



HAL
open science

Interaction entre le schéma corporel et les comportements moteurs dans l'anorexie mentale et chez le sujet sain

Morgane Metral

► **To cite this version:**

Morgane Metral. Interaction entre le schéma corporel et les comportements moteurs dans l'anorexie mentale et chez le sujet sain. Psychologie. Université Grenoble Alpes, 2016. Français. NNT : 2016GREAS048 . tel-01692521

HAL Id: tel-01692521

<https://theses.hal.science/tel-01692521v1>

Submitted on 25 Jan 2018

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.

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE LA COMMUNAUTÉ UNIVERSITÉ GRENOBLE ALPES

Spécialité : **Sciences cognitives, psychologie cognitive & neurocognition**

Arrêté ministériel : 7 août 2006

Présentée par

Morgane METRAL

Thèse dirigée par **Michel GUERRAZ**

Codirigée par **Marion LUYAT**

Préparée au sein du **Laboratoire de Psychologie et NeuroCognition (LPNC, CNRS-UMR 5105, Chambéry)**

Dans l'**École Doctorale Ingénierie pour la Santé, la Cognition et l'Environnement (EDISCE, Grenoble)**

INTERACTION ENTRE LE SCHEMA CORPOREL ET LES COMPORTEMENTS MOTEURS DANS L'ANOREXIE MENTALE ET CHEZ LE SUJET SAIN

Thèse soutenue publiquement le **06 avril 2016**,
devant le jury composé de :

Madame Catherine MERCIER

Professeure à l'Université de Laval, Québec, Canada (Rapportrice)

Monsieur Joseph McINTYRE

Professeur à Ikerbasque Science Foundation, Bilbao, Espagne (Rapporteur)

Madame Martine BOUVARD

Professeure à l'Université Savoie Mont Blanc, France (Présidente du jury)

Madame Anne KAVOUNOUDIAS

Maître de conférences à l'Université d'Aix-Marseille, France (Examinatrice)

Madame Amélie ROUSSEAU

Professeure à l'Université Lille 3, France (Examinatrice)

Madame Marion, LUYAT

Maître de conférences à l'Université Lille 3, France (Directrice de thèse)

Monsieur Michel GUERRAZ

Professeur à l'Université Savoie Mont Blanc, France (Directeur de thèse)



Remerciements

Merci aux professeurs Martine BOUVARD, Anne KAVOUNOUDIAS, Joseph McINTYRE, Catherine MERCIER & Amélie ROUSSEAU d'avoir accepté de vous impliquer en tant que jury dans ce travail. Merci pour votre temps, vous me faites un grand honneur.

Merci à TOUS mes collègues et ami(e)s de l'Université Lille3, de l'Université Savoie Mont Blanc et de l'Université Grenoble Alpes pour votre accueil, votre gentillesse, votre aide, votre encadrement et vos conseils. Je marque une attention particulière à Jean-Luc ROULIN, Baptiste BLETTERY, Clémentine BRUN, Gary BODDAERT & Dewi GUARDIA pour leur aide précieuse tant lors la réalisation des études, que pour l'élaboration des articles. Je remercie également tout particulièrement et avec émotion quelques (ex)thésards qui ont partagé une grande partie de ces années de thèse. Merci à Rafika, Lucie, Véra, Mathieu, Isabella, Corentin, Noémylle, Marie, Clémentine, Mélody, Delphine et Gwladys. Merci à vous pour tout ce qui est indescriptible ici, mais tellement précieux en termes de moments quotidiens partagés.

Merci au Docteur FLISS, au Compagnon MONTEL et à Miss GRAFTIEAUX pour votre relecture.

Merci à mes amis et à ma famille d'avoir toujours été là avant, mais aussi et surtout pendant la thèse. Merci donc à mes chers parents, mais aussi à mon frère, à Christine, Mano, Lucie, Sandrine, Rémy, Estelle, Marine S, Ambre, Romain, Marine F, Johanne, Marie-Claire, Manon, Rachele, Fred, Hoarau, Julien, merci à vous tous.

Merci à Yannick, bien sûr, de m'avoir supportée. Il a été le soutien du « boulet » que j'ai pu être dans les moments de doutes ; et a su prendre soin de Gabriel, notre petit ange arrivé au milieu de tout cela ...

Enfin un énorme merci et une reconnaissance particulière à mes deux directeurs de thèse, Michel GUERRAZ et Marion LUYAT, pour le temps, l'énergie et la patience qu'ils ont consacrés à ce travail et à mon encadrement.

Résumé

Le schéma corporel est une représentation interne et dynamique du corps, de la morphologie, et des positions relatives des segments corporels. Celui-ci serait le support à partir duquel une motricité adaptée va pouvoir se mettre en place. L'objectif principal de ce travail doctoral était d'évaluer plus précisément cette intrication entre schéma corporel et comportements moteurs. Nous avons ainsi évalué à la fois l'effet de différentes distorsions du schéma corporel sur le comportement moteur, et inversement l'effet des comportements moteurs sur la modulation éventuelle du schéma corporel.

Tout d'abord, nous avons testé si la distorsion morphologique du schéma corporel rapportée récemment dans l'anorexie mentale avait un retentissement sur la locomotion des patientes, dans une tâche de passabilité d'ouvertures (Etude 1). Les patientes ont effectivement tourné leurs épaules pour des largeurs d'ouvertures qui, compte tenu de leur nouvelle morphologie, ne nécessitaient pas une telle contorsion. Des comportements moteurs identiques ont été observés chez une patiente ayant perdu massivement et rapidement du poids, mais sans souffrir d'anorexie mentale (Etude 2). Ces résultats dans leur ensemble soulignent la rigidité du schéma corporel face à des changements corporels majeurs, ainsi que son incidence forte sur le comportement moteur dans l'anorexie mentale.

