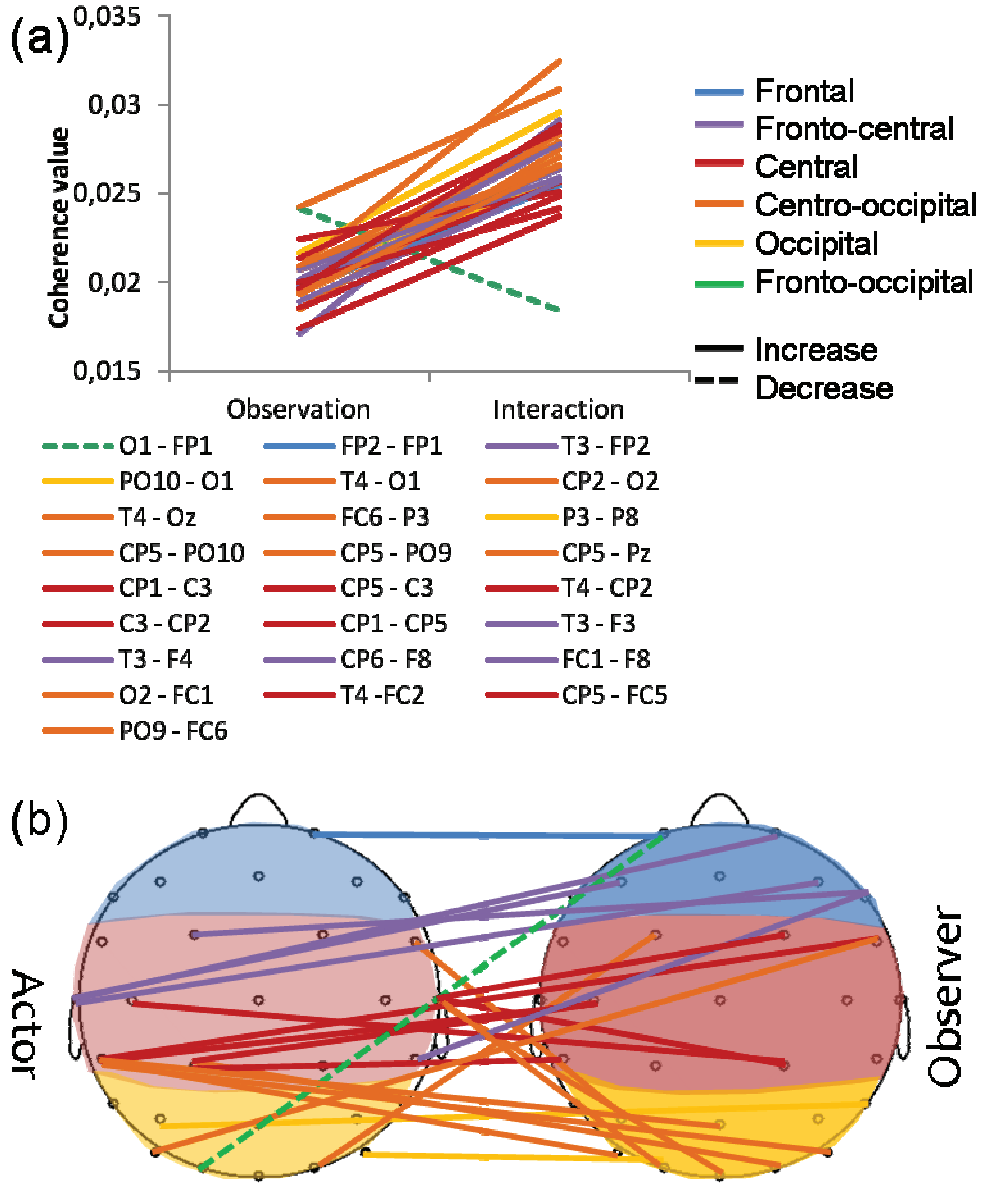


Figure 9.3 : Significant pairs of electrodes displaying significant different distribution in the "Interaction" and "Observation" conditions. (a) Plot of the coherence values. (c) Topography of the pairs of electrodes. Colours display brain areas (blue: frontal, red: central, yellow: occipital).

4. Discussion

This study sought to identify the direct inter-brain links that develop during a joint action task, when a participant performs an action and another observes it. This coupling could lead to a common representation of the joint action between the participants. Our data showed that EEG coherence between the participants of the interaction is enhanced during the "Interaction" condition in the beta frequency band. This was observed even though the two participants had distinct roles: the actor was performing an action whereas the observer just watched the actor's actions. The interbrain coherence was stronger between central-to-central and central-to-occipital electrodes between the actor and the observer. Additionally, frontal areas of the observer were more coherent with the actor's central areas in the "Interaction" condition. This effect could not

be related to kinematics differences as the executed or observed actions were the same in the "Interaction" and the "Observation" conditions.

Although the amplitude of the interbrain coherence was not very strong, it is essential to point out that these coherences, contrary to standard coherence analyses, were measured between two different individuals and not different channels from a single individual. More importantly the two individuals were not performing the same actions: while one was performing an action, the other only observed the actor's actions. Therefore, this measured effect, which does not reveal a perfect synchrony between two participants' oscillating brain activities, is still indicative of a significant modulation of the coupling during a joint action task.

This result is particularly coherent with our previous analysis of the same experiment and other hyperscanning studies (Astolfi et al., 2010; Babiloni et al., 2006; Cui et al., 2011; De Vico Fallani et al., 2010). Indeed, in a previous report (Ménoret et al., in revision), the individual analysis of time frequency data for the observer and the actor during the joint action revealed that in the "Interaction" condition, beta oscillations of both participants were similarly more suppressed than in the "Observation" condition. The implication of the motor areas during joint actions has been discussed in terms of a common motor representation of the action for both the actor and the observer. Given the "individual" feature of this previous analysis, we could not conclude on a common mechanism between the two participants. The main contribution of the present study is thus to provide a direct measure of the synchronous process being observed in the brain of the actor and the observer. As previously described, interpersonal couplings have been reported when two participants moved or played guitar in synchrony (Babiloni et al., 2012; Dumas et al., 2010; Lindenberger et al., 2009; Tognoli et al., 2007) or when playing cooperative games (Babiloni et al., 2007; Cui et al., 2011; De Vico Fallani et al., 2010). These studies have identified inter-brain coupling, measured in multiple frequency bands (i.e., alpha/mu but also beta, theta and gamma), between motor and parietal areas. In the present study, we show effects in the beta-frequency band only. The absence of effect in the alpha/mu band could be related to the strong attentional alpha measured for the observer in our previous analysis.

The analysis of the precise pairs of electrodes that displayed significant enhanced coherence during joint action revealed a network involving mainly central and occipital regions in the actor coupled to central, occipital and frontal areas in the observer. These regions are consistent with those identified in previous studies and argue for a recruitment of motor and visual areas. Additionally, these repartitions, and particularly the link between central and occipital regions, seem to confirm the implication of the action-perception loop described by Hari and Kujala (2009) in the joint action. The here-reported links between central areas of the actor and occipital regions of the observer, as well as the direct central-to-central links are suggestive of the functional coupling between the execution of the actions (i.e., actor) and their perception (i.e., observer). More precisely, these results highlight the activation of the observer's visual and motor systems, time-locked on the actor's movement (Buccino et al., 2001; Grèzes and Decety, 2001). These activations further argue for an inter-individual action-perception loop, which involves both participants motor and visual systems, in order to form internal representations of the participant's actions.

Therefore, the increased coupling in the "Interaction" condition could reflect a modification of this action-perception loop with joint action. This modification cannot be related to movement variations because the observed or executed actions were the same between the "Observation" and "Interaction" conditions. The only difference lies in the joint action context. These results

can thus be discussed in terms of a common representation of the action that develops between the two interacting individuals. Both the stronger recruitment of motor areas, observed in our previous study (Ménoret et al., in revision), and the coupling reported here argue for a modification of the representation of the action common to both participants. This shared representation between the participants would represent not only the individual actions, but the global joint action (Tsai et al., 2011). Such a shared task representation could be sufficient to engage and achieve joint actions (Pezzulo, 2011).

Concerning the impact of the different roles in the interaction, previous dual-EEG experiments have either investigated coupling during synchronous motor acts (Dumas et al., 2010; Lindenberger et al., 2009) or during decision-making phases without movement execution (Babiloni et al., 2006, 2007; De Vico Fallani et al., 2010), but only few studies investigated situations in which a participant was acting while the other was observing. Schippers et al. (2010) have described a comparable coupling during gestural communication. In their experiment, two participants were placed by turn in an fMRI scanner while they were playing a game of charades. Their results identified a coupling between the guesser's areas involved in mirror activity and mentalizing and the gesturer's temporal brain regions (Schippers et al., 2010). This asymmetrical coupling is also present in our study, in which the observer's frontal and occipital brain regions seem to be coupled to central areas of the actor. Dumas et al. (2012) also reported an asymmetrical coupling during induced imitation (one individual is instructed to imitate the other). This effect is assumed to be related to the different roles in the interaction and could reflect role ascription (i.e., who is performing what) processes (Castelfranchi, 2012; Dumas et al., 2012). In the present experiment, for example, the implication of frontal areas for the observer could participate in the integration of the actor's action in order to form an appropriate response. In line with this idea, frontal areas are known to be involved in task-specific representation and reasoning about mental state (Haynes et al., 2007; Saxe et al., 2004) and could therefore be recruited during joint action.

Finally, the inter-individual coupling seems to be specific to the joint action situation and does not persist after the joint action in the "Observation 2" condition. Indeed, we could have expected the representation of the action to induce a durable coupling between the participants triggered by the knowledge of the previous interaction (Kourtis et al., 2013). Such a hypothesis could have been privileged with regards to our previous results that showed that for the actor the modulation of beta oscillations was comparable in the "Interaction" and "Observation 2" conditions. However, the present results show that the coupling is specific to the joint action and disappears when participants do not share a common goal anymore. This coupling sensitivity has also been observed during face-to-face conversation (Jiang et al., 2012). In their experiment, the authors analysed the coupling of two participants' brain activities, assessed by fNIRS, during face-to-face or back-to-back conversations. They have found an increase in the neural synchronization between the brains of the two partners only during face-to-face dialog but not during face-to-face monolog or back-to-back dialog. To explain the absence of coupling during back-to-back dialog, the authors proposed that multimodal information, provided by visual cues, could contribute to neural synchronisation, potentially through an action-perception system. Additionally, as suggested by Kourtis et al. (2013), it is possible that the coupling is dependant of the previous interactions with a partner. Therefore, we may be able to measure a more persistent coupling between friends that have previously interacted than between strangers. These observations suggest that inter-personal coupling is a subtle mechanism that is strongly context-

dependant and is in accordance with the studies that demonstrated the importance of studying social interactions in real interactive context (De Jaegher et al., 2010; Di Paolo and De Jaegher, 2012; Konvalinka and Roepstorff, 2012). Hence, this tight coupling may be essential to social interactions, inducing temporal coordination needed in joint actions (Knoblich et al., 2011; Sebanz et al., 2006).

In conclusion, this study identified oscillatory coupling between the brains' activities (EEG) of two participants engaged in a joint action. This coupling was observed when an individual observed his partner executing a relevant action for the joint action and disappeared when the action was not relevant anymore. These inter-individual links are most likely related to the setup of a common action representation between both participants, mediated by an action-perception loop. This study therefore provides additional information to characterise how social interactions can induce inter-individual couplings in real contexts and how these couplings can participate to social interactions.

5. Acknowledgments

This research was supported by the CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique), the University Claude Bernard (Lyon) and a PhD fellowship from the DGA (Direction Générale de l'Armement). The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

6. Bibliography

Astolfi, L., Toppi, J., De Vico Fallani, F., Vecchiato, G., Salinari, S., Mattia, D., Cincotti, F., Babiloni, F., 2010. Neuroelectrical hyperscanning measures simultaneous brain activity in humans. Brain Topogr 23, 243–256.

Babiloni, C., Buffo, P., Vecchio, F., Marzano, N., Del Percio, C., Spada, D., Rossi, S., Bruni, I., Rossini, P.M., Perani, D., 2012. Brains "in concert": Frontal oscillatory alpha rhythms and empathy in professional musicians. Neuroimage 60, 105–116.

Babiloni, F., Cincotti, F., Mattia, D., De Vico Fallani, F., Tocci, A., Bianchi, L., Salinari, S., Marciani, M., Colosimo, A., Astolfi, L., 2007. High resolution EEG hyperscanning during a card game. Conf Proc IEEE Eng Med Biol Soc 2007, 4957–4960.

Babiloni, F., Cincotti, F., Mattia, D., Mattiocco, M., De Vico Fallani, F., Tocci, A., Bianchi, L., Marciani, M.G., Astolfi, L., 2006. Hypermethods for EEG hyperscanning. Conf Proc IEEE Eng Med Biol Soc 1, 3666–3669.

Buccino, G., Binkofski, F., Fink, G.R., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Seitz, R.J., Zilles, K., Rizzolatti, G., Freund, H.J., 2001. Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study. Eur. J. Neurosci 13, 400–404.

Castelfranchi, C., 2012. Ascribing minds. Cogn Process 13 Suppl 2, 415–425.

Chatel-Goldman, J., Schwartz, J.-L., Jutten, C., Congedo, M., 2013. Non-local mind from the perspective of social cognition. Front Hum Neurosci 7, 107.

Cui, X., Bryant, D.M., Reiss, A.L., 2011. NIRS-based hyperscanning reveals increased interpersonal coherence in superior frontal cortex during cooperation. NeuroImage.

De Jaegher, H., Di Paolo, E., Gallagher, S., 2010. Can social interaction constitute social

cognition? Trends Cogn. Sci. (Regul. Ed.) 14, 441–447.

De Vico Fallani, F., Nicosia, V., Sinatra, R., Astolfi, L., Cincotti, F., Mattia, D., Wilke, C., Doud, A., Latora, V., He, B., Babiloni, F., 2010. Defecting or Not Defecting: How to "Read" Human Behavior during Cooperative Games by EEG Measurements. PLoS ONE 5, e14187.

Di Paolo, E., De Jaegher, H., 2012. The interactive brain hypothesis. Front Hum Neurosci 6, 163.

Dumas, G., Martinerie, J., Soussignan, R., Nadel, J., 2012. Does the brain know who is at the origin of what in an imitative interaction? Front Hum Neurosci 6, 128.

Dumas, G., Nadel, J., Soussignan, R., Martinerie, J., Garnero, L., 2010. Inter-brain synchronization during social interaction. PLoS ONE 5, e12166.

Grèzes, J., Decety, J., 2001. Functional anatomy of execution, mental simulation, observation, and verb generation of actions: a meta-analysis. Hum Brain Mapp 12, 1–19.

Hari, R., Kujala, M.V., 2009. Brain basis of human social interaction: from concepts to brain imaging. Physiol. Rev 89, 453–479.

Haynes, J.-D., Sakai, K., Rees, G., Gilbert, S., Frith, C., Passingham, R.E., 2007. Reading hidden intentions in the human brain. Curr. Biol. 17, 323–328.

Jeannerod, M., 1981. Intersegmental coordination during reaching at natural visual objects. Attention and performance IX 9, 153–168.

Jeannerod, M., Biguer, B., 1982. Visuomotor mechanisms in reaching within extrapersonal space. Analysis of visual behavior 387–409.

Jiang, J., Dai, B., Peng, D., Zhu, C., Liu, L., Lu, C., 2012. Neural Synchronization during Face-to-Face Communication. J. Neurosci. 32, 16064–16069.

Kilner, J.M., Marchant, J.L., Frith, C.D., 2006. Modulation of the mirror system by social relevance. Soc Cogn Affect Neurosci 1, 143–148.

Knoblich, G., Butterfill, S., Sebanz, N., 2011. Psychological Research on Joint Action: Theory and Data. Psychology of Learning and Motivation-Advances in Research and Theory 54, 59.

Kokal, I., Gazzola, V., Keysers, C., 2009. Acting together in and beyond the mirror neuron system. NeuroImage 47, 2046–2056.

Konvalinka, I., Roepstorff, A., 2012. The two-brain approach: how can mutually interacting brains teach us something about social interaction? Front Hum Neurosci 6, 215.