Dans un deuxième temps, nous avons induit chez le sujet sain, grâce au paradigme miroir, souvent utilisé en réadaptation motrice, une distorsion entre schéma corporel et segments corporels, afin d'en évaluer les conséquences sur le comportement moteur volontaire (coordination bimanuelle, Etude 3) et involontaire (post-effet moteur, Etude 4). Les résultats de nos études font apparaître que la modulation des comportements moteurs dans le paradigme miroir serait plus liée aux afférences proprioceptives du bras face au miroir ou encore à une meilleure répartition des processus attentionnels, plutôt qu'à la distorsion du schéma corporel via le miroir.

Enfin, nous avons testé si les comportements moteurs, ou tout du moins l'intention motrice à l'origine, pouvaient en retour moduler le schéma corporel et le sens du mouvement (Etude 5). Les illusions de mouvement induites dans le paradigme miroir ont bien été modulées selon que l'intention motrice du bras soumis à l'illusion soit congruente ou non avec le sens du mouvement illusoire généré.

Compte tenu de l'implication de l'intention motrice dans la mise à jour du schéma corporel, nous suggérons que la prise en charge des troubles du schéma corporel (e.g. dans l'anorexie mentale), souvent basée sur une réadaptation visuelle de la représentation du corps, devrait être complétée par une remédiation sensori-motrice.

Mots clefs : schéma corporel, comportement moteur, anorexie mentale, paradigme miroir, kinesthésie

Abstract

The body schema is an internal and dynamic representation of the body, of the relative positions of body parts, but also of their metrics. It is supposed to be the support for motor behavior to develop appropriately. The main purpose of this doctoral work was to better assess this entanglement between body schema and motor behaviors. Specifically, we sought to evaluate how different motor behaviors are affected by distortions of the body schema, and conversely how the body schema could be modulated by motor behaviors.

First, we tested whether the distortion between body schema and body morphology, recently reported in the anorexia nervosa patients, had an impact on their motor behaviors during a locomotion task of door crossing (Study 1). Results show that these patients are actually turning their shoulders for door widths which, given their body morphology, do not require such a contortion. Similar motor behaviors were observed on a patient who lost weight massively and quickly, without suffering from anorexia nervosa (Study 2). Altogether these results confirm the rigidity of body schema towards major body changes, as well as its significant impact on motor behavior in anorexia nervosa.

In the second part of this work, we sought to experimentally induce a visual distortion between body schema and segmental positions in healthy subjects, with a mirror paradigm, usually used as therapeutic tool, and to assess the implications for a voluntary motor behavior (bimanual coordination task - Study 3) and an involuntary one (post-contraction response- Study 4). These results show that modulation on motor behaviors is more related to proprioceptive inputs from one arm facing the mirror or better allocation of attention, rather than distortions of the body schema and mirror itself.

Finally, our last aim was to test whether the motor behavior, or at least the original motor intention, could in turn modulate the body schema (Study 5). Our results revealed that illusions of movement induced in the mirror paradigm were regulated by whether the participant conducted a motor intention, with the arm subject to the illusion, that was congruent or not with the induced illusory motion.

Given the involvement of motor intention in updating the body schema, we suggest that the treatment of body schema disorders (e.g. anorexia nervosa), often based on a visual rehabilitation of the body representation, should be supplemented by a sensorimotor remediation.

Keywords: body schema, motor behavior, anorexia nervosa, mirror paradigm, kinesthesia

Publications relatives

Brun, C., **Metral**, M., Chancel, M., Kavounoudias, A., Luyat, M., & Guerraz, M. (2015). Passive or simulated displacement of one arm (but not its mirror reflection) modulates the involuntary motor behavior of the other arm. *Neuroscience*, 285, 343-355. doi:10.1016/j.neuroscience.2014.11.036

Metral, M., Guardia, D., Bauwens, I., Guerraz, M., Lafargue, G., Cottencin, O., & Luyat, M. (2014). Painfully thin but locked inside a fatter body : abnormalities in both anticipation and execution of action in anorexia nervosa. *BMC Research Notes*, 7(1), 707. doi:10.1186/1756-0500-7-707

Metral, M., Guinot, M., Bresciani, J.-P., Luyat, M., Roulin, J.-L., & Guerraz, M. (2014). Bimanual coordination with three hands : Is the mirror hand of any help ? *Neuropsychologia*, 52, 11–18. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2013.10.027

Metral, M., Blettery, B., Bresciani, J.-P., Luyat, M., & Guerraz, M. (2013). Trying to move your unseen static arm modulates visually-evoked kinesthetic illusion. *PLoS ONE*, 8(11), e80360. doi:10.1371/journal.pone.0080360

Guardia, D., **Metral**, M., Pigeyre, M., Cottencin, O. & Luyat, M. (2013). Body distortions after important weight loss, lack of updating of the body schema hypothesis. *Eating and Weight Disorders*, 18(3), 333-336. doi:10.1007/s40519-013-0032-0

Communications relatives

Brun, C., **Metral**, M. & Guerraz, M. (2015, mai) *Does bimanual coupling improve when a third hand comes into play ? Investigation of the mirror paradigm on voluntary and involuntary motor behavior on healthy participants*. Communication écrite présentée au Congrès Québécois de Recherche en Adaptation-Réadaptation (REPAR), Boucherville, Canada.

Metral, M. (2014, décembre). *Se sentir ronde et agir comme tel: l'importance de la distorsion du schéma corporel dans l'anorexie mentale*. Communication orale présentée au Congrès Annuel de l'Association Française de Thérapie Comportementale et Cognitive (AFTCC) : Lauréate du concours jeunes chercheurs, Paris, France.