Kourtis, D., Knoblich, G., Sebanz, N., 2013. History of interaction and task distribution modulate action simulation. Neuropsychologia 51, 1240–1247.

Kourtis, D., Sebanz, N., Knoblich, G., 2010. Favouritism in the motor system: social interaction modulates action simulation. Biology Letters.

Lachat, F., Hugueville, L., Lemaréchal, J.-D., Conty, L., George, N., 2012. Oscillatory Brain Correlates of Live Joint Attention: A Dual-EEG Study. Front Hum Neurosci 6, 156.

Lindenberger, U., Li, S.-C., Gruber, W., Müller, V., 2009. Brains swinging in concert: cortical phase synchronization while playing guitar. BMC Neurosci 10, 22.

Meyer, M., Hunnius, S., van Elk, M., van Ede, F., Bekkering, H., 2011. Joint action modulates

motor system involvement during action observation in 3-year-olds. Exp Brain Res 211, 581–592.

Mölle, M., Marshall, L., Gais, S., Born, J., 2004. Learning increases human electroencephalographic coherence during subsequent slow sleep oscillations. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 101, 13963–13968.

Montague, P.R., Berns, G.S., Cohen, J.D., McClure, S.M., Pagnoni, G., Dhamala, M., Wiest, M.C., Karpov, I., King, R.D., Apple, N., Fisher, R.E., 2002. Hyperscanning: simultaneous fMRI during linked social interactions. Neuroimage 16, 1159–1164.

Mukamel, R., Ekstrom, A.D., Kaplan, J., Iacoboni, M., Fried, I., 2010. Single-neuron responses in humans during execution and observation of actions. Curr. Biol. 20, 750–756.

Nunez, P.L., Srinivasan, R., Westdorp, A.F., Wijesinghe, R.S., Tucker, D.M., Silberstein, R.B., Cadusch, P.J., 1997. EEG coherency. I: Statistics, reference electrode, volume conduction, Laplacians, cortical imaging, and interpretation at multiple scales. Electroencephalogr Clin Neurophysiol 103, 499–515.

Oberman, L.M., Pineda, J.A., Ramachandran, V.S., 2007. The human mirror neuron system: a link between action observation and social skills. Soc Cogn Affect Neurosci 2, 62–66.

Oldfield, R.C., 1971. The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. Neuropsychologia 9, 97–113.

Pacherie, E., 2011. Framing Joint Action. Rev.Phil.Psych. 2, 173–192.

Pezzulo, G., 2011. Shared Representations as Coordination Tools for Interaction. Rev.Phil.Psych. 2, 303–333.

Redcay, E., Dodell-Feder, D., Pearrow, M.J., Mavros, P.L., Kleiner, M., Gabrieli, J.D.E., Saxe, R., 2010. Live face-to-face interaction during fMRI: A new tool for social cognitive neuroscience. NeuroImage 50, 1639–1647.

Saxe, R., Carey, S., Kanwisher, N., 2004. Understanding other minds: linking developmental psychology and functional neuroimaging. Annu Rev Psychol 55, 87–124.

Schilbach, L., Eickhoff, S.B., Cieslik, E., Shah, N.J., Fink, G.R., Vogeley, K., 2011. Eyes on me: an fMRI study of the effects of social gaze on action control. Soc Cogn Affect Neurosci 6, 393–403.

Schilbach, L., Timmermans, B., Reddy, V., Costall, A., Bente, G., Schlicht, T., Vogeley, K., 2013. Toward a second-person neuroscience. Behavioral and Brain Sciences 36, 393–414.

Schippers, M.B., Roebroeck, A., Renken, R., Nanetti, L., Keysers, C., 2010. Mapping the information flow from one brain to another during gestural communication. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A 107, 9388–9393.

Sebanz, N., Bekkering, H., Knoblich, G., 2006. Joint action: bodies and minds moving together. Trends Cogn. Sci. (Regul. Ed.) 10, 70–76.

Tognoli, E., Lagarde, J., DeGuzman, G.C., Kelso, J.A.S., 2007. The phi complex as a neuromarker of human social coordination. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A 104, 8190–8195.

Tsai, J.C.-C., Sebanz, N., Knoblich, G., 2011. The GROOP effect: groups mimic group actions. Cognition 118, 135–140.

Partie III :
Discussion Générale

Chapitre X
Discussion Générale

Ce travail de thèse s'inscrit dans un cadre théorique qui propose d'étudier les mécanismes cérébraux sous-tendant les interactions sociales d'un point de vue dynamique et bidirectionnel (Babiloni and Astolfi, 2012; Di Paolo and De Jaegher, 2012; Dumas, 2011; Hari and Kujala, 2009; Konvalinka and Roepstorff, 2012). Cette approche, initiée tout d'abord par les sciences cognitives, a connu un développement très récent en neurosciences.

Dans la partie théorique de cette thèse, on a vu que la recherche sur les interactions sociales a connu une importante évolution, en passant d'un point de vue plutôt linéaire et spectateur vers la prise en compte du caractère dynamique, rétroactif et bidirectionnel des interactions. L'approche incarnée de la cognition (De Jaegher et al., 2010; Gibbs, 2006; Varela et al., 1991) s'appuie sur une implication essentielle de l'environnement dans les interactions. De Jaegher et al. (2010) ont par exemple proposé que la cognition sociale ne cause pas forcément les interactions sociales mais que ce seraient les interactions qui constitueraient la cognition sociale. Ainsi, les interactions sociales constitueraient un substrat privilégié pour la cognition. D'un point de vue expérimental, il a été montré que l'interaction réelle et directe avec un individu est spécifiquement reconnue par des bébés, probablement au travers d'un couplage temporel spécifique (Murray and Trevarthen, 1985; Nadel et al., 1999).

Ces observations ont trouvé un parallèle dans les neurosciences où il a été montré que le fait d'interagir avec autrui, en changeant le contexte d'une observation par exemple, pouvait modifier l'activité cérébrale des participants. Certaines études ont fait état de modifications de l'activité du sillon temporal supérieur (STS) lors de l'interaction avec quelqu'un en direct plutôt que lors d'un enregistrement (Redcay et al., 2010) ainsi qu'une plus forte activité motrice lors de l'observation de stimuli interactifs (vs non interactifs) (Kilner et al., 2006; Oberman et al., 2007). Ces travaux montrent la nécessité d'étudier les phénomènes sociaux dans un contexte interactif où les individus testés ne sont pas seulement « spectateurs » de l'interaction sociale mais sont activement impliqués. En effet, il est nécessaire d'étudier l'activité des aires cérébrales qui semblent impliquées dans la cognition sociale dans des contextes interactifs sociaux pour comprendre la dynamique qui se développe entre les individus.

Grâce au développement récent de techniques d' hyperscanning permettant l'enregistrement simultané de l'activité cérébrale de plusieurs individus, certaines études ont ainsi cherché à examiner ces liens interindividuels (Astolfi et al., 2010; Babiloni et al., 2007; Cui et al., 2012; De Vico Fallani et al., 2010; Dumas et al., 2010; Lindenberger et al., 2009; Montague et al., 2002). Différentes expériences ont été menées et ont identifié des couplages entre les aires cérébrales de participants qui effectuaient des actions simultanées, par exemple jouer de la musique, imiter l'autre (Babiloni et al., 2012; Dumas et al., 2010; Lindenberger et al., 2009), ou qui effectuaient des actions conjointes complexes, comme jouer aux cartes, raisonner sur les intentions de l'autre, communiquer, coopérer (Astolfi et al., 2010; Cui et al., 2012; De Vico Fallani et al., 2010). Ces travaux ont permis de confirmer que seule une interaction réelle entre individus permet de former un couplage spécifique avec l'individu avec lequel on interagit, mais sans pour autant identifier précisément les mécanismes qui sous-tendent ce couplage.

L'intérêt des neurosciences pour les interactions sociales non-verbales a été renforcé par la découverte des neurones miroirs, qui pourraient contribuer à la compréhension des actions observées (Kohler et al., 2002; Rizzolatti and Craighero, 2004; Rizzolatti et al., 2001). Les neurones miroirs sembleraient également impliqués au cours d'interactions sociales complexes (Kilner et al., 2006; Kourtis et al., 2010; Oberman et al., 2007). Ainsi de nombreux chercheurs s'intéressent désormais à comprendre ce qu'il se passe dans le cerveau lors d'actions conjointes, pendant lesquelles deux participants se coordonnent et agissent ensemble pour accomplir une action commune. Dans ce contexte, il est difficile d'isoler la composante motrice du caractère social car les individus effectuent des mouvements qui ont un rôle interactif. Ainsi, Hari et Kujala (2009) ont proposé un modèle permettant de comprendre les liens qui se forment entre deux individus au niveau perceptif et moteur lors de l'échange d'une poignée de main. Une boucle d'action-perception, impliquant les aires motrices et perceptuelles des deux individus, se formait lors de l'exécution et la perception d'une action commune. La formation d'un tel lien entre des individus qui interagissent pourrait participer au couplage interpersonnel observé dans les études d'hyperscanning et permettrait la formation d'une représentation commune de l'action qui se modifie au cours des interactions. Afin d'évaluer l'importance du système moteur dans les interactions sociales, différents niveaux d'interactions ont été étudiés telles que les actions coordonnées ou les actions conjointes.

Tout d'abord, on a vu dans le Chapitre III que lorsque deux personnes effectuent des actions de façon simultanée, une modification des performances motrices et d'identification d'actions peut être mesurée (Brass et al., 2000, 2001a; Kilner et al., 2003; Christensen et al., 2011; Bouquet et al., 2011; Schütz-Bosbach and Prinz, 2007). Dans certaines conditions, il semble que la co-occurrence de ces deux événements puisse faciliter les performances motrices ou perceptives (Brass et al., 2000; Christensen et al., 2011; Fadiga et al., 1995) mais également les perturber (Brass et al., 2000; Dijkerman and Smit, 2007; Kilner et al., 2003). La cause de ces deux effets semble être liée au système des neurones miroirs, qui est activé à la fois lors de l'exécution et de l'observation. De même, si un tel mécanisme existe lorsqu'on agit en même temps que quelqu'un, on peut s'interroger sur son implication lors de nos interactions avec autrui, lorsqu'on agit et observe à tour de rôle. D'autres études ont montré que l'activité du système moteur était également modulée par différents types d'interactions sociales (Kilner et al., 2006; Kokal et al., 2009; Oberman et al., 2007; Sartori et al., 2011). Par exemple, l'observation de vidéos présentant des actions interactives (deux individus qui se lancent une balle) entraine une plus forte activité du système moteur que l'observation de vidéos non interactives (deux individus qui jouent individuellement avec une balle) (Oberman et al., 2007). De façon analogue, agir conjointement semble modifier les actions effectuées (Sartori et al., 2009a; Vesper et al., 2011) en les rendant par exemple plus prédictives. Une modification de l'activité cérébrale motrice a également été observée lors de l'exécution d'actions conjointes (Kokal et al., 2009).

D'après ces études, le système moteur, et plus particulièrement le système des neurones miroirs, semble donc impliqué au cours des interactions sociales et des actions conjointes. De nombreuses questions subsistent cependant pour comprendre précisément son rôle et son implication chez des individus en interactions. En particulier, des études plus détaillées seraient requises pour comprendre pourquoi des effets opposés (i.e., facilitation ou interférence) sont observés lors de l'observation et l'exécution d'actions simultanées. L'analyse de l'activité cérébrale motrice et la prise en compte de la composante temporelle lors de ces situations pourraient permettre d'élucider ces effets. De plus, le rôle précis du système moteur reste également discuté dans les

actions conjointes. En effet plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer la modulation de l'activité motrice lors des interactions : Kourtis et al. (2010, 2013) proposent que ces effets soient liés à la plus forte simulation des actions effectuées par un partenaire ; ses actions seraient plus pertinentes pour l'interaction que celle d'un individu avec on n'interagit pas. Cette hypothèse est en adéquation avec les travaux de Meyer et collaborateurs qui indiquent que cette augmentation d'activité pourrait être liée à une augmentation motivationnelle lors d'une interaction (Meyer et al., 2011). Cependant, une autre hypothèse propose que la modulation de l'activité correspondrait à une transformation de la représentation individuelle de l'action en une représentation commune partagée (Kirschner and Tomasello, 2009; Tsai et al., 2011). Ce partage permettrait de comprendre le couplage interpersonnel mesuré dans les études d'hyperscanning.

Ce travail de thèse a cherché à mieux caractériser l'implication du système moteur dans les interactions sociales, en privilégiant une approche dynamique et interactive. Pour cela, toutes nos études impliquaient deux personnes qui interagissaient. Afin de mettre en évidence des modulation de l'activité motrice, nous avons enregistré la cinématique des mouvements des participants grâce à un Optotrak (Chapitres VI à IX) et pour aller plus loin, nous avons couplé cette analyse à l'enregistrement de l'activité cérébrale (EEG) des participants (Chapitres VII, VIII et IX). La partie qui suit permettra de reprendre les principaux résultats obtenus dans ces différentes expériences.

1. Résumé des principaux résultats obtenus

Au cours de ce travail, deux approches ont été suivies. Tout d'abord nous avons cherché à comprendre l'influence du système moteur dans des situations non coopératives dans lesquelles deux individus interagissaient sans partager un but commun. Cette première partie, comportant deux expériences présentées dans les chapitres VI et VII, était destinée à observer l'implication « automatique » du système moteur lors de l'observation et l'exécution d'actions en parallèle. Dans un deuxième temps, nous avons voulu identifier les modulations de l'activité cérébrale induites par l'action conjointe, mesurées chez les deux individus participant à l'interaction et ayant différents rôles (acteur et observateur). Grâce à deux études, présentées dans les chapitres VIII et IX, nous souhaitions comprendre la fonction de ces modulations au sein de l'interaction.

Notre première étude avait pour but de mieux comprendre l'influence de l'observation d'autrui sur l'exécution d'un mouvement transitif et plus particulièrement comment le délai entre l'observation et l'exécution d'une action influençait cet effet (Chapitre VI, Ménoret et al., 2013). Dans cette expérience, nous avons comparé l'activité motrice (cinématique) d'un individu lorsqu'il exécutait des mouvements de préhension et lorsqu'il observait quelqu'un effectuer des mouvements identiques (condition congruente) ou différents (condition non-congruente). Ces mouvements pouvaient être soit observés juste avant le déclenchement de son propre mouvement (200 ms) soit bien avant (1 s). Cette étude a permis de mettre en évidence que l'observation d'une action congruente entrainait une facilitation de la production motrice seulement si l'action de l'acteur était observée légèrement avant l'exécution de l'action. En effet, l'effet disparaissait si l'action observée arrivait bien avant. La facilitation était observée spécifiquement sur la composante de préhension du mouvement *(« grasp component »*) qui montre ainsi une optimisation du mouvement en facilitant la préhension de l'objet. A l'opposé des études de Kilner et al. (2003) et de Brass et al. (2000, 2001a), nous n'avons pas mis en évidence d'interférence motrice : les mouvements dans la condition non-congruente étaient même facilités par rapport à une condition contrôle sans observation (mais dans une moindre mesure que ceux de la condition congruente).

La deuxième étude (Chapitre VII, Ménoret et al., 2013b) a cherché à mieux comprendre cet effet facilitateur, et plus particulièrement sa latence, en enregistrant à la fois la cinématique des mouvements des participants et l'activité cérébrale d'un observateur lors d'une tâche similaire. Un acteur et un observateur devaient exécuter des mouvements de l'avant-bras verticaux ou horizontaux. Selon les conditions, les mouvements effectués étaient les mêmes (condition congruente) ou différents (condition non-congruente) entre l'acteur et l'observateur. Cette fois, un seul délai de 300 ms entre le début de mouvement de l'acteur et celui de l'observateur a été testé. L'enregistrement cinématique nous a tout d'abord permis de confirmer la facilitation de la performance motrice lors de l'observation d'actions congruentes. Les mouvements étaient accélérés dans la condition congruente par rapport aux conditions contrôle (sans observateur) et non-congruente. De plus, grâce à l'analyse des potentiels évoqués mesurés chez l'observateur, nous avons identifié une modulation de l'activité motrice entre 250 et 350 ms après le début du mouvement de l'acteur. D'après l'analyse du décours temporel des essais, il semblerait que cette fenêtre temporelle corresponde à la fois à l'encodage de l'action de l'acteur et à l'activité liée à l'initiation du mouvement. L'ensemble des résultats, mesurés dans les chapitres VI et VII, permet de suggérer que cette coordination précise entre l'observation et l'exécution pourrait induire la facilitation mesurée et que cet effet disparait si les événements ne sont pas coordonnés. Ceci pourrait permettre d'expliquer les différents effets mesurés (facilitation ou interférence) dans les études précédentes : le délai entre l'observation et l'exécution d'actions pouvant moduler, voire inverser, ces effets.