Metral, M., Guardia, D., Cottencin, I., Bawens., O., Guerraz, M. & Luyat, M. (2013, juin) *Feeling fatter and acting accordingly : strong implication of body schema in anorexia nervosa*. Communication écrite présentée à la conférence internationale inaugurale EUROMOV, Montpellier, France.

Metral, M., Guardia, D., Cottencin, O. & Luyat, M. (2012, décembre) *Rôle du schéma corporel surestimé dans l'exécution d'une tâche posturale chez la personne souffrant d'anorexie mentale*. Communication écrite présentée au XIXème Congrès de l'Association Posture Equilibre (APE), Marseille, France.

Metral, M., Guardia, D., Cottencin, O. & Luyat, M. (2012, juin) *Neuropsychologie de l'Anorexie mentale*. Communication écrite présentée au Symposium International de Neuropsychologie, Lille, France.

Table des matières

| | |
|--|-----------|
| PREAMBULE | 11 |
| INTRODUCTION GENERALE..... | 13 |
| 1. <i>Le schéma corporel</i> | <i>13</i> |
| 1.1 Définition..... | 13 |
| 1.2 Le schéma corporel et les réseaux neuronaux associés | 15 |
| 1.3 Le schéma corporel et l'espace péri personnel | 15 |
| 1.4 Les composantes du schéma corporel..... | 17 |
| 2. <i>Les différentes sources de mise à jour du schéma corporel</i> | <i>19</i> |
| 2.1 Les afférences vestibulaires..... | 19 |
| 2.2 Les afférences proprioceptives..... | 22 |
| 2.3 Les afférences visuelles | 30 |
| 3. <i>L'intégration multisensorielle</i> | <i>35</i> |
| 3.1 Les différents couplages sensoriels | 35 |
| 3.2 La pondération des afférences selon leur fiabilité | 39 |
| 3.3 La cohérence spatiale et temporelle | 42 |
| 4. <i>Schéma corporel et comportement moteur.....</i> | <i>46</i> |
| 4.1 Changements morphologiques majeurs, distorsion du schéma corporel et comportement moteur | 46 |
| 4.2 Manipulation expérimentale, distorsion du schéma corporel et comportement moteur | 51 |
| 5. <i>Hypothèses et objectifs expérimentaux</i> | <i>54</i> |
| | |
| PARTIE I. DISTORSION ENTRE SCHEMA CORPOREL ET MORPHOLOGIE DANS L'ANOREXIE MENTALE : | |
| CONSEQUENCES SUR LES COMPORTEMENTS MOTEURS | 56 |
| 1. <i>L'anorexie mentale et les représentations corporelles</i> | <i>58</i> |
| 1.1 La gravité de la pathologie et l'importance du symptôme de surestimation corporelle..... | 58 |
| 1.2 Un symptôme de surestimation corporelle, mais plusieurs représentations impliquées | 59 |
| 2. <i>Le trouble du schéma corporel dans l'anorexie mentale</i> | <i>62</i> |
| 2.1 Anorexie mentale et rôle du cortex pariétal | 62 |
| 2.2 Anorexie mentale et imagerie motrice..... | 64 |
| 3. <i>Expérimentations : Anorexie mentale, distorsion du schéma corporel et comportement moteur</i> <i>(article 1, 2)</i> | <i>68</i> |
| 3.1 L'impact de la distorsion du schéma corporel dans l'anorexie mentale sur la motricité (article 1) | 69 |
| 3.2 Perte de poids massive et motricité (article 2)..... | 84 |
| 4. <i>Synthèse et perspectives de prise en charge de l'anorexie mentale</i> | <i>90</i> |
| 4.1 Anorexie mentale, perte de poids rapide et comportement moteur..... | 90 |
| 4.2 Anorexie mentale et difficultés de prise en charge | 92 |

| | | |
|--|---|------------|
| 4.3 | La réalité virtuelle immersive | 94 |
| 4.4 | Les thérapies motrices..... | 97 |
| PARTIE II. DISTORSION ENTRE SCHEMA CORPOREL ET POSITIONS SEGMENTAIRES DANS LE PARADIGME | | |
| MIROIR : CONSEQUENCES SUR LES COMPORTEMENTS MOTEURS | | 99 |
| 1. | <i>Paradigme miroir et conséquences perceptivo-motrices.....</i> | <i>99</i> |
| 1.1 | Paradigme miroir et perception du corps..... | 100 |
| 1.2 | Paradigme miroir et comportement moteur..... | 102 |
| 2. | <i>Expérimentations : paradigme miroir, distorsions du schéma corporel et comportement moteur</i> | |
| | <i>(article 3, 4)</i> | <i>105</i> |
| 2.1 | Paradigme miroir, schéma corporel et motricité volontaire (article 3)..... | 106 |
| 2.2 | Le paradigme miroir, schéma corporel et motricité involontaire (article 4) | 118 |
| 3. | <i>L'impact de la proprioception sur la motricité dans le paradigme miroir.....</i> | <i>128</i> |
| 3.1 | La coordination naturelle | 128 |
| 3.2 | Une régulation corticale descendante..... | 130 |
| 3.3 | Une régulation sous corticale ascendante..... | 131 |
| 3.4 | Questionnements sur les processus à l'œuvre dans le paradigme miroir..... | 132 |
| PARTIE III. L'INFLUENCE DES COMPORTEMENTS MOTEURS SUR LE SCHEMA CORPOREL..... | | 136 |
| 1. | <i>Les comportements moteurs et le schéma corporel</i> | <i>137</i> |
| 1.1 | Théorie et modèles de l'intention motrice..... | 137 |
| 1.2 | L'influence de l'intention motrice sur le schéma corporel | 140 |
| 2. | <i>Expérimentation : l'Impact de l'intention motrice sur le schéma corporel dans un contexte</i> | |
| | <i>sensoriel riche (article 5)</i> | <i>144</i> |
| SYNTHESE..... | | 153 |
| REFERENCES | | 156 |
| ANNEXE : ARTICLES PUBLIES..... | | 187 |
| ARTICLE 1 | | 188 |
| ARTICLE 2 | | 199 |
| ARTICLE 3 | | 203 |
| ARTICLE 4 | | 211 |
| ARTICLE 5 | | 224 |

Préambule

Cette thèse de doctorat s'appuie sur un ensemble de travaux dirigés par le Dr. Marion Luyat, au sein de laboratoire de Psychologie Interactions, Temps, Emotions, Cognition de l'Université Lille 3, et par le Dr. Michel Guerraz, au sein du Laboratoire de Psychologie et de Neurocognition de l'Université Savoie Mont Blanc. C'est ainsi le fruit d'une étroite collaboration entre ces deux laboratoires, ainsi qu'avec le CHRU de Lille.

Ce travail s'intéresse au schéma corporel, une représentation interne et dynamique du corps, des positions relatives des segments corporels mais aussi de la morphologie, et à l'intrication entre cette représentation et les comportements moteurs. Ce manuscrit s'organise autour de la présentation des cinq articles que nous avons publiés sur ce sujet.

Tout d'abord l'introduction générale, sous la forme d'une revue de littérature, aura pour but de définir plus en détail le schéma corporel, d'exposer les afférences proprioceptives (y compris tactiles) et visuelles à l'origine de sa mise à jour, ainsi que de comprendre les principales règles de l'intégration conjointe de ces informations. Nous montrerons néanmoins que la mise à jour du schéma corporel peut être tenue en échec, soit suite à des changements morphologiques massifs, soit par la manipulation expérimentale des afférences visuelles et proprioceptives. Ces différentes distorsions entre le schéma corporel et le corps ont bien sûr des conséquences sur le sens des positions, le sens du mouvement, la perception de la morphologie du corps, mais aussi et de façon plus ou moins marquée, sur le comportement moteur.

Au terme de cette introduction, nous ferons le point sur les hypothèses et objectifs de ce travail. L'objectif principal de ce travail doctoral était de mieux comprendre l'intrication entre schéma corporel et comportement moteur. En substance, nous souhaitons savoir dans quelles conditions des distorsions morphologiques ou expérimentales du schéma corporel entraînaient un impact direct sur différents comportements moteurs. Nous supposons que chaque distorsion entre le schéma corporel et le corps étudiée dans nos études, de par leur importance, aurait effectivement des conséquences directes sur les

différents comportements moteurs évalués. En parallèle, nous avons aussi cherché à comprendre l'influence que pouvait avoir, en retour, les comportements moteurs sur le schéma corporel. Nous supposons que les comportements moteurs pourraient moduler le schéma corporel, comme les afférences visuelles et proprioceptives, et cela même dans un contexte sensoriel riche.

Trois parties distinctes seront consacrées à la présentation de nos différents travaux expérimentaux :

- Une première partie sera axée sur la distorsion entre le schéma corporel et la morphologie retrouvée chez la patiente souffrant d'anorexie mentale, ceci dans le sens d'un surdimensionnement de la représentation. Nous présenterons deux de nos études dont l'objectif était d'évaluer si une telle distorsion entraînait des conséquences sur la locomotion des patientes (Etude 1) ; et si ces conséquences motrices étaient spécifiquement dues à une distorsion du schéma corporel suite à la perte de poids rapide et massive, plutôt qu'à la pathologie psychiatrique en tant que telle (Etude 2).

- Dans une deuxième partie, nous parlerons de la distorsion visuelle entre le schéma corporel et les positions segmentaires induite cette fois-ci expérimentalement dans le paradigme miroir. Ce paradigme est connu pour permettre de manipuler le schéma corporel à des fins expérimentales et/ou thérapeutiques. Néanmoins son impact direct sur la motricité a été récemment remis en question. Nous présenterons deux de nos études quant à l'effet de la distorsion du schéma corporel induite dans le paradigme miroir sur la motricité volontaire (Etude 3), mais aussi involontaire (Etude 4), chez le sujet sain.

- Enfin, dans une troisième partie, nous nous intéresserons à l'effet des comportements moteurs, et notamment de l'intention motrice qui en est à l'origine, sur le schéma corporel. Des preuves de cette influence avaient déjà été mises en évidence, mais uniquement dans un contexte sensoriel appauvri. Nous présenterons donc notre dernière étude qui, grâce au paradigme miroir, avait pour but de mesurer l'impact de l'intention motrice sur le schéma corporel dans un contexte sensoriel riche, chez le sujet sain (Etude 5).

Après la présentation de ces trois parties et en conclusion de ce manuscrit, nous proposerons une synthèse des trois axes de recherche susmentionnés. Les versions intégrales des articles associés à ces études sont disponibles en annexe de ce document

Introduction générale

« Rien d'humain n'est tout à fait incorporel »

Merleau-Ponty (1, p. 178)

1. Le schéma corporel

1.1 Définition

Dans ce travail de thèse nous nous intéressons particulièrement au schéma corporel, soit à une représentation globale du corps au niveau du système nerveux central (SNC). Bien que très largement étudié dans la littérature, ce concept a une longue histoire d'utilisation contradictoire et parfois incohérente (Gallagher, 1986; Poeck & Orgass, 1971). Nous souhaitons donc le définir plus en détail dans cette introduction. Plus précisément, nous avons analysé, à partir de la base de données « *PubMed* », l'ensemble des articles faisant directement référence dans leur titre au schéma corporel (de 1952 à 2014). Nous avons ainsi recensé trois caractéristiques prédominantes qui sont fréquemment associées au concept de schéma corporel.