Dans un second temps, nous avons cherché à mieux caractériser l'influence du contexte social et interactif sur l'activité cérébrale de deux participants. Pour cela nous avons mis en place une expérience impliquant un acteur, qui pouvait être soit un participant soit un robot, et un observateur. L'étude comportait deux conditions « Observation » et « Interaction ». Dans chaque condition l'acteur devait effectuer des actions identiques (*e.g.* attraper et déplacer une sous-tasse). Dans la condition « Observation » l'observateur devait juste observer, alors que dans la condition « Interaction » il devait effectuer une action complémentaire (*e.g.* placer une tasse sur la sous-tasse). Nous avons couplé l'enregistrement double-EEG avec l'enregistrement cinématique des mouvements, afin de comparer l'activité cérébrale lors des deux conditions tout en contrôlant que les mouvements effectués par l'acteur soient identiques. Cette étude a fait l'objet de deux analyses différentes présentées respectivement dans les chapitre VIII et IX. Une première analyse a examiné les activités cérébrales de chaque participant individuellement et s'est concentrée sur l'activité motrice, en étudiant à la fois les potentiels évoqués moteurs et la suppression des oscillations beta (17-21 Hz). Cette analyse avait pour but d'observer l'impact de l'interaction sur chaque individu, en fonction du rôle joué (acteur ou observateur), et d'étudier si cet effet était spécifique d'une interaction avec un autre humain (robot ou humain). Une deuxième analyse a examiné les liens interindividuels qui se développent lors de l'interaction, par comparaison à la condition « Observation ».

Il est important de noter que pour ces deux études, les mouvements effectués par l'acteur étaient les mêmes dans les conditions « Observation » et « Interaction » et que dans la fenêtre temporelle analysée, c'est-à-dire le début du mouvement de l'acteur, l'observateur n'était pas en train de préparer de mouvement (voir Chapitre VIII).

L'analyse individuelle présentée dans le Chapitre VIII a permis de mettre en évidence des modulations de l'activité cérébrale lors de l'action conjointe. Tout d'abord, nous avons identifié une plus forte activité motrice, indiquée par la suppression des oscillations beta au niveau des

électrodes centrales, lors de la condition « Interaction » par rapport à la condition « Observation ». Cet effet était présent à la fois pour l'acteur et pour l'observateur, et chez ce dernier à la fois lors de l'interaction avec l'acteur humain et lors de l'interaction avec le robot. De plus, une activité plus négative sur les potentiels évoqués de l'observateur a été identifiée au niveau des électrodes frontales droites dans la condition « Interaction » avec l'humain seulement. Ces effets suggèrent donc que l'interaction sociale module de la même façon l'activité motrice des participants mais a également un impact spécifique selon le rôle tenu pendant l'interaction (Ménoret et al., en révision).

Pour confirmer cette hypothèse, une deuxième analyse a été effectuée sur cette expérience afin d'examiner les liens directs qui se créent entre les deux participants. Les cohérences ont été calculées entre les électrodes de l'acteur et celles de l'observateur pour examiner le couplage interindividuel des activités oscillatoires des deux participants. Nos résultats, présentés dans le Chapitre IX, mettent en évidence une augmentation globale des cohérences dans la condition « Interaction » au niveau des oscillations beta. L'examen de la topographie des liens interindividuels a par ailleurs identifié principalement des liens entre les électrodes centrales et occipitales de l'acteur et de l'observateur qui formeraient une boucle « action-perception » telle que décrite pas Hari et Kujala (2009). Dans cette étude, l'activité des aires frontales de l'observateur présentait une plus forte cohérence avec l'activité des aires centrales de l'acteur. La mise en évidence d'un tel couplage entre deux individus qui interagissent, mais qui n'exécutent pas les mêmes actions (un agit alors que l'autre observe), permet de confirmer une modulation commune chez l'acteur et l'observateur qui semble impliquer une modification de la représentation de l'action en une représentation commune, au travers des aires motrices et perceptives.

Schématisation des résultats obtenus

Afin d'illustrer les résultats obtenus, nous pouvons revenir à la boucle action-perception proposée par Hari et Kujala (2009). Dans nos études, nous avons tout d'abord mis en évidence une activité motrice lors de l'exécution et l'observation d'actions individuelles. Cette situation est représentée dans la Figure 10.1. Dans la condition « Observation », l'acteur effectue une action, qui est représentée dans ses propres aires sensorimotrices, mais également dans les aires sensorimotrices de l'observateur.

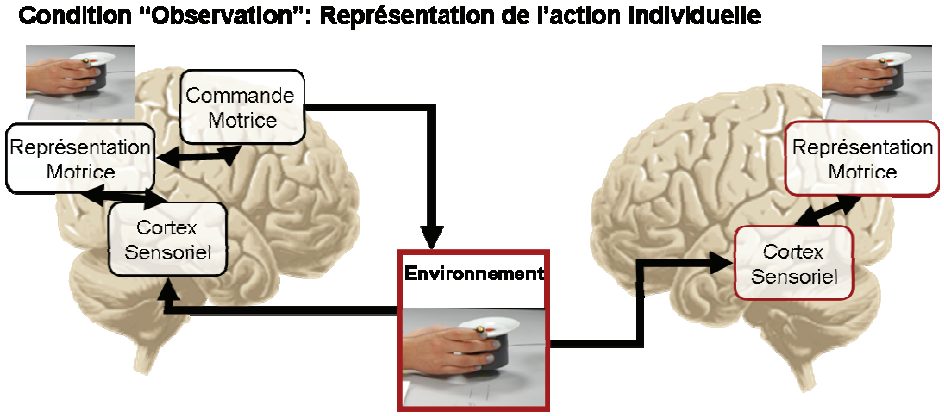


Figure 10.1 : Représentation de l'action individuelle de l'acteur. Représentation de l'action chez l'acteur (à gauche), qui effectue une commande motrice, et chez l'observateur (à droite).

Dans la condition « Interaction », les individus effectuent une action conjointe et le but final de l'action est donc modifié (*e.g.* placer la sous-tasse et la tasse). Dans ce cadre, les actions des deux individus sont encodées de façon croisée dans leurs régions sensorimotrices comme représenté dans la Figure 10.2 sous la forme d'une boucle action-perception telle que décrite par Hari et

Kujala (2009). La modulation de l'activité motrice mesurée dans les chapitre VIII et IX lors de l'action conjointe semble liée à une modification de la représentation individuelle de l'action en une représentation commune de l'action. Ainsi la représentation des actions individuelles des participants (*e.g.* placer la sous-tasse **ou** la tasse) pourrait être modifiée et devenir commune entre les participants (*e.g.* placer la sous-tasse **et** la tasse).

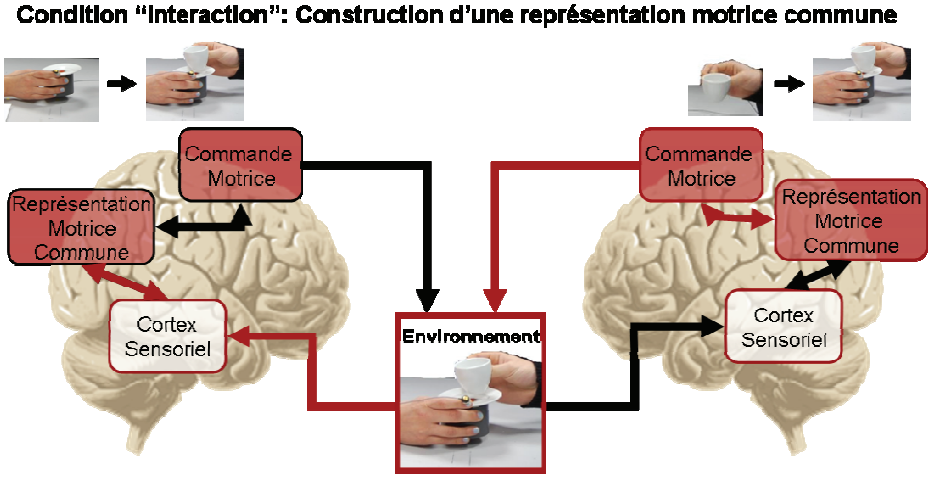


Figure 10.2 : Représentation de l'action conjointe par une boucle d'action-perception. Formation d'une boucle d'action-perception interindividuelle, entrainant une modification de la représentation de l'action conjointe.

Cependant, dans nos études, nous n'avons pas analysé l'activité cérébrale des participants pendant la globalité de l'action conjointe, mais seulement pendant la première seconde du mouvement de l'acteur. Nos résultats semblent donc montrer que la représentation commune de l'action est recrutée dès le début de l'action conjointe chez les deux individus, tel qu'illustré dans la figure 10.3. Cette représentation pourrait traduire la modification du but global de l'action. De plus, l'activité au niveau des aires frontales de l'observateur suggère qu'un effet motivationnel peut également être impliqué lors de l'action conjointe (Chapitre VIII et IX). Cet effet pourrait traduire un plus fort intérêt pour les actions du partenaire car ses actions sont pertinentes pour l'échange.

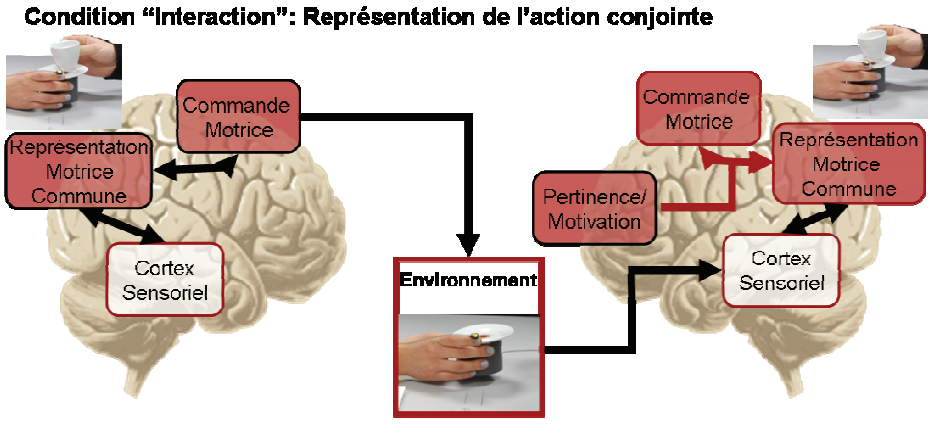


Figure 10.3 : Recrutement de la représentation commune dès l'initiation de l'action conjointe. Dans notre étude, l'action de l'acteur seule entrainait une modification du couplage interindividuel et de l'activité motrice.

Ainsi, les travaux effectués dans le cadre de cette thèse confirment une modulation du système moteur lors des actions conjointes et des actions coordonnées. Dans la suite de ce chapitre, nous discuterons les données recueillies en fonction de la littérature existante afin de proposer un rôle pour cette modulation. Nous reviendrons sur la formation de boucles d'action-perception interindividuelles au cours des interactions sociales et particulièrement sur leur implication dans la formation d'une représentation commune de l'action. Nous discuterons ensuite du rôle de ces boucles d'action-perception dans le couplage temporel qui est essentiel aux actions conjointes, ainsi que leur implication dans des situations d'interactions complexes, prenant en compte

l'agentivité (*i.e.* la conscience directe de son activité) et les dynamiques des interactions sociales. Nous évoquerons ensuite des perspectives pour faire suite à ce travail, d'une part pour améliorer nos connaissances des processus impliqués dans la mise en place des interactions sociales, et d'autre part pour identifier un lien entre les couplages interpersonnels et les relations sociales. Finalement, nous évoquerons les avantages de la méthodologie expérimentale utilisée dans ces études, qui à l'instar d'autres études d'hyperscanning, permet d'étudier les interactions sociales dans des contextes interactifs.

2. Discussion

2.1. Implication du système moteur lors des interactions et mise en place de boucles d'action-perception

Au cours de ce travail de thèse, nous avons montré l'implication du système moteur lors de l'exécution et l'observation d'actions coordonnées et d'actions conjointes. Tout d'abord, nous avons mesuré cette implication à la fois de façon « directe » sur l'activité cérébrale (Chapitres VIII et IX) et également de façon « indirecte » sur le comportement moteur lors de l'observation et l'exécution d'actions simultanées (Chapitres VI et VII). Nous avons en effet observé une suppression des oscillations beta au niveau des aires centrales lors de l'observation simple de mouvements (Chapitre VIII, condition « Observation ») comparable à celle mesurée lors de l'exécution d'un mouvement. Par ailleurs, les études présentées dans les chapitres VI et VII montrent que l'observation d'un mouvement pendant l'exécution d'un mouvement (identique ou différent) semble activer également le système moteur et modifier, de façon automatique, la performance motrice. Ces résultats sont en accord avec de nombreuses études sur le système des neurones miroirs qui ont montré une implication des aires motrices lors de l'observation d'actions (Buccino et al., 2001; Hari et al., 1998; Mukamel et al., 2010). Dans certaines situations, la représentation de l'action d'autrui était même délétère pour les performances (Brass et al., 2001a; Kilner et al., 2003; Sebanz et al., 2006b) alors que la représentation n'était pas nécessaire. Par exemple, dans l'étude de Sebanz et al. (2006b), être en présence d'un individu entraînait une réduction des performances et une modulation de l'activité cérébrale, démontrant bien le caractère automatique de l'activation. Cette modulation serait due à l'activation du système des neurones miroirs et permettrait de former une représentation motrice des actions.

Ainsi, lorsqu'on interagit avec un individu en effectuant des actions conjointes, les systèmes moteurs et perceptifs sont impliqués afin d'encoder les actions d'autrui et de produire des actes moteurs. Lorsque deux personnes interagissent, la sortie motrice d'un individu représente l'entrée sensorielle de son partenaire. Ainsi, une correspondance entre action et perception se met en place entre les individus, et, de la même façon que chez un individu isolé, il y a une correspondance entre une action et sa conséquence sensorimotrice (*e.g.* attraper un objet pour le déplacer entraine un mouvement de l'objet) (Hari and Kujala, 2009). L'implication de ces systèmes couplés entrainent la formation de boucles d'action-perception interindividuelles telles que décrites par Hari et Kujala (2009). L'analyse effectuée dans le Chapitre IX a permis de mettre en évidence la formation de cette boucle action-perception entre les individus en interaction. En effet, grâce à l'analyse de la cohérence entre les électrodes de l'acteur et de l'observateur, on a pu observer une modulation du couplage entre les individus dans la condition « Interaction ». Cette modulation était particulièrement visible entre les aires motrices de l'acteur et les aires visuelles et motrices de l'observateur. La formation de cette boucle d'action-perception constitue un couplage direct entre les individus et joue différents rôles dans la mise en place des interactions sociales.

2.2. Rôle des boucles d'action-perception dans les représentations motrices

Grâce au couplage direct entre les aires visuelles et motrices des individus lors d'une interaction, les actions conjointes sont représentées de la même façon chez les participants de l'interaction. Ce couplage, au travers des boucles d'action-perception, pourrait permettre un partage des représentations motrices des actions conjointes. On a vu qu'une majorité des neurones miroirs codent les actions principalement en fonction de leur but moteur (*e.g.* attraper un objet) plutôt que de leurs paramètres cinématiques (*e.g.* attraper avec une pince de précision ou une pince de force) (di Pellegrino et al., 1992). Ce type de représentations motrices permettent en conséquence de partager les buts « moteurs » des actions ce qui pourrait conduire à une compréhension directe des buts des autres lors des actions conjointes. Il faut cependant noter que ce couplage ne permet qu'une compréhension motrice de l'action limitée pour comprendre les intentions d'autrui (cf. Chapitre II neurones miroir).