Tout d'abord, le schéma corporel est défini comme une représentation interne, fiable et non consciente des segments corporels et de la posture (Anema *et al.*, 2009; Assaiante, Barlaam, Cignetti, & Vaugoyeau, 2014; Barlaam, Fortin, Vaugoyeau, Schmitz, & Assaiante, 2012; Berlucchi & Aglioti, 1997; Cignetti, Chabeauti, Sveistrup, Vaugoyeau, & Assaiante, 2013; Gallagher, 1986; Graziano, 1999; Guardia, 2012; Holmes & Spence, 2004; Kessler & Thomson, 2010; Maravita, Spence, & Driver, 2003; Pellijeff, Bonilha, Morgan, McKenzie, & Jackson, 2006).

Par ailleurs, le schéma corporel est également souvent décrit comme un support de la motricité (Anema *et al.*, 2009; Assaiante *et al.*, 2014; Assaiante, 2012; Barlaam *et al.*, 2012; Brozzoli, Makin, Cardinali, Holmes, & Farnè, 2005; Cardinali *et al.*, 2011; Costantini & Haggard, 2007; de Vignemont, 2010; Graziano, Cooke, & Taylor, 2000; Morasso, Casadio, Mohan, Rea, & Zenzeri, 2015; Paillard, 1999). Cette représentation serait notamment sollicitée lors de tâches locomotrices de passabilité à travers des ouvertures (Guardia *et al.*, 2010, 2012), lors de la marche en général, pour le contrôle de la longueur des pas et de leur estimation (Ivanenko *et al.*, 2011).

Enfin, plusieurs auteurs soulignent la mise à jour constante du schéma corporel qui serait une représentation en lien avec l'environnement (Brozzoli *et al.*, 2005; Cardinali, Brozzoli, & Farnè, 2009; Carlson, Alvarez, Wu, & Verstraten, 2010; Cignetti *et al.*, 2013; Gallagher, 1986; Holmes & Spence, 2004; Maravita *et al.*, 2003) et rapidement adaptable, grâce à l'intégration de différentes informations sensorielles (Austen, Soto-Faraco, Enns, & Kingstone, 2004; Berlucchi & Aglioti, 2010; Daprati, Sirigu, & Nico, 2010; Gaudio & Quattrocchi, 2012; Graziano *et al.*, 2000; Ivanenko *et al.*, 2011; Lopez, Schreyer, Preuss, & Mast, 2012).

Le schéma corporel est donc une représentation globale et complexe du corps. Pour qu'une telle représentation existe et soit fonctionnelle, il semble nécessaire que l'ensemble des informations sur la configuration du corps soient combinées avec une connaissance préalable des caractéristiques morphologiques de ce corps (longueur, largeur, ou encore la forme des segments). Le schéma corporel inclurait donc un modèle interne du corps, à partir duquel les informations quant à la position actuelle des différents segments pourraient être mises à jour (Filimon, Nelson, Huang, & Sereno, 2009; PelliJeff *et al.*, 2006; Wolpert, Goodbody, & Husain, 1998). Cette représentation ne serait donc pas le simple résultat de l'association d'informations, mais plutôt une structure modulaire (Haggard & Wolpert, 2005), dans laquelle ces informations seraient intégrées, synthétisées sur la base d'un modèle interne préexistant (Guardia, 2012).

1.2 Le schéma corporel et les réseaux neuronaux associés

Comme nous venons de le voir, il est souvent fait référence aux propriétés et aux fonctions du schéma corporel dans la littérature (Haggard & Wolpert, 2005). Outre cela, le schéma corporel est également souvent cité en référence à des pathologies corporelles d'origine centrale. Ainsi, des troubles moteurs et/ou sensoriels sont souvent associés à des distorsions du schéma corporel (de Vignemont, 2010; Tsuruya & Kobayakawa, 2014). Toutefois, Maravita et collaborateurs (2003), dans une revue de littérature, déplorent justement que le schéma corporel ne soit invoqué que comme concept explicatif de certaines pathologies des représentations corporelles dont on ne connaissait pas les causes (Critchley, 1953; Head & Holmes, 1911), sans s'intéresser particulièrement à sa génération au niveau du SNC.

La question de la représentation du corps au niveau cortical est pourtant devenue centrale au fil des années (Graziano & Botvinick, 2002). Actuellement, il y a un consensus sur le rôle du lobe pariétal dans la perception de son corps. Le lobe pariétal droit serait le support du maintien de l'identité corporelle, alors que le lobe pariétal gauche serait le support du guidage de l'action (Daprati *et al.*, 2010). Plus précisément, les déficits de perception du corps suite à des lésions cérébrales ont montré que le schéma corporel serait supporté par un réseau neuronal large et diffus, allant du cortex pariétal au cortex insulaire (Berlucchi & Aglioti, 1997; Melzack, 1990). Les études en neuro-imagerie ciblent le rôle des cortex somatosensoriels primaire et secondaire (Corradi-Dell'Acqua, Tomasino, & Fink, 2009; Tsakiris, Hesse, Boy, Haggard, & Fink, 2007), de l'insula (Tsakiris *et al.*, 2007) et du cortex pariétal postérieur (Ehrsson, Holmes, & Passingham, 2005; Fink *et al.*, 1999).

1.3 Le schéma corporel et l'espace péri personnel

Les recherches portant sur les bases neurales du développement et du maintien de la représentation du corps ne sont que rarement associées directement au terme de schéma corporel (Maravita *et al.*, 2003). Celles-ci se sont plutôt centrées sur la représentation de l'espace « péripersonnel », un espace entourant le corps et avec lequel on agit (Brozzoli *et*

al., 2005; Driver & Spence, 1998; Holmes & Spence, 2004; Rizzolatti, Scandolara, Gentilucci, & Camarda, 1981; Rizzolatti, Scandolara, Matelli, & Gentilucci, 1981). L'intégration multisensorielle et les substrats neuronaux associés à l'élaboration de cet espace péripersonnel, mais aussi à la perception et à la motricité, ont été quant à eux largement étudiés (Brozzoli *et al.*, 2005; Driver & Spence, 1998; Kavounoudias *et al.*, 2008; Shimojo & Shams, 2001; Stein, Calvert, & Spence, 2004).

A notre sens pourtant, les études portant sur le schéma corporel et celles portant sur la construction de l'espace péripersonnel renvoient à deux représentations similaires. En effet, dans les deux cas, il est question d'une représentation du corps, associée à la représentation de l'espace entourant immédiatement le corps, sans cesse actualisée et qui permet à l'Homme de percevoir et d'agir. C'est aussi ce qu'expliquent Cardinali et collaborateurs (2009) dans leur article au titre évocateur « *peripersonal space and body schema: two labels for the same concept?* ». Pour ces auteurs, l'espace péripersonnel dispose de propriétés plastiques similaires à celles initialement attribuées au schéma corporel. De plus, les substrats neuronaux de l'espace péripersonnel recoupent largement ceux attribués au schéma corporel (Cardinali *et al.*, 2009). Les études sur le schéma corporel et l'espace péripersonnel seraient donc intriquées. De plus, les mots clefs associés à ces deux champs de littérature sont très similaires. Toutefois, le lien entre les deux représentations n'est pas souvent fait dans la littérature. Par exemple, sur l'index « *PubMed* », alors que 327 articles font référence au « *body schema* » dans leur titre et/ou dans leur résumé et 310 pour « *peripersonal space* », seulement 16 publications contiennent à la fois ces deux termes dans leur titre et/ou dans leur résumé. Tout se passe comme si ces deux concepts se substituaient l'un à l'autre.

Dans cette thèse, notre Introduction générale et nos études renvoient à ces deux champs de littérature. En effet, nous aborderons la mise à jour de la représentation du corps grâce à l'intégration multisensorielle, plutôt associée au concept d'espace péripersonnel. Au demeurant, nous étudierons aussi spécifiquement les fonctions motrices et les distorsions de la perception du corps, plutôt associées au terme de schéma corporel. Pour plus de clarté, nous avons choisi d'utiliser uniquement le terme de schéma corporel dans ce travail doctoral.

1.4 Les composantes du schéma corporel

Le sens des positions des différents segments corporels et le sens du mouvement de son corps, bien que souvent étudiés sans faire directement référence au schéma corporel, seraient logiquement deux de ses composantes. Initialement confondus (Gandevia & Burke, 1992), une distinction est faite aujourd'hui entre le sens du mouvement et le sens des positions. En effet, Clark, Burgess, Chapin et Lipscomb (1985) ont montré que lorsque le bras d'un individu subit un mouvement passif très lent, ce dernier n'a pas conscience que son bras se déplace, mais peut rendre compte de la position de son bras après le mouvement. En outre, des résultats en imagerie chez le singe ont montré des activations de population de neurones différentes pour des tâches posturales, par rapport à des tâches de mouvement (Kurtzer, Herter, & Scott, 2005; Proske & Gandevia, 2009). Ces observations suggèrent des processus de contrôle spécialisés et différents pour le sens des positions et pour le sens du mouvement, fréquemment appelé « kinesthésie ».

Le sens des positions se réfère à la capacité de localiser les différentes parties de notre corps dans l'espace, même lorsque nous ne pouvons pas les voir (Longo, 2015). Cette fonction est capitale, bien que peu conscientisée. Effectivement, hormis l'expression populaire : « où ai-je la tête », nous nous demandons rarement où se trouvent les différentes parties de notre corps. L'intrication entre le schéma corporel et le sens des positions a été notamment mis en évidence dans le célèbre paradigme de l'illusion de la main en caoutchouc (Figure 1), plus connue sous la dénomination anglaise « the Rubber Hand Illusion » (RHI), développé initialement par Botvinick & Cohen (1998). Dans ce paradigme, le participant peut ressentir l'impression qu'une fausse main lui appartient. L'intégration de la fausse main au schéma corporel se produit lorsqu'une main en caoutchouc placée face à la personne, dans une position similaire à celle que pourrait occuper sa vraie main, est stimulée tactilement et de manière synchrone avec sa main réelle cachée (Figure 1). De manière intéressante, le sentiment d'appartenance de la fausse main à son propre corps est lié à une activation latéralisée à droite des aires pariétales postérieures et antérieures, du cortex pré-moteur et de l'insula. Or, nous l'avons vu ces aires sont impliquées dans la construction de la représentation interne de son corps, i.e. du schéma corporel (Daprati *et al.*, 2010; Ehrsson *et al.*, 2005; Tomasino, 1996; Tsakiris *et al.*, 2007).

Ce qui est d'autant plus intéressant, c'est que la modification du schéma corporel par l'intégration de la fausse main entraîne un décalage de la position ressentie de la main des participants vers la position de la main en caoutchouc. Ces résultats montrent bien que le sens des positions est une composante du schéma corporel.



Figure 1. L'illusion de la main en caoutchouc. L'intégration de la fausse main au schéma corporel apparaît lorsque la main réelle (cachée) et la fausse main (visible) sont stimulées tactilement de manière synchrone. A ce moment-là, la position perçue de la main réelle (mesurée avant/après l'induction de l'illusion) dérive vers la position de la main en caoutchouc.