Les actions conjointes se caractérisent par un partage des intentions ou de la tache afin d'accomplir une action commune. On a vu dans le Chapitre I qu'un débat existe dans la communauté philosophique concernant le degré de partage d'intention nécessaire aux actions conjointes. Pezzulo (2011) s'interroge même sur la nécessité d'attribuer des intentions à autrui pour s'engager dans une action conjointe (pour une revue voir Butterfill and Sebanz, 2011). Une contradiction existe entre Gilbert ou Searle et Bratman par exemple. Les premiers assument qu'un engagement collectif (Gilbert, 2006) ou une intention collective différente des intentions individuelles (Searle, 1990) sont nécessaires alors que Bratman (1992) défend l'idée que des intentions individuelles partagées sont suffisantes pour s'engager dans une action conjointe.

Sans rentrer dans ce débat, nous chercherons à comprendre comment le partage de représentations motrices pourrait influencer l'engagement dans une action conjointe. Butterfill et Sinigaglia (2012) proposent que certaines représentations motrices ne représentent pas seulement le but de l'action, mais pourraient être à l'origine de ce même but. Cependant, ils précisent que ces représentations ne constituent pas des intentions, dans le sens où ces dernières n'ont pas un format « moteur ». D'après cette théorie, les buts des actions pourraient être ancrés dans les représentations motrices. Dans le cadre de l'action conjointe, étant donné que les buts de l'action évoluent (*i.e.* d'un cadre individuel vers un projet conjoint), les représentations motrices devraient de ce fait être également modifiées. En effet, d'après Pacherie (2012), les actions conjointes sont par essence plus complexes que les actions individuelles car les individus, en plus de se représenter leur action et celle de leur partenaire, doivent également former une représentation de la combinaison des deux actions.

Ces hypothèses semblent confirmées par nos résultats présentés dans les chapitres VIII et IX. Dans le Chapitre VIII, nous avons mesuré une forte activité motrice lors de l'observation ou l'exécution d'actions dans le contexte interactif chez les deux participants (« Interaction »). Cette activité était plus forte que celle mesurée lors de l'observation ou l'exécution d'une action dans un contexte non interactif (« Observation »), alors que les actions étaient identiques dans les deux conditions. De plus, les résultats de l'étude du Chapitre IX font état d'une augmentation du couplage entre les aires centrales et les aires occipitales de l'acteur et de l'observateur au cours de l'action conjointe. Ces résultats suggèrent que la boucle d'action-perception interindividuelle, formée par le système moteur et les aires visuelles lors de l'interaction des deux individus, est modifiée selon le contexte et permet de représenter l'action conjointe et non l'action individuelle. En effet, l'activité du système moteur, en plus de représenter l'action exécutée ou observée, pourrait représenter le résultat de l'action commune (Kirschner and Tomasello, 2009; Pacherie,

2012). Cette hypothèse est en accord avec Tsai et al. (2011) qui ont fait l'hypothèse que si des individus forment une représentation conjointe de l'action, ils devraient être plus influencés par l'observation d'actions conjointes que l'observation d'actions individuelles. Leurs résultats confirment cette hypothèse et suggèrent que lors d'une action conjointe, les individus ne forment pas (seulement) une représentation individuelle de leur action, mais une représentation globale de l'action commune ; cette représentation pouvant modifier le couplage entre action-perception et faciliter l'imitation (Tsai et al., 2011).

Il est toutefois possible que les aires impliquées dans cette représentation globale soient différentes de celles impliquées dans l'encodage individuel des actions. En effet, dans une étude en IRMf, Kokal et al. (2009) ont comparé l'activité cérébrale de deux participants lorsqu'ils effectuaient des actions conjointes et lorsqu'ils agissaient seuls. Ils ont montré que l'activité du système moteur était augmentée lors de l'action conjointe, mais cette augmentation représentait la somme de l'activité mesurée lors de l'observation et lors de l'exécution seule. Ainsi, au niveau des aires du SNM, il n'y avait pas d'activité spécifique de l'action conjointe. Par contre, les auteurs ont mis en évidence que des aires visuelles « haut-niveau », des aires pariétales postérieures et motrices extérieures au SNM présentaient une activité réellement plus forte lors de l'action conjointe. Ainsi, les modulations, mesurées dans notre étude ou celles de Kilner et al. (2006) ou Oberman (2007) par exemple, pourraient être liées à des activités motrices différentes de celles impliquées dans l'exécution ou l'observation d'actions individuelles. On peut cependant se demander si lors de l'exécution et l'observation d'actions individuelles (non conjointe), l'activation du système moteur (exécution+observation) est effectivement égale à la somme des activations liées à l'exécution et l'observation individuellement. En effet, Kokal et al. (2009) n'ont pas testé si l'observation et l'exécution simultanée d'actions individuelles entraine la même activité que les actions conjointes.

La modulation de l'activité cérébrale mesurée lors de l'interaction semble ainsi traduire la mise en place d'une représentation commune de l'action, au travers de boucles d'action-perception. Cette représentation pourrait permettre le partage de buts communs entre les individus afin de faciliter les interactions, mais pourrait également entrainer une coordination temporelle entre les individus.

2.3. Couplage interpersonnel et coordination temporelle

La littérature fait largement état de phénomènes de facilitation ou d'interférence lors de l'observation et l'exécution d'actions simultanées (Brass et al., 2000; Christensen et al., 2011; Kilner et al., 2003; Schütz-Bosbach and Prinz, 2007). Dans nos études présentées dans les chapitres VI et VII, nous n'avons pas identifié d'interférence lors de l'observation de mouvements non-congruents. L'absence de cet effet n'est bien évidemment pas signe que cette interférence n'existe pas mais est plutôt en accord avec notre hypothèse qui postule que la composante temporelle (c'est-à-dire les délais entre l'observation et l'exécution) peut moduler cet effet. En effet, dans la première étude, nous avons montré que l'observation d'une action avait un effet facilitateur sur l'exécution seulement si les événements étaient rapprochés dans le temps (Ménoret et al., 2013a). Par ailleurs, l'étude présentée dans le Chapitre VII a permis d'identifier une courte fenêtre temporelle dans laquelle cette facilitation pourrait s'opérer (Ménoret et al., 2013b). Ces résultats, en accord avec Christensen et collègues (2011), laissent supposer que cet effet est fortement dépendant du couplage temporel entre l'exécution et l'observation d'actions.

Ce couplage temporel entre l'observation et l'exécution est également crucial lors des actions conjointes. La recherche sur les actions conjointes fait largement état de l'importance d'un

couplage temporel pour la coordination interpersonnelle, par exemple pour porter un objet encombrant ou jouer à un jeu. Afin d'étudier les phénomènes de coordination interpersonnelle, l'équipe de Kelso s'est tout d'abord intéressée aux mécanismes qui permettent de se coordonner avec des stimuli extérieurs (métronome, musique…). Leurs résultats montrent que l'aire motrice supplémentaire, les aires sensorimotrices et le cervelet sont impliqués dans la synchronisation (Mayville et al., 2002; Oullier et al., 2005). Ce couplage des aires motrices et perceptives, qui se met également en place lors des interactions sociales, jouerait donc un rôle dans la coordination interpersonnelle. Par exemple, si effectuer un mouvement effectué en même temps que son partenaire est facilité grâce à l'activation transitoire des neurones miroirs, on peut imaginer que cette synchronie sera privilégiée de façon automatique lors des interactions et pourra entrainer la coordination des actions (Ménoret et al., 2013b).

Cette coordination automatique a été observée dans un grand nombre d'expériences (Chartrand and Bargh, 1999; Oullier et al., 2008; Richardson et al., 2007; Schmidt and Richardson, 2008; Varlet et al., 2011) où les individus devaient, par exemple, faire osciller un pendule. De façon générale, une plus grande stabilité des oscillations étaient mesurées lorsque les individus étaient en phase et ces derniers avaient tendance à harmoniser leurs rythmes de façon inconsciente et irrésistible (Schmidt and Richardson, 2008). Il semblerait que cette coordination émergente puisse se mettre en place au travers d'une coordination action-perception, mais également par entrainement, affordance, prédiction (Knoblich et al., 2011) ou synergie interpersonnelle (Riley et al., 2011) (voir Chapitre I). De façon plus écologique, il a été montré que les individus avaient tendance à se synchroniser entre eux dans des situations de communication. Ces synchronies pouvaient se développer à la fois au niveau des mouvements du corps (Chartrand and Bargh, 1999), des mouvements des yeux (Richardson and Dale, 2005) mais également au niveau des rythmes cardiaques et respiratoires (Konvalinka et al., 2011; Müller and Lindenberger, 2011) et des oscillations cérébrales (Dumas et al., 2010).

On voit donc que des synchronies au niveau comportemental, mais également au niveau cérébral, se mettent en place au cours de diverses interactions sociales. Le rôle joué par ces couplages semble évident lors de situations où une précise coordination motrice est nécessaire (*e.g.* porter un objet, jouer de la musique en synchronie), cependant, on peut se demander si cette coordination ne joue pas également un rôle plus complexe. Schmidt et Richardson (2008, pp. 302–303) ont rapporté une étude qui mesurait la synchronisation de deux individus qui se balançaient sur une chaise à bascule, pendant une tâche de coopération ou de compétition. Les chercheurs ont mis en évidence que les individus étaient plus synchrones (oscillations de la chaise) s'ils coopéraient que s'ils étaient rivaux. De la même façon, la synchronisation de deux individus entrainait une plus forte affinité entre les participants que si les individus n'étaient pas synchrones (Marsh et al., 2009). Pour comprendre ce phénomène, Kokal et collaborateurs (2011) ont étudié comment la synchronisation influençait l'activité du noyau caudé, connu pour intervenir à la fois dans la synchronisation et dans le système de récompense. Les auteurs ont montré que l'activité du noyau caudé était corrélée avec les actions pro-sociales des individus lorsqu'ils avaient joué en synchronie avec un expérimentateur. Ces observations suggèrent donc que la synchronie interpersonnelle est liée au système neuronal de la récompense (Kokal et al., 2011). Etant donné qu'au niveau cérébral, la coopération semble également entrainer un plus fort couplage entre les individus (Cui et al., 2012; De Vico Fallani et al., 2010), on peut s'interroger sur l'impact de l'augmentation de la synchronisation oscillatoire interindividuelle sur nos relations avec autrui.

Nous avons vu que la coordination entre les individus est importante lors des interactions et que cette coordination pourrait émerger, au moins en partie, grâce au couplage des aires motrices et perceptives. En plus de permettre une régulation temporelle des actions, il semblerait que la synchronie ait un rôle plus important dans l'émergence des phénomènes sociaux.

2.4. Sens d'agentivité

Le couplage sensorimoteur pourrait également participer au sens d'agentivité (*i.e.* la conscience directe de son activité) au sein des interactions. Au niveau individuel, il a été montré que l'agentivité est maximale lorsqu'il y a un couplage direct entre l'action exécutée et les conséquences qui en résultent, c'est-à-dire lorsqu'il y a une congruence entre les prédictions motrices et les retours sensoriels de l'action (Blakemore and Frith, 2003; Fourneret and Jeannerod, 1998). Ces résultats suggèrent que l'agentivité ferait appel à des paramètres sensorimoteurs pour évaluer l'impact que l'on a sur l'environnement. Cependant, au cours d'actions conjointes, l'influence sur l'environnement est partagée et il peut être difficile de distinguer quelle action individuelle a abouti au résultat observé (*e.g.* porter un objet à deux). Cette question n'a été que récemment abordée et peu de données expérimentales sont disponibles à ce jour (Pacherie, 2012; van der Wel et al., 2012). Pacherie a proposé qu'une agentivité commune puisse se former lors d'actions conjointes, mais qu'elle pourrait dépendre du degré de partage de la représentation de l'action (Pacherie, 2013). Ainsi, il est possible que le partage de la représentation de l'action conjointe puisse *in fine* conduire à ce partage du sens d'agentivité. Van der Wel et al. (2012) ont effectué une étude pour observer le développement du sens d'agentivité lors de l'apprentissage d'une tâche de coordination effectuée de façon individuelle ou de façon conjointe. L'agentivité a été mesurée de façon subjective en demandant aux participants d'évaluer leur degré de contrôle sur la tâche. Leurs résultats montrent qu'au cours de l'apprentissage, le sens d'agentivité ne différait pas entre les individus seuls et les paires de participants. Par contre, lorsque la tâche était apprise, on observait un plus faible sens d'agentivité chez les paires de participants que chez les individus seuls. Ce dernier résultat pourrait être l'indice d'un partage de l'agentivité qui se met en place uniquement lorsque les individus ont acquis une représentation commune de l'action. Cette hypothèse est en accord avec plusieurs chercheurs qui proposent que le sens d'agentivité fait appel à une représentation de haut-niveau du corps et des actions (Farrer et al., 2003; Gallese, 2000; Jeannerod, 1999). Cependant, si une représentation motrice commune est formée au cours d'actions conjointes comme observé dans nos études, comment les individus distinguent qui est l'auteur de quelle action? Cette distinction pourrait se faire grâce à des activités différentes entre un acteur et un observateur. Il a par exemple été montré que l'attribution d'une action à soi entraine une plus forte activité dans l'insula antérieure alors que l'attribution à autrui entraine une plus forte activité pariétale (Farrer and Frith, 2002; Ruby and Decety, 2001). En conséquence, les représentations motrices partagées dans notre étude seraient toutefois différentes d'une représentation haut-niveau du corps dans son ensemble, telle que proposée par Jeannerod (1999). Cette distinction permettrait de partager un sens d'agentivité lors d'actions conjointes, tout en maintenant une conscience propre d'exécution de nos mouvements.

2.5. Asymétrie des interactions sociales et régulation

On a vu dans les parties précédentes que le couplage action-perception semblait remplir plusieurs rôles, à la fois pour former une représentation partagée de l'action conjointe et pour permettre une coordination au cours des interactions. De façon plus spéculative, il est possible qu'un tel couplage ait également des conséquences sur nos relations avec autrui (*e.g.* affiliation, agentivité…). Cependant, jusqu'à maintenant nous avons seulement évoqué l'influence

commune des interactions sociales sur les individus. Pourtant, lors d'interactions, il est rare que les rôles des individus soient identiques et on distingue souvent un acteur/locuteur/émetteur d'un observateur/auditeur/récepteur. Dans ces configurations, une différence existe entre celui qui « oriente » l'interaction et celui qui « suit ». Ces rôles ne sont pas fixes mais s'inversent au cours des interactions (*e.g.* lors d'un dialogue). On peut donc se demander si le fait d'être acteur ou observateur au cours de l'interaction entraine des modulations différentes des activités cérébrales.

Dans nos études, les rôles étaient clairement définis au préalable, et ne changeaient pas au cours des échanges. Un individu exécutait et l'autre observait. Ainsi, bien qu'il y ait des activations communes lors de l'observation et l'exécution d'actions, l'activation du système moteur présentait également des différences entre l'observateur et l'acteur. Par exemple, lors de l'exécution d'une action, on peut mesurer des afférences proprioceptives alors que lors de l'observation, des mécanismes inhibiteurs existent pour empêcher la réalisation des mouvements observés. Par ailleurs, nous avons également mis en évidence des différences qui semblaient liées spécifiquement au rôle joué dans l'interaction : en effet, pour l'observateur nous avons enregistré une modification spécifique de l'activité frontale lors de l'interaction, qui était absente chez l'acteur. Cette différence a été interprétée comme un effet motivationnel, l'action observée étant plus pertinente dans la condition « Interaction » que dans la condition « Observation ». Cette activité a également été retrouvée avec l'analyse interindividuelle qui a mis en évidence des couplages asymétriques entre les aires frontales de l'observateur et les aires motrices de l'acteur.

Ces asymétries entre un acteur et un observateur semblent donc liées aux différences d'activité cérébrale liées aux différents rôles (*e.g.* un participant agit alors que l'autre observe). Comme mentionné dans la partie précédente, il est possible que ces asymétries participent au sens d'agentivité. Dumas et al. (2012) proposent que l'asymétrie interindividuelle observée lorsqu'un individu imite l'autre permette de discriminer qui est l'initiateur d'une action lors de l'imitation. Alternativement, l'étude de Stephens et collaborateur (2010) suggère que les asymétries pourraient être le reflet d'activités anticipatoires au cours de la conversation. Dans leur expérience, ils ont mis en évidence que certaines aires cérébrales de l'auditeur (*i.e.* le striatum et les régions préfrontales dorsolatérales et médiales) s'activaient avant celles de l'émetteur, suggérant une anticipation des messages de l'émetteur. Cette anticipation pourrait s'effectuer lors d'actions conjointes grâce au SNM qui permettrait indirectement de prédire les futures conséquences somatosensorielles et visuelles des actions conjointes (Kokal and Keysers, 2010).