La kinesthésie se réfère, nous l'avons vu, à la perception du mouvement de tout ou partie de son corps. La sensation de mouvement, indépendamment du mouvement lui-même, a été étudiée grâce à des paradigmes suscitant des illusions de mouvement des membres, couplés à des études d'imagerie en IRMf (Goble *et al.*, 2011; Kavounoudias *et al.*, 2008; Romaiquère, Anton, Roth, Casini, & Roll, 2003), ou de Tomographie par Emission de Positons (PET) (Naito, Ehrsson, Geyer, Zilles, & Roland, 1999), ou encore en Magneto Encéphalographie (MEG) (Casini *et al.*, 2006). L'intérêt d'étudier la kinesthésie avec ce type de paradigmes illusoire est de dissocier la perception d'un mouvement de tout ce qui a trait à sa réalisation effective (i.e. l'intention motrice, la commande motrice et le mouvement réel). En effet, comme l'explique Roll (2003), étudier la perception de mouvement est difficile car le percept est souvent intriqué et confondu avec le mouvement lui-même :

« La perception d'un mouvement est indissolublement liée à son exécution. Dès lors, il devient difficile de discerner ce qui, dans la kinesthèse, revient à la commande motrice elle-même de ce qui revient aux réafférences sensorielles nécessairement évoquées lors de l'exécution de l'action. [...] Parvenir à faire percevoir à un sujet qu'il bouge sans qu'il bouge réellement constitue une situation expérimentale privilégiée qui permet d'analyser chez l'Homme les activités cérébrales associées à l'émergence de la kinesthèse per se. » (p. 59).

Les résultats de ces études sur la kinesthésie, à partir de paradigmes permettant la génération d'illusions de mouvement, font apparaître que la sensation de mouvement, *per se*, serait associée à une activation des cortex pré-moteurs, sensorimoteurs et des aires motrices supplémentaires et cingulaires (gauche et droite), avec un rôle des aires pariétales postérieures (Casini *et al.*, 2006; Romaguère *et al.*, 2003). Comme le constate Blanchard (2013), le réseau cérébral à l'origine de la kinesthésie et des déplacements illusoire est le même qu'il s'agisse de déplacements actifs ou passifs imposés au corps (Weiller *et al.*, 1996, Mima *et al.*, 1999). Enfin, nous constatons que c'est un réseau similaire à celui associé au schéma corporel, tel que nous l'avons déjà décrit (Daprati *et al.*, 2010; Tomasino, 1996). Il semble donc que la représentation du mouvement soit intriquée à celle du schéma corporel et en soit une composante, au même titre que le sens des positions.

2. Les différentes sources de mise à jour du schéma corporel

Dans des conditions normales et chez le sujet sain, le schéma corporel se met à jour constamment et c'est une de ses principales propriétés (Haggard & Wolpert, 2005), que nous avons d'ailleurs déjà évoquée afin de le définir. Cette mise à jour permet au schéma corporel d'être en adéquation avec la morphologie corporelle, mais aussi avec la disposition des segments corporels les uns par rapport aux autres. Cette adéquation est une condition essentielle à l'efficacité des composantes du schéma corporel, que sont le sens des positions et la kinesthésie. Les travaux expérimentaux ont mis en évidence tout au moins trois sources d'informations afférentes impliquées dans la mise à jour du schéma corporel, que sont la proprioception (incluant le tact), la vision (Graziano & Botvinick, 2002; Longo, Azañón, & Haggard, 2010), mais aussi les afférences vestibulaires (Lopez *et al.*, 2012).

2.1 Les afférences vestibulaires

Le système vestibulaire est constitué de plusieurs structures de l'oreille interne que sont les organes otolithiques et les canaux semi-circulaires. Les organes otolithiques (utricule et saccule) sont spécialisés pour répondre aux accélérations linéaires de la tête, ainsi qu'à sa position statique par rapport à l'axe de la pesanteur. Les canaux semi-circulaires, quant à eux

réagissent aux accélérations angulaires qui accompagnent les rotations de la tête (Angelaki & Cullen, 2008; Purves *et al.*, 2011). Les cellules de ces différentes structures sont ciliées et baignent dans un liquide ionique, l'endolymphe. Lors de chaque mouvement de la tête et/ou du corps, les cils de ces cellules bougent et déclenchent une libération de neurotransmetteurs présents dans l'endolymphe, ce qui permet ensuite l'excitation des fibres nerveuses vestibulaires. Les récepteurs sensoriels vestibulaires informent ainsi en permanence les centres intégrateurs du tronc cérébral, du cervelet et des aires corticales somesthésiques sur les mouvements et sur les positions de la tête et du corps. La majeure partie des études sur le système vestibulaire font état de son rôle essentiel dans le contrôle de la posture et de l'oculomotricité (Purves *et al.*, 2011, p. 343).

Toutefois, comme le dénoncent Lopez et collaborateurs (2012), peu d'études considèrent la contribution des signaux vestibulaires comme une source potentielle de mise à jour du schéma corporel. Il y a là un paradoxe car le schéma corporel est sans cesse actualisé lorsque le corps bouge et le système vestibulaire est précisément spécialisé dans le codage des rotations et des translations du corps, en lien avec la gravité (Angelaki & Cullen, 2008; Purves *et al.*, 2011). D'ailleurs l'étude des vols paraboliques, créant un état de micropesanteur transitoire, font apparaître que le manque d'informations gravitationnelles traitées normalement par le système vestibulaire, désorganise le schéma corporel. Ainsi, des illusions d'inversion du corps (ou de la pièce) ont été observées chez 66 /68 participants placés en situation de micropesanteur, alors même que ceux-ci étaient attachés à une chaise (Lackner, 1992). De plus, des observations cliniques indiquent que les patients souffrant de troubles d'origine vestibulaire (vertiges aigus, désafférentation) présentent des distorsions du schéma corporel, telles que des illusions d'élargissement et/ou de déplacement des segments corporels ou encore des défauts du sentiment d'appartenance à son propre corps (Lopez, Halje, & Blanke, 2008; Sang, Jáuregui-Renaud, Green, Bronstein, & Gresty, 2006; Schilder, 1935).