3. Perspectives

Le présent travail de thèse nous a donc permis de mieux comprendre comment le comportement, l'activité cérébrale ou le couplage interpersonnel sont modifiés lors d'une action conjointe. On a vu qu'interagir avec autrui, lors de la simple observation ou lors de la réalisation d'actions conjointe, peut modifier l'activité motrice en facilitant l'action ou en modifiant notre activité cérébrale. Ces observations nous conduisent à conclure qu'une représentation motrice de l'action conjointe est partagée entre les participants et semble inclure la totalité de l'action conjointe. Dans notre étude, cette représentation serait recrutée dès le début de l'exécution de l'action et pourrait faciliter la réponse de l'observateur. De façon générale, cette représentation pourrait jouer un rôle dans le couplage interpersonnel et faciliter la coordination voire permettre le développement d'un sens d'agentivité commun. Cependant de nombreuses questions restent en suspens sur les corrélats neuronaux précis qui forment cette représentation commune et sur les fonctions du couplage interpersonnel et inter-cérébral.

3.1. Mise en place d'une représentation motrice commune

L'étude présentée dans le Chapitre VIII a permis de mettre en évidence une modification de la représentation motrice liée à une action, discernable au niveau des oscillations beta. Cependant cette analyse n'a pas identifié les aires cérébrales précises impliquées dans cette représentation. L'étude de Kokal et collègues (2009) laisse penser que des aires distinctes pourraient être impliquées dans l'encodage des mouvements exécutés et observés et dans une représentation commune de l'action. Par ailleurs, nos résultats ne nous permettent pas de mesurer précisément l'impact de la connaissance d'une interaction sur cette représentation. En effet, dans l'étude présentée dans le Chapitre VIII, l'activité cérébrale semblait être modulée durablement par l'action conjointe même en absence de réponse de l'observateur, mais le couplage interindividuel disparaissait entre les individus, comme mis en évidence dans l'étude du Chapitre IX.

Il serait donc intéressant de voir comment la représentation commune de l'action se met en place et est modifiée en fonction des interactions. Plus particulièrement, il semble important d'identifier précisément quelles aires cérébrales participent à la mise en place de cette représentation, et si ce sont les mêmes aires qui sont impliquées dans la représentation d'actions individuelles et conjointes. Ces questions seront abordées au cours de ma recherche de post-doctorat effectuée au laboratoire de Riitta Hari à Helsinki, au travers d'une étude en double-MEG. Je chercherai à étudier comment, lors de l'apprentissage d'action conjointe, les activités cérébrales se modifient intra- et inter-individuellement. De cette façon, il sera possible de moduler les conditions d'interaction, ce qui permettra de voir comment les représentations évoluent pendant mais également après l'apprentissage.

3.2. Impact des relations sociales sur les représentations et les couplages interpersonnels : du fonctionnement cognitif normal au pathologique

Au cours de cette thèse, nous avons étudié l'impact des interactions sociales sur l'activité cérébrale sans faire varier les relations sociales ou prendre en compte les variabilités interindividuelles (*e.g.* timidité, extraversion…). Les participants qui interagissaient avaient le même statut et ne se connaissaient pas au préalable. Or, on sait que le statut, les situations ou les traits de caractères des participants influencent les interactions avec autrui. Par exemple, le statut modifie les attitudes et le discours des individus (Mazur and Cataldo, 1989) et module également l'activité cérébrale (Zink et al., 2008), notamment lors du traitement des visages (Breton et al., 2013). On peut donc se demander si faire varier les relations sociales lors d'une interaction (*e.g.* connu *vs* inconnu, timidité *vs* extroversion, supérieur *vs* inférieur) modifie l'activité cérébrale, et plus particulièrement le couplage interindividuel et la représentation des actions. En effet, on a vu qu'il existe une relation entre une synchronie comportementale et les relations sociales (Knoblich et al., 2011; Marsh et al., 2009). Par exemple, l'étude de Marsh et collègues (2009) a montré que des personnes qui agissaient en synchronie développaient une plus forte affinité que des personnes non synchronisées. On pourrait donc imaginer qu'un couplage interpersonnel pourrait être plus fort entre des individus extravertis ou des amis qui se connaissent, qu'entre des individus timides ou inconnus.

Cette question est également importante pour les troubles du spectre autistique (TSA). L'étude très récente de Marsh et collaborateurs (2013) a en effet montré que le couplage interpersonnel automatique observé chez des enfants à développement typique était perturbé chez des enfants autistes. Cependant, Gowen et al. (2008) ont montré que, comme des sujets sains, des patients TSA sont influencés par l'observation et l'exécution d'actions simultanées. Il semble donc que le

déficit de couplage chez des patients TSA ne soit pas dû à un trouble du traitement automatique des actions d'autrui, mais à un processus plus complexe. On peut donc se demander si la modulation de l'activité motrice lors d'actions conjointes chez des sujets sains est également présente chez des patients TSA. La réplication de notre étude (Chapitre VIII et IX) permettrait de voir si on observe des différences entre des participants sains et des patients TSA à la fois au niveau de la représentation commune de l'action et au niveau du couplage interindividuel. Cette étude a l'avantage de faire appel à des interactions sociales qui ne nécessitent pas un contact réel, ni d'échanges oculaires, entre les individus et qui peuvent être réalisées avec des patients qui ont de légers troubles moteurs.

Il pourrait donc être intéressant de comparer les couplages interpersonnels entre différents individus en contrôlant, par exemple, leur statut hiérarchique ou leur degré de connaissance et de sociabilité. Cette approche permettrait de mieux comprendre l'importance des représentations et du couplage oscillatoire pour les interactions sociales et de savoir si leur mise en place est liée à des mécanismes purement fonctionnels (*e.g.* couplage perception-action, entrainement) ou fait intervenir des variables relationnelles et psychologiques.

3.3. Perspectives pour l'hyperscanning

Les propositions évoquées ci-dessus montrent que des questions subsistent pour comprendre comment les interactions influencent l'activité cérébrale. La technique d'hyperscanning s'avère un bon outil pour étudier les liens qui se développent entre les individus et observer l'effet réciproque des individus sur leurs actions et leur activité cérébrale. Afin d'aller plus loin, il pourrait être également intéressant d'étudier le couplage de différents paramètres physiologiques pour déterminer leur influence réciproque. Par le passé, le couplage interpersonnel a été étudié au niveau comportemental (Chartrand and Bargh, 1999; Oullier et al., 2005; Schmidt and Richardson, 2008; Varlet et al., 2011), physiologique (Helm et al., 2012; Müller and Lindenberger, 2011) ou cérébral (Dumas et al., 2010; Lindenberger et al., 2009; Tognoli et al., 2007) mais peu d'études ont cherché à comprendre comment ces paramètres étaient couplés. Cette approche permettrait d'avoir un aperçu global de l'effet de l'interaction avec autrui. Le projet LaboDanse (http://labodanse.org/) à Paris, par exemple, a pour but d'étudier ces couplages dans le contexte de la danse et comprendre comment les couplages entre danseurs, mais également entre danseurs et spectateurs pourraient influencer la création et la perception artistique.

Par ailleurs, l'utilisation de la MEG en hyperscanning, qui possède à la fois une bonne résolution temporelle et spatiale, est prometteuse pour identifier précisément quelles sont les aires cérébrales impliquées lors des interactions ainsi que le décours temporel de leur activation, ce que ne permettent pas l'EEG ou l'IRMf.

3.4. Interactions et cognition sociale

Pour finir, bien que l'effet de l'interaction sociale sur l'activité cérébrale motrice et perceptive soit désormais mieux compris, il faut également s'interroger sur l'effet de l'interaction sur la cognition sociale. Dans le chapitre III, on a vu qu'interagir avec quelqu'un pouvait influencer la perception ou l'exécution d'actions (pour des revues voir Blakemore and Frith, 2005; Schütz-Bosbach and Prinz, 2007). Schilbach et al. (2011) ont également montré que le fait d'être observé pouvait modifier le contrôle moteur en réorientant l'attention portée à des stimuli. Pour mieux comprendre le rôle des interactions sociales sur la cognition sociale, il serait donc nécessaire de voir si les interactions avec autrui modifient, non seulement notre activité cérébrale directement

liée à l'interaction (perception, action), mais également nos compétences cognitives (*e.g.* raisonnement, théorie de l'esprit) comme proposé par De Jaegher et al. (2010).

4. Conclusion Générale

Les interactions sociales sont à l'origine d'un grand nombre d'aptitudes humaines et façonnent nos compétences sociales. Il a récemment été mis en évidence qu'elles modulent également notre activité cérébrale. En accord avec la littérature, le travail effectué au cours de cette thèse a montré la participation du système moteur lors des interactions au travers d'une boucle action-perception interpersonnelle. Cette boucle permettrait un couplage interpersonnel au niveau comportemental et cérébral et entrainerait la mise en place de représentations motrices communes chez les participants d'une interaction. Ces représentations incluent l'action conjointe dans son ensemble (*i.e.* toutes les actions qui composent l'action conjointe) et prennent en compte la finalité de l'action. Il semble donc que ces représentations puissent participer aux actions conjointes en entrainant un partage des buts de l'action entre les individus. Ces résultats soulèvent également un certain nombre de questions pour de futures recherches sur les interactions sociales, comme par exemple, comprendre quelle est l'importance de ces couplages dans nos relations interindividuelles ou sur nos capacités cognitives. Ces questionnements pourraient déboucher sur une meilleure compréhension des pathologies des interactions sociales telle que l'autisme. Enfin, l'apport du double-EEG couplé à l'enregistrement cinématique permet l'interaction face-à-face de deux individus afin d'observer comment les interactions modifient l'activité cérébrale. Ce travail participe de fait à une nouvelle approche des neurosciences sociales qui cherche à étudier les interactions en suivant une approche plus complète, plus écologique et incarnée dans nos expériences.

Bibliographie

Adolphs, R., 2009. The social brain: neural basis of social knowledge. Annu. Rev. Psychol. 60, 693–716.

Adolphs, R., 2010. Conceptual challenges and directions for social neuroscience. Neuron 65, 752–767.

Adolphs, R., Tranel, D., Damasio, H., Damasio, A., 1994. Impaired recognition of emotion in facial expressions following bilateral damage to the human amygdala. Nature 372, 669–672.

Allison, Puce, McCarthy, 2000. Social perception from visual cues: role of the STS region. Trends Cogn. Sci. 4, 267–278.

Anders, S., Heinzle, J., Weiskopf, N., Ethofer, T., Haynes, J.-D., 2011. Flow of affective information between communicating brains. Neuroimage 54, 439–446.

Aravena, P., Delevoye-Turrell, Y., Deprez, V., Cheylus, A., Paulignan, Y., Frak, V., Nazir, T., 2012. Grip force reveals the context sensitivity of language-induced motor activity during "action words" processing: evidence from sentential negation. PloS One 7, e50287.

Argyle, M., 1969. Social interaction. Transaction Books.

Astolfi, L., Toppi, J., De Vico Fallani, F., Vecchiato, G., Salinari, S., Mattia, D., Cincotti, F., Babiloni, F., 2010. Neuroelectrical hyperscanning measures simultaneous brain activity in humans. Brain Topogr. 23, 243–256.

Babiloni, C., Buffo, P., Vecchio, F., Marzano, N., Del Percio, C., Spada, D., Rossi, S., Bruni, I., Rossini, P.M., Perani, D., 2012. Brains "in concert": Frontal oscillatory alpha rhythms and empathy in professional musicians. Neuroimage 60, 105–116.

Babiloni, F., Astolfi, L., 2012. Social neuroscience and hyperscanning techniques: Past, present and future. Neurosci. Biobehav. Rev.

Babiloni, F., Cincotti, F., Mattia, D., De Vico Fallani, F., Tocci, A., Bianchi, L., Salinari, S., Marciani, M., Colosimo, A., Astolfi, L., 2007. High resolution EEG hyperscanning during a card game. Conf. Proc. Annu. Int. Conf. IEEE Eng. Med. Biol. Soc. IEEE Eng. Med. Biol. Soc. Conf. 2007, 4957–4960.

Babiloni, F., Cincotti, F., Mattia, D., Mattiocco, M., De Vico Fallani, F., Tocci, A., Bianchi, L., Marciani, M.G., Astolfi, L., 2006. Hypermethods for EEG hyperscanning. Conf. Proc. Annu. Int. Conf. IEEE Eng. Med. Biol. Soc. IEEE Eng. Med. Biol. Soc. Conf. 1, 3666–3669.

Bacharach, M., 2006. Beyond Individual Choice: Teams and Frames in Game Theory. Princeton University Press.

Baess, P., Zhdanov, A., Mandel, A., Parkkonen, L., Hirvenkari, L., Mäkelä, J.P., Jousmäki, V., Hari, R., 2012. MEG dual scanning: a procedure to study real-time auditory interaction between two persons. Front. Hum. Neurosci. 6, 83.

Barchiesi, G., Wache, S., Cattaneo, L., 2012. The frames of reference of the motor-visual aftereffect. PloS One 7, e40892.

Barnlund, D.C., 1962. Toward a Meaning-Centered Philosophy of Communication1. J. Commun. 12, 197–211.

Bateson, G., 1955. A theory of play and fantasy. Psychiatr. Res. Rep. Am. Psychiatr. Assoc. 2, 39–51.

Bioulac, B., 1997. Le mouvement, avec ou sans afférences. Activité neuronale des cortex moteur, somesthésique et pariétal. Neurosci. Philos. Action 127.

Birdwhistell, R.L., 1970. Kinesics and context: Essays on body motion communication., University of Pennsylvania Press. ed.

Blakemore, S.-J., Frith, C., 2003. Self-awareness and action. Curr. Opin. Neurobiol. 13, 219–224.

Blakemore, S.-J., Frith, C., 2005. The role of motor contagion in the prediction of action. Neuropsychologia 43, 260–267.

Blomberg, O., 2011. Socially Extended Intentions-in-Action. Rev. Philos. Psychol. 2, 335–353.

Boulenger, V., Silber, B.Y., Roy, A.C., Paulignan, Y., Jeannerod, M., Nazir, T.A., 2008. Subliminal display of action words interferes with motor planning: a combined EEG and kinematic study. J. Physiol. Paris 102, 130–136.

Bouquet, C.A., Shipley, T.F., Capa, R.L., Marshall, P.J., 2011. Motor contagion: goal-directed actions are more contagious than non-goal-directed actions. Exp. Psychol. 58, 71–78.

Brass, M., Bekkering, H., Prinz, W., 2001a. Movement observation affects movement execution in a simple response task. Acta Psychol. (Amst.) 106, 3–22.

Brass, M., Bekkering, H., Wohlschläger, A., Prinz, W., 2000. Compatibility between observed and executed finger movements: comparing symbolic, spatial, and imitative cues. Brain Cogn. 44, 124–143.

Brass, M., Zysset, S., von Cramon, D.Y., 2001b. The inhibition of imitative response tendencies. Neuroimage 14, 1416–1423.

Bråten, S., 2003. Participant perception of others' acts: Virtual otherness in infants and adults. Cult. Psychol. 9, 261–276.

Bratman, M.E., 1992. Shared cooperative activity. Philos. Rev. 101, 327–341.

Breton, A., Jerbi, K., Henaff, M., Cheylus, A., Baudouin, J.-Y., Schmitz, C., Krolak-Salmon, P., Van der Henst, J., 2013. Face the hierarchy: event-related potentials and alpha suppression elicited by faces embedded in a hierarchical context. Presented at the Social & Affective Neuroscience Society (Poster), San Francisco, CA, US.

Brownell, C.A., 2011. Early Developments in Joint Action. Rev. Philos. Psychol. 2, 193–211.

Buccino, G., Binkofski, F., Fink, G.R., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Seitz, R.J., Zilles, K., Rizzolatti, G., Freund, H.J., 2001. Action observation activates premotor and parietal areas

in a somatotopic manner: an fMRI study. Eur. J. Neurosci. 13, 400–404.

Buccino, G., Lui, F., Canessa, N., Patteri, I., Lagravinese, G., Benuzzi, F., Porro, C.A., Rizzolatti, G., 2004a. Neural circuits involved in the recognition of actions performed by nonconspecifics: an FMRI study. J. Cogn. Neurosci. 16, 114–126.

Buccino, G., Vogt, S., Ritzl, A., Fink, G.R., Zilles, K., Freund, H.-J., Rizzolatti, G., 2004b. Neural circuits underlying imitation learning of hand actions: an event-related fMRI study. Neuron 42, 323–334.

Butterfill, S.A., Sebanz, N., 2011. Editorial: joint action: what is shared? Rev. Philos. Psychol. 2, 137–146.

Butterfill, S.A., Sinigaglia, C., 2012. Intention and motor representation in purposive action. Philos. Phenomenol. Res.

Calvo-Merino, B., Glaser, D.E., Grèzes, J., Passingham, R.E., Haggard, P., 2005. Action Observation and Acquired Motor Skills: An fMRI Study with Expert Dancers. Cereb. Cortex 15, 1243–1249.

Calvo-Merino, B., Grèzes, J., Glaser, D.E., Passingham, R.E., Haggard, P., 2006. Seeing or Doing? Influence of Visual and Motor Familiarity in Action Observation. Curr. Biol. 16, 1905–1910.

Casile, A., Caggiano, V., Ferrari, P.F., 2011. The mirror neuron system: a fresh view. Neurosci. Rev. J. Bringing Neurobiol. Neurol. Psychiatry 17, 524–538.

Casile, A., Giese, M.A., 2006. Nonvisual motor training influences biological motion perception. Curr. Biol. CB 16, 69–74.

Catmur, C., Walsh, V., Heyes, C., 2007. Sensorimotor learning configures the human mirror system. Curr. Biol. CB 17, 1527–1531.

Cattaneo, L., Barchiesi, G., Tabarelli, D., Arfeller, C., Sato, M., Glenberg, A.M., 2011. One's motor performance predictably modulates the understanding of others' actions through adaptation of premotor visuo-motor neurons. Soc. Cogn. Affect. Neurosci. 6, 301–310.

Cattaneo, L., Fabbri-Destro, M., Boria, S., Pieraccini, C., Monti, A., Cossu, G., Rizzolatti, G., 2007. Impairment of actions chains in autism and its possible role in intention understanding. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 104, 17825–17830.

Cattaneo, L., Sandrini, M., Schwarzbach, J., 2010. State-dependent TMS reveals a hierarchical representation of observed acts in the temporal, parietal, and premotor cortices. Cereb. Cortex New York N 1991 20, 2252–2258.

Chartrand, T.L., Bargh, J.A., 1999. The chameleon effect: the perception-behavior link and social interaction. J. Pers. Soc. Psychol. 76, 893–910.

Chatel-Goldman, J., Schwartz, J.-L., Jutten, C., Congedo, M., 2013. Non-local mind from the perspective of social cognition. Front. Hum. Neurosci. 7, 107.

Christensen, A., Ilg, W., Giese, M.A., 2011. Spatiotemporal tuning of the facilitation of biological motion perception by concurrent motor execution. J. Neurosci. Off. J. Soc. Neurosci. 31, 3493–3499.

Churchland, M.M., Santhanam, G., Shenoy, K.V., 2006. Preparatory activity in premotor and motor cortex reflects the speed of the upcoming reach. J. Neurophysiol. 96, 3130–3146.

Cochin, S., Barthelemy, C., Roux, S., Martineau, J., 1999. Observation and execution of movement: similarities demonstrated by quantified electroencephalography. Eur. J. Neurosci. 11, 1839–1842.

Cohen-Seat, G., Gastaut, H., Faure, J., Heuyer, G., 1954. Etudes expérimentales de l'activité nerveuse pendant la projection cinématographique. Rev Int Filmologie 5, 7–64.

Conein, B., 1998. Les sens sociaux: coordination de l'attention et interaction sociale. Intellectica 1, 26–27.

Corballis, M.C., 2002. From hand to mouth: The origins of language. Princeton University Press.

Csibra, G., 2008. Action mirroring and action understanding: An alternative account. Sensorymotor Found. High. Cogn. Atten. Perform. XXII 435–459.

Cui, X., Bryant, D.M., Reiss, A.L., 2012. NIRS-based hyperscanning reveals increased interpersonal coherence in superior frontal cortex during cooperation. NeuroImage 59, 2430–2437.

Darwin, C., 1965. The expression of the emotions in man and animals. University of Chicago Press.

De Bruijn, E.R.A., de Lange, F.P., von Cramon, D.Y., Ullsperger, M., 2009. When errors are rewarding. J. Neurosci. Off. J. Soc. Neurosci. 29, 12183–12186.

De Jaegher, H., Di Paolo, E., Gallagher, S., 2010. Can social interaction constitute social cognition? Trends Cogn. Sci. 14, 441–447.

De Vico Fallani, F., Nicosia, V., Sinatra, R., Astolfi, L., Cincotti, F., Mattia, D., Wilke, C., Doud, A., Latora, V., He, B., Babiloni, F., 2010. Defecting or Not Defecting: How to "Read" Human Behavior during Cooperative Games by EEG Measurements. PLoS ONE 5, e14187.

Decety, J., Grèzes, J., Costes, N., Perani, D., Jeannerod, M., Procyk, E., Grassi, F., Fazio, F., 1997. Brain activity during observation of actions. Influence of action content and subject's strategy. Brain J. Neurol. 120 (Pt 10), 1763–1777.

Di Paolo, E., De Jaegher, H., 2012. The interactive brain hypothesis. Front. Hum. Neurosci. 6, 163.

Di Pellegrino, G., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Rizzolatti, G., 1992. Understanding motor events: a neurophysiological study. Exp. Brain Res. 91, 176–180.

Dijkerman, H.C., Smit, M.C., 2007. Interference of grasping observation during prehension, a behavioural study. Exp. Brain Res. 176, 387–396.

Downing, P.E., Jiang, Y., Shuman, M., Kanwisher, N., 2001. A cortical area selective for visual processing of the human body. Science 293, 2470–2473.

Duane, T.D., Behrendt, T., 1965. Extrasensory electroencephalographic induction between identical twins. Science 150, 367.

Dum, R.P., Strick, P.L., 2005. Motor areas in the frontal lobe: the anatomical substrate for the

central control of movement. Mot. Cortex Volunt. Movements 3–47.

Dumas, G., 2011. Towards a two-body neuroscience. Commun. Integr. Biol. 4, 349–352.

Dumas, G., Martinerie, J., Soussignan, R., Nadel, J., 2012. Does the brain know who is at the origin of what in an imitative interaction? Front. Hum. Neurosci. 6, 128.

Dumas, G., Nadel, J., Soussignan, R., Martinerie, J., Garnero, L., 2010. Inter-brain synchronization during social interaction. PLoS ONE 5, e12166.

Ekman, P., 1992. An argument for basic emotions. Cogn. Emot. 6, 169–200.

Ekman, P., Friesen, W.V., 1971. Constants across cultures in the face and emotion. J. Pers. Soc. Psychol. 17, 124.

Fadiga, L., Fogassi, L., Pavesi, G., Rizzolatti, G., 1995. Motor facilitation during action observation: a magnetic stimulation study. J. Neurophysiol. 73, 2608–2611.

Fargier, R., Ménoret, M., Boulenger, V., Nazir, T.A., Paulignan, Y., 2012a. Grasp it loudly! Supporting actions with semantically congruent spoken action words. PLoS ONE 7, e30663.

Fargier, R., Paulignan, Y., Boulenger, V., Monaghan, P., Reboul, A., Nazir, T.A., 2012b. Learning to associate novel words with motor actions: Language-induced motor activity following short training. Cortex J. Devoted Study Nerv. Syst. Behav. 48, 888–99.

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, 324–333.

Farrer, C., Frith, C.D., 2002. Experiencing Oneself vs Another Person as Being the Cause of an Action: The Neural Correlates of the Experience of Agency. NeuroImage 15, 596–603.

Ferrari, P.F., Gallese, V., Rizzolatti, G., Fogassi, L., 2003. Mirror neurons responding to the observation of ingestive and communicative mouth actions in the monkey ventral premotor cortex. Eur. J. Neurosci. 17, 1703–1714.

Ferrari, P.F., Rozzi, S., Fogassi, L., 2005. Mirror neurons responding to observation of actions made with tools in monkey ventral premotor cortex. J. Cogn. Neurosci. 17, 212–226.

Ferri, F., Campione, G.C., Dalla Volta, R., Gianelli, C., Gentilucci, M., 2011. Social requests and social affordances: how they affect the kinematics of motor sequences during interactions between conspecifics. PloS One 6, e15855.

Fogassi, L., Ferrari, P.F., Gesierich, B., Rozzi, S., Chersi, F., Rizzolatti, G., 2005. Parietal lobe: from action organization to intention understanding. Science 308, 662–667.

Fogassi, L., Gallese, V., Fadiga, L., Rizzolatti, G., 1998. Neurons responding to the sight of goal-directed hand/arm actions in the parietal area PF (7b) of the macaque monkey, in: Society of Neuroscience Abstracts.

Fogel, A., 1992. Co-regulation, perception and action: Reply to reaction. Hum. Mov. Sci. 11, 505–523.

Fourneret, P., Jeannerod, M., 1998. Limited conscious monitoring of motor performance in normal subjects. Neuropsychologia 36, 1133–1140.

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. J. Neurosci. Off. J. Soc. Neurosci. 11, 3656–3666.

Frith, C.D., 2007. The social brain? Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 362, 671–678.

Frith, C.D., Wolpert, D.M., 2004. The neuroscience of social interaction: Decoding, imitating, and influencing the actions of others. Oxford University Press New York.

Frith, U., Frith, C., 2010. The social brain: allowing humans to boldly go where no other species has been. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 365, 165–176.

Gallagher, H.L., Frith, C.D., 2003. Functional imaging of "theory of mind". Trends Cogn. Sci. 7, 77–83.

Gallese, V., 2000. The inner sense of action. Agency and motor representations. J. Conscious. Stud. 7, 23–40.

Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L., Rizzolatti, G., 1996. Action recognition in the premotor cortex. Brain J. Neurol. 119 (Pt 2), 593–609.

Gallese, V., Fogassi, L., Fadiga, L., Rizzolatti, G., 2002. Action representation and the inferior parietal lobule, in: Common Mechanism in Perception and Action: Attention and Performance. Oxford University Press, pp. 247–266.

Gallese, V., Goldman, A., 1998. Mirror neurons and the simulation theory of mind-reading. Trends Cogn. Sci. 2, 493–501.

Gallese, V., Keysers, C., Rizzolatti, G., 2004. A unifying view of the basis of social cognition. Trends Cogn. Sci. 8, 396–403.

Gastaut, H.J., Bert, J., 1954. EEG changes during cinematographic presentation; moving picture activation of the EEG. Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 6, 433–444.

Gazzola, V., Rizzolatti, G., Wicker, B., Keysers, C., 2007. The anthropomorphic brain: the mirror neuron system responds to human and robotic actions. Neuroimage 35, 1674–1684.

Gentilucci, M., Benuzzi, F., Bertolani, L., Daprati, E., Gangitano, M., 2000. Language and motor control. Exp. Brain Res. 133, 468–490.

Gentilucci, M., Fogassi, L., Luppino, G., Matelli, M., Camarda, R., Rizzolatti, G., 1988. Functional organization of inferior area 6 in the macaque monkey. I. Somatotopy and the control of proximal movements. Exp. Brain Res. 71, 475–490.

Gibbs, R.W., 2006. Embodiment and cognitive science. Cambridge University Press.

Gilbert, M., 2006. Rationality in collective action. Philos. Soc. Sci. 36, 3–17.

Gilbert, M., 2009. Shared intention and personal intentions. Philos. Stud. 144, 167–187.

Goffman, E., 1961. Encounters: Two studies in the sociology of interaction. Bobbs-Merrill, Oxford, England.

Goffman, E., 1981. Forms of talk. Univ of Pennsylvania Press.

Gowen, E., Stanley, J., Miall, R.C., 2008. Movement interference in autism-spectrum disorder. Neuropsychologia 46, 1060–1068.

Graziano, M.S.A., Taylor, C.S.R., Moore, T., Cooke, D.F., 2002. The cortical control of movement revisited. Neuron 36, 349–362.

Greenwald, A.G., 1970. Sensory feedback mechanisms in performance control: with special reference to the ideo-motor mechanism. Psychol. Rev. 77, 73.

Grèzes, J., Armony, J.L., Rowe, J., Passingham, R.E., 2003. Activations related to "mirror" and "canonical" neurones in the human brain: an fMRI study. Neuroimage 18, 928–937.

Grèzes, J., Fonlupt, P., Bertenthal, B., Delon-Martin, C., Segebarth, C., Decety, J., 2001. Does perception of biological motion rely on specific brain regions? Neuroimage 13, 775–785.

Hamilton, A., Wolpert, D., Frith, U., 2004. Your own action influences how you perceive another person's action. Curr. Biol. CB 14, 493–498.

Hardwick, R.M., Edwards, M.G., 2012. Motor interference and facilitation arising from observed movement kinematics. Q. J. Exp. Psychol. 2006 65, 840–847.

Hari, R., 2006. Action-perception connection and the cortical mu rhythm. Prog. Brain Res. 159, 253–260.

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. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 95, 15061–15065.

Hari, R., Kujala, M.V., 2009. Brain basis of human social interaction: from concepts to brain imaging. Physiol. Rev. 89, 453–479.

Hasson, U., Nir, Y., Levy, I., Fuhrmann, G., Malach, R., 2004. Intersubject synchronization of cortical activity during natural vision. Science 303, 1634–1640.

Heiser, M., Iacoboni, M., Maeda, F., Marcus, J., Mazziotta, J.C., 2003. The essential role of Broca's area in imitation. Eur. J. Neurosci. 17, 1123–1128.

Helm, J.L., Sbarra, D., Ferrer, E., 2012. Assessing cross-partner associations in physiological responses via coupled oscillator models. Emot. Wash. DC 12, 748–762.

Hoshi, E., Tanji, J., 2004. Functional specialization in dorsal and ventral premotor areas. Prog. Brain Res. 143, 507–511.

Hymes, D., 1962. The ethnography of speaking. Anthr. Hum. Behav. 13, 11–74.

Iacoboni, M., Molnar-Szakacs, I., Gallese, V., Buccino, G., Mazziotta, J.C., Rizzolatti, G., 2005. Grasping the intentions of others with one's own mirror neuron system. PLoS Biol. 3, e79.

Iacoboni, M., Woods, R.P., Brass, M., Bekkering, H., Mazziotta, J.C., Rizzolatti, G., 1999. Cortical mechanisms of human imitation. Science 286, 2526–2528.

Jacob, P., 2013. How from action-mirroring to intention-ascription? Conscious. Cogn. 22, 1132–1141.

Jakobson, R., 1963. Essais de linguistique générale, Editions de Minuit, Paris. ed.

James, W., 1890. The principles of psychology. 2. MacMillan.

Järveläinen, J., Schürmann, M., Avikainen, S., Hari, R., 2001. Stronger reactivity of the human primary motor cortex during observation of live rather than video motor acts. Neuroreport 12, 3493–3495.

Jeannerod, M., 1981. Intersegmental coordination during reaching at natural visual objects. Atten. Perform. IX 9, 153–168.

Jeannerod, M., 1984. The timing of natural prehension movements. J. Mot. Behav. 16, 235–254.

Jeannerod, M., 1997. The cognitive neuroscience of action. Blackwell Publishing.

Jeannerod, M., 1999. To act or not to act: perspectives on the representation of actions. Q. J. Exp. Psychol. A 52, 1–29.

Jeannerod, M., 2001. Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. Neuroimage 14, S103–109.

Jeannerod, M., 2006. Motor Cognition: What Actions Tell the Self. Oxford University Press.

Jeannerod, M., Arbib, M.A., Rizzolatti, G., Sakata, H., 1995. Grasping objects: the cortical mechanisms of visuomotor transformation. Trends Neurosci. 18, 314–320.

Jeannerod, M., Biguer, B., 1982. Visuomotor mechanisms in reaching within extrapersonal space. Anal. Vis. Behav. 387–409.

Jiang, J., Dai, B., Peng, D., Zhu, C., Liu, L., Lu, C., 2012. Neural Synchronization during Face-to-Face Communication. J. Neurosci. 32, 16064–16069.

Kawato, M., Wolpert, D., 1998. Internal models for motor control. Novartis Found. Symp. 218, 291–304; discussion 304–307.

Keller, G.B., Hahnloser, R.H.R., 2009. Neural processing of auditory feedback during vocal practice in a songbird. Nature 457, 187–190.

Kelso, J.A.S., Dumas, G., Tognoli, E., 2013. Outline of a general theory of behavior and brain coordination. Neural Networks Off. J. Int. Neural Netw. Soc. 37, 120–131.

Keysers, C., Gazzola, V., 2006. Towards a unifying neural theory of social cognition. Prog. Brain Res. 156, 379–401.

Kilner, J.M., Marchant, J.L., Frith, C.D., 2006. Modulation of the mirror system by social relevance. Soc. Cogn. Affect. Neurosci. 1, 143–148.

Kilner, J.M., Paulignan, Y., Blakemore, S.J., 2003. An interference effect of observed biological movement on action. Curr. Biol. CB 13, 522–525.

Kirschner, S., Tomasello, M., 2009. Joint drumming: social context facilitates synchronization in preschool children. J. Exp. Child Psychol. 102, 299–314.

Knoblich, G., Butterfill, S., Sebanz, N., 2011. Psychological Research on Joint Action: Theory and Data. Psychol. Learn. Motiv.-Adv. Res. Theory 54, 59.

Knudsen, B., Liszkowski, U., 2012. Eighteen- and 24-month-old infants correct others in anticipation of action mistakes. Dev. Sci. 15, 113–122.

Kohler, E., Keysers, C., Umiltà, M.A., Fogassi, L., Gallese, V., Rizzolatti, G., 2002. Hearing sounds, understanding actions: action representation in mirror neurons. Science 297, 846–848.

Kokal, I., Engel, A., Kirschner, S., Keysers, C., 2011. Synchronized drumming enhances activity

in the caudate and facilitates prosocial commitment--if the rhythm comes easily. PloS One 6, e27272.

Kokal, I., Gazzola, V., Keysers, C., 2009. Acting together in and beyond the mirror neuron system. NeuroImage 47, 2046–2056.

Kokal, I., Keysers, C., 2010. Granger causality mapping during joint actions reveals evidence for forward models that could overcome sensory-motor delays. PLoS ONE 5, e13507.

Konvalinka, I., Roepstorff, A., 2012. The two-brain approach: how can mutually interacting brains teach us something about social interaction? Front. Hum. Neurosci. 6, 215.

Konvalinka, I., Xygalatas, D., Bulbulia, J., Schjødt, U., Jegindø, E.-M., Wallot, S., Van Orden, G., Roepstorff, A., 2011. Synchronized arousal between performers and related spectators in a fire-walking ritual. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 108, 8514–8519.

Kourtis, D., Knoblich, G., Sebanz, N., 2013. History of interaction and task distribution modulate action simulation. Neuropsychologia 51, 1240–1247.

Kourtis, D., Sebanz, N., Knoblich, G., 2010. Favouritism in the motor system: social interaction modulates action simulation. Biol. Lett. 6, 758–61.

Kupferberg, A., Huber, M., Helfer, B., Lenz, C., Knoll, A., Glasauer, S., 2012. Moving just like you: motor interference depends on similar motility of agent and observer. PloS One 7, e39637.

LaBar, K.S., Crupain, M.J., Voyvodic, J.T., McCarthy, G., 2003. Dynamic perception of facial affect and identity in the human brain. Cereb. Cortex New York N 1991 13, 1023–1033.

Lachat, F., Hugueville, L., Lemaréchal, J.-D., Conty, L., George, N., 2012. Oscillatory Brain Correlates of Live Joint Attention: A Dual-EEG Study. Front. Hum. Neurosci. 6, 156.

Lahnakoski, J.M., Glerean, E., Salmi, J., Jääskeläinen, I.P., Sams, M., Hari, R., Nummenmaa, L., 2012. Naturalistic FMRI mapping reveals superior temporal sulcus as the hub for the distributed brain network for social perception. Front. Hum. Neurosci. 6, 233.

Lasswell, H.D., 1948. The structure and function of communication in society. Commun. Ideas 37.

Lee, R.F., Dai, W., Jones, J., 2012. Decoupled circular-polarized dual-head volume coil pair for studying two interacting human brains with dyadic fMRI. Magn. Reson. Med. 68, 1087–1096.

Leuthold, H., Sommer, W., Ulrich, R., 2004. Preparing for Action: Inferences from CNV and LRP. J. Psychophysiol. 18, 77–88.

Lewkowicz, D., Delevoye-Turrell, Y., Bailly, D., Andry, P., Gaussier, P., 2013. Reading motor intention through mental imagery. Adapt. Behav.

Lindenberger, U., Li, S.-C., Gruber, W., Müller, V., 2009. Brains swinging in concert: cortical phase synchronization while playing guitar. BMC Neurosci. 10, 22.

Maeda, F., Kleiner-Fisman, G., Pascual-Leone, A., 2002. Motor facilitation while observing hand actions: specificity of the effect and role of observer's orientation. J. Neurophysiol. 87,

1329–1335.

Marc, E., Picard, D., 2006. L'école de Palo Alto - Un nouveau regard sur les relations humaines. Retz.

Marsh, K.L., Isenhower, R.W., Richardson, M.J., Helt, M., Verbalis, A.D., Schmidt, R.C., Fein, D., 2013. Autism and social disconnection in interpersonal rocking. Front. Integr. Neurosci. 7, 4.

Marsh, K.L., Richardson, M.J., Schmidt, R.C., 2009. Social Connection Through Joint Action and Interpersonal Coordination. Top. Cogn. Sci. 1, 320–339.

Matelli, M., Luppino, G., Rizzolatti, G., 1985. Patterns of cytochrome oxidase activity in the frontal agranular cortex of the macaque monkey. Behav. Brain Res. 18, 125–136.

Matelli, M., Luppino, G., Rizzolatti, G., 1991. Architecture of superior and mesial area 6 and the adjacent cingulate cortex in the macaque monkey. J. Comp. Neurol. 311, 445–462.

Mayville, J.M., Jantzen, K.J., Fuchs, A., Steinberg, F.L., Kelso, J.A.S., 2002. Cortical and subcortical networks underlying syncopated and synchronized coordination revealed using fMRI. Functional magnetic resonance imaging. Hum. Brain Mapp. 17, 214–229.

Mazur, A., Cataldo, M., 1989. Dominance and deference in conversation. J. Soc. Biol. Struct. 12, 87–99.

McCabe, K., Houser, D., Ryan, L., Smith, V., Trouard, T., 2001. A functional imaging study of cooperation in two-person reciprocal exchange. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 98, 11832–11835.

Mead, G.H., 1934. Mind, Self, and Society from the Standpoint of a Social Behaviorist., The University of Chicago Press, Ltd., London. ed.

Meltzoff, A.N., Moore, M.K., 1977. Imitation of facial and manual gestures by human neonates. Science 198, 74–78.

Meltzoff, A.N., Moore, M.K., 1983. Newborn infants imitate adult facial gestures. Child Dev. 54, 702–709.

Ménoret, M., Curie, A., Portes, V. des, Nazir, T.A., Paulignan, Y., 2013a. Simultaneous action execution and observation optimise grasping actions. Exp. Brain Res. 227, 407–419.

Ménoret, M., Curie, A., Portes, V. des, Nazir, T.A., Paulignan, Y., 2013b. Motor resonance facilitates movement execution: an ERP and kinematic study. Front. Hum. Neurosci. 7:, 646.

Meyer, M., Hunnius, S., van Elk, M., van Ede, F., Bekkering, H., 2011. Joint action modulates motor system involvement during action observation in 3-year-olds. Exp. Brain Res. 211, 581–592.

Mishkin, M., Ungerleider, L.G., 1982. Contribution of striate inputs to the visuospatial functions of parieto-preoccipital cortex in monkeys. Behav. Brain Res. 6, 57–77.

Montague, P.R., Berns, G.S., Cohen, J.D., McClure, S.M., Pagnoni, G., Dhamala, M., Wiest, M.C., Karpov, I., King, R.D., Apple, N., Fisher, R.E., 2002. Hyperscanning: simultaneous fMRI during linked social interactions. Neuroimage 16, 1159–1164.

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. J. Neurophysiol. 38, 871–908.

Mukamel, R., Ekstrom, A.D., Kaplan, J., Iacoboni, M., Fried, I., 2010. Single-neuron responses in humans during execution and observation of actions. Curr. Biol. CB 20, 750–756.

Müller, V., Lindenberger, U., 2011. Cardiac and respiratory patterns synchronize between persons during choir singing. PloS One 6, e24893.

Murata, A., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Raos, V., Rizzolatti, G., 1997. Object representation in the ventral premotor cortex (area F5) of the monkey. J. Neurophysiol. 78, 2226–2230.

Murray, L., Trevarthen, C., 1985. Emotional regulation of interactions between two-month-olds and their mothers. Soc. Percept. Infants 177–197.

Nachev, P., Wydell, H., O'Neill, K., Husain, M., Kennard, C., 2007. The role of the pre-supplementary motor area in the control of action. Neuroimage 36, T155–T163.

Nadel, J., Carchon, I., Kervella, C., Marcelli, D., Réserbat-Plantey, D., 1999. Expectancies for social contingency in 2-month-olds. Dev. Sci. 2, 164–173.

Naeem, M., Prasad, G., Watson, D.R., Kelso, J.A.S., 2012. Electrophysiological signatures of intentional social coordination in the 10-12 Hz range. Neuroimage 59, 1795–1803.

Nakamura, A., Maess, B., Knösche, T.R., Gunter, T.C., Bach, P., Friederici, A.D., 2004. Cooperation of different neuronal systems during hand sign recognition. NeuroImage 23, 25–34.

Néda, Z., Ravasz, E., Brechet, Y., Vicsek, T., Barabási, A.L., 2000. The sound of many hands clapping. Nature 403, 849–850.

Newcomb, T.M., 1953. An approach to the study of communicative acts. Psychol. Rev. 60, 393–404.

Newman-Norlund, R.D., van Schie, H.T., van Zuijlen, A.M.J., Bekkering, H., 2007. The mirror neuron system is more active during complementary compared with imitative action. Nat. Neurosci. 10, 817–818.

Noordzij, M.L., Newman-Norlund, S.E., de Ruiter, J.P., Hagoort, P., Levinson, S.C., Toni, I., 2009. Brain mechanisms underlying human communication. Front. Hum. Neurosci. 3, 14.

Novembre, G., Ticini, L.F., Schütz-Bosbach, S., Keller, P.E., 2013. Motor simulation and the coordination of self and other in real-time joint action. Soc. Cogn. Affect. Neurosci.

Noy, L., Dekel, E., Alon, U., 2011. The mirror game as a paradigm for studying the dynamics of two people improvising motion together. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 108, 20947–20952.

Nummenmaa, L., Glerean, E., Viinikainen, M., Jääskeläinen, I.P., Hari, R., Sams, M., 2012. Emotions promote social interaction by synchronizing brain activity across individuals. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 109, 9599–9604.

Oberman, L.M., Pineda, J.A., Ramachandran, V.S., 2007. The human mirror neuron system: a link between action observation and social skills. Soc. Cogn. Affect. Neurosci. 2, 62–66.

Obeso, I., Cho, S.S., Antonelli, F., Houle, S., Jahanshahi, M., Ko, J.H., Strafella, A.P., 2013. Stimulation of the Pre-SMA Influences Cerebral Blood Flow in Frontal Areas Involved with Inhibitory Control of Action. Brain Stimulat.

Onishi, K.H., Baillargeon, R., 2005. Do 15-month-old infants understand false beliefs? Science 308, 255–258.

Oullier, O., de Guzman, G.C., Jantzen, K.J., Lagarde, J., Kelso, J.A.S., 2008. Social coordination dynamics: measuring human bonding. Soc. Neurosci. 3, 178–192.

Oullier, O., Jantzen, K.J., Steinberg, F.L., Kelso, J.A.S., 2005. Neural substrates of real and imagined sensorimotor coordination. Cereb. Cortex New York N 1991 15, 975–985.

Pacherie, E., 2011. Framing Joint Action. Rev. Philos. Psychol. 2, 173–192.

Pacherie, E., 2012. The phenomenology of joint action: self-agency vs. joint-agency. Jt. Atten. New Dev. 343–389.

Pacherie, E., 2013. How does it feel to act together? Phenomenol. Cogn. Sci. 1–22.

Paulignan, Y., Jeannerod, M., MacKenzie, C., Marteniuk, R., 1991a. Selective perturbation of visual input during prehension movements. 2. The effects of changing object size. Exp. Brain Res. 87, 407–420.

Paulignan, Y., MacKenzie, C., Marteniuk, R., Jeannerod, M., 1990. The coupling of arm and finger movements during prehension. Exp. Brain Res. 79, 431–435.

Paulignan, Y., MacKenzie, C., Marteniuk, R., Jeannerod, M., 1991b. Selective perturbation of visual input during prehension movements. 1. The effects of changing object position. Exp. Brain Res. 83, 502–512.

Penfield, W., Boldrey, E., 1937. Somatic motor and sensory representation in the cerebral cortex of man as studied by electrical stimulation. Brain J. Neurol. 60, 389–443.

Perry, A., Stein, L., Bentin, S., 2011. Motor and attentional mechanisms involved in social interaction--evidence from mu and alpha EEG suppression. Neuroimage 58, 895–904.

Pezzulo, G., 2011. Shared Representations as Coordination Tools for Interaction. Rev. Philos. Psychol. 2, 303–333.

Picard, D., 1992. De la communication à l'interaction : l'évolution des modèles. Commun. Langages 93, 69–83.

Press, C., Gillmeister, H., Heyes, C., 2006. Bottom-up, not top-down, modulation of imitation by human and robotic models. Eur. J. Neurosci. 24, 2415–2419.

Rakoczy, H., 2012. Do infants have a theory of mind? Br. J. Dev. Psychol. 30, 59–74.

Ramnani, N., Miall, R.C., 2003. A system in the human brain for predicting the actions of others. Nat. Neurosci. 7, 85–90.

Ramsey, R., Cumming, J., Eastough, D., Edwards, M.G., 2010. Incongruent imagery interferes with action initiation. Brain Cogn. 74, 249–254.

Redcay, E., Dodell-Feder, D., Pearrow, M.J., Mavros, P.L., Kleiner, M., Gabrieli, J.D.E., Saxe, R., 2010. Live face-to-face interaction during fMRI: A new tool for social cognitive neuroscience. NeuroImage 50, 1639–1647.

Richardson, D.C., Dale, R., 2005. Looking to understand: the coupling between speakers' and listeners' eye movements and its relationship to discourse comprehension. Cogn. Sci. 29, 1045–1060.

Richardson, M.J., Campbell, W.L., Schmidt, R.C., 2009. Movement interference during action observation as emergent coordination. Neurosci. Lett. 449, 117–122.

Richardson, M.J., Marsh, K.L., Isenhower, R.W., Goodman, J.R.L., Schmidt, R.C., 2007. Rocking together: dynamics of intentional and unintentional interpersonal coordination. Hum. Mov. Sci. 26, 867–891.

Riley, J.W., Riley, M.W., 1959. Mass Communication and the Social System. Basic Books New York 537–578.

Riley, M.A., Richardson, M.J., Shockley, K., Ramenzoni, V.C., 2011. Interpersonal synergies. Front. Psychol. 2, 38.

Rizzolatti, G., Arbib, M.A., 1998. Language within our grasp. Trends Neurosci. 21, 188–194.

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. Exp. Brain Res. 71, 491–507.

Rizzolatti, G., Craighero, L., 2004. The mirror-neuron system. Annu. Rev. Neurosci. 27, 169–192.

Rizzolatti, G., Fogassi, L., Gallese, V., 2001. Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action. Nat. Rev. Neurosci. 2, 661–670.

Rizzolatti, G., Luppino, G., Matelli, M., 1998. The organization of the cortical motor system: new concepts. Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 106, 283–296.

Rizzolatti, G., Sinigaglia, C., 2010. The functional role of the parieto-frontal mirror circuit: interpretations and misinterpretations. Nat. Rev. Neurosci. 11, 264–274.

Rochat, M.J., Caruana, F., Jezzini, A., Escola, L., Intskirveli, I., Grammont, F., Gallese, V., Rizzolatti, G., Umiltà, M.A., 2010. Responses of mirror neurons in area F5 to hand and tool grasping observation. Exp. Brain Res. 204, 605–616.

Ruby, P., Decety, J., 2001. Effect of subjective perspective taking during simulation of action: a PET investigation of agency. Nat. Neurosci. 4, 546–550.

Sacheli, L.M., Tidoni, E., Pavone, E.F., Aglioti, S.M., Candidi, M., 2013. Kinematics fingerprints of leader and follower role-taking during cooperative joint actions. Exp. Brain Res. 226, 473–486.

Sänger, J., Müller, V., Lindenberger, U., 2013. Directionality in hyperbrain networks discriminates between leaders and followers in guitar duets. Front. Hum. Neurosci. 7, 234.

Sartori, L., Becchio, C., Bara, B.G., Castiello, U., 2009a. Does the intention to communicate affect action kinematics? Conscious. Cogn. 18, 766–772.

Sartori, L., Becchio, C., Bulgheroni, M., Castiello, U., 2009b. Modulation of the action control system by social intention: unexpected social requests override preplanned action. J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform. 35, 1490–1500.

Sartori, L., Cavallo, A., Bucchioni, G., Castiello, U., 2011. Corticospinal excitability is specifically modulated by the social dimension of observed actions. Exp. Brain Res. 211, 557–568.

Saxe, R., 2006. Uniquely human social cognition. Curr. Opin. Neurobiol. 16, 235–239.

Schilbach, L., Eickhoff, S.B., Cieslik, E., Shah, N.J., Fink, G.R., Vogeley, K., 2011. Eyes on me: an fMRI study of the effects of social gaze on action control. Soc. Cogn. Affect. Neurosci. 6, 393–403.

Schilbach, L., Timmermans, B., Reddy, V., Costall, A., Bente, G., Schlicht, T., Vogeley, K., 2013. Toward a second-person neuroscience. Behav. Brain Sci. 36, 393–414.

Schilder, P., 1935. The image and appearance of the human body. Kegan Paul, Oxford, England.

Schippers, M.B., Gazzola, V., Goebel, R., Keysers, C., 2009. Playing Charades in the fMRI: Are Mirror and/or Mentalizing Areas Involved in Gestural Communication? PLoS One 4.

Schmidt, R.C., O'Brien, B., 1997. Evaluating the Dynamics of Unintended Interpersonal Coordination. Ecol. Psychol. 9, 189–206.

Schmidt, R.C., Richardson, M.J., 2008. Dynamics of Interpersonal Coordination, in: Fuchs, A., Jirsa, V.K. (Eds.), Coordination: Neural, Behavioral and Social Dynamics, Understanding Complex Systems. Springer Berlin Heidelberg, pp. 281–308.

Schütz-Bosbach, S., Prinz, W., 2007. Perceptual resonance: action-induced modulation of perception. Trends Cogn. Sci. 11, 349–355.

Searle, J., 1990. Collective intentions and actions john r. searle. Intentions Commun. 401.

Sebanz, N., Bekkering, H., Knoblich, G., 2006a. Joint action: bodies and minds moving together. Trends Cogn. Sci. 10, 70–76.

Sebanz, N., Knoblich, G., Prinz, W., Wascher, E., 2006b. Twin peaks: an ERP study of action planning and control in co-acting individuals. J. Cogn. Neurosci. 18, 859–870.

Shannon, C.E., Weaver, W., 1949. The mathematical Theory of communication. University of Illinois.

Shin, Y.K., Proctor, R.W., Capaldi, E.J., 2010. A review of contemporary ideomotor theory. Psychol. Bull. 136, 943–974.

Shmuelof, L., Zohary, E., 2007. Watching others' actions: mirror representations in the parietal cortex. Neurosci. Rev. J. Bringing Neurobiol. Neurol. Psychiatry 13, 667–672.

Shockley, K., Santana, M.-V., Fowler, C.A., 2003. Mutual interpersonal postural constraints are involved in cooperative conversation. J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform. 29, 326–332.

Simon, J.., 1969. Reactions toward the source of stimulation. J. Exp. Psychol. 81, 174–176.

Sinigaglia, C., Rizzolatti, G., 2011. Through the looking glass: Self and others. Conscious. Cogn. 20, 64–74.

Sirigu, A., Cohen, L., Duhamel, J.R., Pillon, B., Dubois, B., Agid, Y., 1995. A selective impairment of hand posture for object utilization in apraxia. Cortex J. Devoted Study Nerv.

Syst. Behav. 31, 41–55.

Sirigu, A., Duhamel, J.R., Poncet, M., 1991. The role of sensorimotor experience in object recognition. A case of multimodal agnosia. Brain J. Neurol. 114 (Pt 6), 2555–2573.

Stanley, J., Gowen, E., Miall, R.C., 2007. Effects of agency on movement interference during observation of a moving dot stimulus. J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform. 33, 915–926.

Stanley, J., Miall, R.C., 2007. Functional activation in parieto-premotor and visual areas dependent on congruency between hand movement and visual stimuli during motor-visual priming. Neuroimage 34, 290–299.

Stephens, G.J., Silbert, L.J., Hasson, U., 2010. Speaker-listener neural coupling underlies successful communication. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 107, 14425–14430.

Streltsova, A., Berchio, C., Gallese, V., Umilta', M.A., 2010. Time course and specificity of sensory-motor alpha modulation during the observation of hand motor acts and gestures: a high density EEG study. Exp. Brain Res. 205, 363–373.

Tognoli, E., Lagarde, J., DeGuzman, G.C., Kelso, J.A.S., 2007. The phi complex as a neuromarker of human social coordination. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 104, 8190–8195.

Tomasello, M., 1999. The cultural origins of human cognition., Cambridge, MA, US: Harvard University Press. ed.

Tomasello, M., Carpenter, M., Call, J., Behne, T., Moll, H., 2005. Understanding and sharing intentions: the origins of cultural cognition. Behav. Brain Sci. 28, 675–691; discussion 691–735.

Tootell, R.B., Reppas, J.B., Kwong, K.K., Malach, R., Born, R.T., Brady, T.J., Rosen, B.R., Belliveau, J.W., 1995. Functional analysis of human MT and related visual cortical areas using magnetic resonance imaging. J. Neurosci. 15, 3215–3230.

Trevarthen, C., Hubley, P., 1978. Secondary intersubjectivity: Confidence, confiding and acts of meaning in the first year, in: Action, Gesture and Symbol: The Emergence of Language. Lock A, pp. 183–229.

Tsai, J.C.-C., Sebanz, N., Knoblich, G., 2011. The GROOP effect: groups mimic group actions. Cognition 118, 135–140.

Umiltà, M.A., Escola, L., Intskirveli, I., Grammont, F., Rochat, M., Caruana, F., Jezzini, A., Gallese, V., Rizzolatti, G., 2008. When pliers become fingers in the monkey motor system. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 105, 2209–2213.

Umiltà, M.A., Kohler, E., Gallese, V., Fogassi, L., Fadiga, L., Keysers, C., Rizzolatti, G., 2001. I know what you are doing. a neurophysiological study. Neuron 31, 155–165.

Van der Wel, R.P.R.D., Sebanz, N., Knoblich, G., 2012. The sense of agency during skill learning in individuals and dyads. Conscious. Cogn. 21, 1267–1279.

Van Overwalle, F., 2009. Social cognition and the brain: a meta-analysis. Hum. Brain Mapp. 30, 829–858.

Varela, F.J., Thompson, E.T., Rosch, E., 1991. The embodied mind: Cognitive science and

human experience. The MIT Press.

Varlet, M., Marin, L., Lagarde, J., Bardy, B.G., 2011. Social postural coordination. J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform. 37, 473–483.

Vesper, C., van der Wel, R.P.R.D., Knoblich, G., Sebanz, N., 2011. Making oneself predictable: reduced temporal variability facilitates joint action coordination. Exp. Brain Res. 211, 517–530.

Vesper, C., van der Wel, R.P.R.D., Knoblich, G., Sebanz, N., 2013. Are you ready to jump? Predictive mechanisms in interpersonal coordination. J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform. 39, 48–61.

Wiener, N., 1948. Cybernetics; or control and communication in the animal and the machine., Oxford, England: John Wiley. ed. Oxford, England: John Wiley.

Wolpert, D.M., Ghahramani, Z., Jordan, M.I., 1995. An internal model for sensorimotor integration. Science 269, 1880–1882.

Zink, C.F., Tong, Y., Chen, Q., Bassett, D.S., Stein, J.L., Meyer-Lindenberg, A., 2008. Know your place: neural processing of social hierarchy in humans. Neuron 58, 273–283.

Annexe : Curriculum Vitae

Mathilde MÉNORET

L2C2, Institut des sciences cognitives
67, bd Pinel
69675 BRON

Née le 29 Janvier 1988
+33 (0)6 86 70 12 83
mathilde.menoret@isc.cnrs.fr

Education

2010-présent **Doctorat en Neurosciences** sous la direction de Yves Paulignan et Tatjana A. Nazir
Université Claude Bernard, Lyon, France
Laboratoire sur le Langage, le Cerveau et la Cognition, CNRS/UCBL, Lyon, France

2008-2010 **Master en Neurosciences,** mention Bien
1ere année: échange ERASMUS, *University of Manchester, UK*
2eme année: *Université Claude Bernard, Lyon, France*

2005-2009 **Licence en Sciences de la vie**, spécialité Biologie Cellulaire et Physiologie, mention Bien
Université Paul Sabatier, Toulouse, France

2005 **Baccalauréat Scientifique**, Anglais européenne, mention Bien
Lycée Bellevue, Albi, France

Recherche

Oct. 2010- présent **Projet de thèse:** Bases neuronales des interactions sociales non-verbales : implication du système moteur et hyperscanning
sous la direction de Yves Paulignan and Tatjana A. Nazir.
Laboratoire sur le Langage, le Cerveau et la Cognition, CNRS/UCBL, Lyon, France

Sept. 2009- Juin 2010 Etude des marqueurs électrophysiologiques de la communication entre cerveaux, une étude en double-EEG,
sous la direction de Yves Paulignan and Tatjana A. Nazir.
Laboratoire sur le Langage, le Cerveau et la Cognition, CNRS/UCBL, Lyon, France

Déc. 2008- Mai 2009 Rôle physiopathologique des astrocytes dans la maladie d'Alzheimer,
sous la direction de José J. Rodriguez Arellano.
Faculty of Life Sciences - University of Manchester, UK

Financements

Bourse de thèse de la Direction Générale de l'Armement (DGA) 2010-2013
Bourse de post-doctorat de la Direction Générale de l'Armement (DGA) - 12 mois 2014

Formation

Nov. 2009 Workshop BrainVision Analyzer 2 – Utilisateur Intermédiaire, *Lyon, France*
Sept. 2011 Zotero - citation management, *Université Claude Bernard, Lyon, France*
Mars 2011 Certificat de compétence de sécurité civile
Juillet 2011 Analyses statistiques avec R, *Ecole doctorale NsCo*

Jan. 2012 JIRFNI: Neuroanatomie, *INSERM & CNRS*
Nov. 2012 Modèles à effets mixtes avec R, *CNRS*

Compétences techniques

Enregistrements EEG (Acticap System, BrainProducts) and Analyses (BrainVision Analyser 2, FieldTrip)
Enregistrements et Analyses Cinématiques (Optotrak device, Optodisp software)
Analyse Statistique (R, Statistica)
Autre (Softwire, e-Prime, Matlab, Microsoft Office)

Compétences linguistiques

Français (langue maternelle), Anglais (courant), Italien and Espagnol (niveau scolaire)

Activités scientifiques annexes

2012- Coorganisatrice des séminaires du laboratoire, *L2C2, Lyon*

Supervision d'étudiants

2013 Maël Garnotel. Master Physiologie et Neurosciences, Université Claude Bernard, Lyon
(co-supervision Yves Paulignan)
2012 Nathaniel Zerbib. L3 Physiologie et Neurosciences, Université Claude Bernard, Lyon
(co-supervision Yves Paulignan)
2011-2012 Marjolaine Walle. Master Physiologie et Neurosciences, Université Claude Bernard, Lyon
(co-supervision Yves Paulignan)

Publications

• *Fargier R.*,* ***Ménoret M.*,*** *Boulenger V., Nazir T.A. and Paulignan Y. (2012)* Grasp it loudly! Supporting Actions with Semantically Congruent Spoken Action Words, *PLoS ONE* 7(1): e30663.

• ***Ménoret M.,*** *Curie A., des Portes V., Nazir T.A. and Paulignan Y. (2013)* Simultaneous action execution and observation optimise grasping actions. *Experimental Brain Research 227(3): 407-419*

• ***Ménoret M.,*** *Curie A., des Portes V., Nazir T.A. and Paulignan Y.(2013)* Motor resonance facilitates movement execution: An ERP and kinematic study. *Frontiers in Human Neuroscience.* doi: *10.3389/fnhum.2013.00646*

Manuscrit en révision:

• ***Ménoret M.,*** *Varnet L., Fargier R., Cheylus A., Curie A., des Portes V., Nazir T.A. and Paulignan Y.* Neural basis of non-verbal social interactions: a Dual-EEG study.

Manuscrit en préparation:

• ***Ménoret M.,*** *Cheylus A., Curie A., des Portes V., Nazir T.A. and Paulignan Y.* Increased inter-brain coherence during two participant's social interaction : a Dual-EEG study.

Communications orales

Juillet 2013: ***Ménoret M.,*** *Varnet L., Fargier R., Curie A., des Portes V., Nazir T.A. et Paulignan Y.* Neural correlates of non-verbal social interactions: Insights from Single & Dual-EEG analyses. 5th Joint Action Meeting, Berlin, Germany **(Présentation orale)**

Juin 2013 : ***Ménoret M.*** L'influence de l'observation d'un partenaire sur l'activité motrice: Etudes EEG & cinématique sur l'observation et l'exécution d'actions conjointes. Séminaire Danse et Science en mélange. Paris, France **(Conférence invitée)**

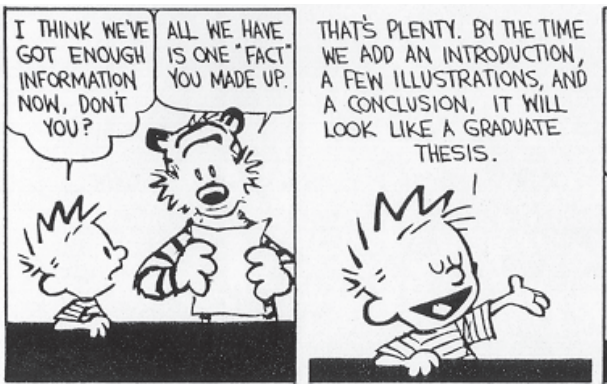
Mars 2013: ***Ménoret M****. et Paulignan Y.* Les bases neuronales de la communication non-verbale. Colloque Danse et Sciences entre forme et chaos, ENS Lyon, France **(Conférence invitée)**

Communications affichées

Mai 2013 : ***Ménoret M.,*** *Curie A., des Portes V., Nazir T.A. et Paulignan Y.* Motor resonance facilitates movement execution: An ERP and kinematic study.
Colloque de la société des Neurosciences, Lyon, France **(Poster)**

Avril 2013: ***Ménoret M.,*** *Varnet L., Fargier R., Curie A., des Portes V., Nazir T.A. et Paulignan Y.* Neural correlates of non-verbal social interactions: Insights from Single & Dual-EEG analyses. 6th Annual Meeting Social & Affective Neuroscience Society, San Francisco, USA **(Poster)**

Mars 2012: ***Ménoret M.,*** *Fargier R., Curie A., des Portes V., Nazir T.A. et Paulignan Y.* Neural basis of non-verbal social interactions: a Dual-EEG study.
19th Annual Cognitive Neuroscience Society meeting, Chicago, USA **(Poster)**



Tiré de Calvin and Hobbes, Bill Watterson