Outre ces observations cliniques et/ou en situation particulière de microgravité, Lopez et collaborateurs (2012) ont testé expérimentalement le rôle direct des signaux vestibulaires sur la représentation des métriques corporelles, i.e. la forme et la taille perçue du corps. Pour ce faire, les auteurs ont effectué des stimulations artificielles et caloriques sur le système vestibulaire. La stimulation vestibulaire calorique correspond à une injection dans

l'oreille d'eau à température légèrement supérieure (ou inférieure) à la température corporelle. Cela produit dans le canal semi-circulaire des courants de convection mimant le mouvement de l'endolymphe lors d'une rotation de la tête, soit du côté irrigué (eau chaude), soit du côté controlatéral (eau froide) (Purves *et al.*, 2011). Dans l'étude de Lopez et collaborateurs (2012), les participants ont notamment réalisé une tâche de localisation tactile sur la main (Expérience 2). Les résultats font apparaître que la longueur et la largeur perçues de la main stimulée augmentaient pendant la stimulation vestibulaire calorique, comparé à la condition contrôle (Lopez *et al.*, 2012, Expérience 2). Ces résultats vont dans le sens d'une adaptation du schéma corporel en fonction des signaux vestibulaires qui peuvent modifier la représentation interne de la main. Cette même équipe de recherche (Lopez, Lenggenhager, & Blanke, 2010), avait aussi montré qu'une stimulation vestibulaire galvanique (électrique) au niveau de l'oreille gauche uniquement, augmentait l'illusion d'appartenance d'une fausse main au schéma corporel dans un protocole classique d'illusion de la main en caoutchouc (RHI, cf supra). Etant donné que seule la stimulation gauche module l'embodiment de la fausse main au schéma corporel, les auteurs font l'hypothèse que les informations vestibulaires interféreraient avec la mise à jour du schéma corporel au niveau de la jonction temporo pariétal droite et de l'insula postérieur. Il s'agit effectivement d'aires associées au schéma corporel et spécifiquement au sentiment d'appartenance.

Les fonctions vestibulaires ne seraient donc pas limitées au contrôle de la posture et de l'oculomotricité, mais participeraient aussi à la construction de la représentation corporelle, et de la conscience de son corps. La présentation que nous faisons des afférences vestibulaires et de leur impact sur le schéma corporel dans cette thèse est réduite à cette partie, car nous n'avons pas manipulé directement ces informations. De plus, nos hypothèses ne portent pas sur l'interaction des afférences vestibulaires avec les autres sources de mise à jour du schéma corporel. Nous nous focaliserons donc plus en détail sur les informations proprioceptives et visuelles, ainsi que sur leur intégration.

2.2 Les afférences proprioceptives

Le terme proprioception est formé de « proprio », du latin *proprius* signifiant « propre » et de « (ré)ception ». La proprioception se rapporte à la sensibilité du SNC aux informations provenant de son propre corps, plus précisément de la peau, des articulations mais aussi des muscles. Ces derniers étant à la fois des organes moteurs et sensoriels (Proske, 2015). Le sens proprioceptif s'appuie sur quatre types de récepteurs périphériques différents, appelés aussi mécanorécepteurs. Il s'agit des récepteurs articulaires, des organes tendineux de Golgi, des récepteurs musculaires (fuseaux neuromusculaires) et des récepteurs cutanés (Proske & Gandevia, 2012).

Le rôle des afférences proprioceptives dans la mise à jour du schéma corporel devient évident lorsque l'on s'intéresse aux patients souffrant de désafférentation sensorielle. Il s'agit là d'une pathologie clinique rare, conséquence soit d'une neuropathie sévère telle que celle observée chez la patiente GL (Forget & Lamarre, 1987), soit d'une résection des racines dorsales de la moelle épinière. Chez ces malades privés d'afférences proprioceptives, le sens des positions ne peut alors être traité que visuellement et consciemment et une activité aussi automatisée que la marche devient un véritable « marathon » (Cole & Paillard, 1995). Comme l'explique Bossom (1974) dans son article « *Movement without Proprioception* », la désafférentation produit une dépréciation durable et sévère du mouvement volontaire alors même que les circuits moteurs centraux et périphériques sont intacts. Plus en détails, Rothwell et collaborateurs (1982) ont observé, chez un patient désafférenté, une absence de réflexes musculaires, une mauvaise évaluation de la force, une incapacité à i) maintenir constante une commande motrice, ii) produire des mouvements précis, ou encore à iii) localiser sa main sans rétroactions visuelles. Sans afférences proprioceptives, de nombreux comportements moteurs, y compris l'écriture, sont ainsi perturbés (Teasdale *et al.*, 1993).

Le rôle de la proprioception au service de la mise à jour du schéma corporel est indéniable. En revanche, mettre en évidence de manière plus fine sa contribution dans l'actualisation du schéma corporel a été difficile compte tenu de la difficulté à « *manipuler expérimentalement et de manière indépendante les différentes sources d'informations proprioceptives* » (Kelso, Holt, & Flatt, 1980, p. 45). Nous allons décrire ci-après les différents types de mécanorécepteurs responsables de la proprioception et leur contribution

respective à la mise à jour du schéma corporel et notamment au sens des positions et du mouvement.

Les organes tendineux de Golgi et les mécanorécepteurs articulaires

Les organes tendineux de Golgi sont des mécanorécepteurs proprioceptifs situés à la jonction entre le tendon et le muscle strié squelettique. Ceux-ci donnent naissance à des fibres sensorielles afférentes de type Ib, myélinisées, de gros diamètre et à conduction rapide. Les organes tendineux de Golgi sont spécifiquement sensibles à la force exercée sur le tendon du muscle et en code l'intensité, soit la tension exercée sur le muscle. Du fait de leur disposition en série avec les fibres musculaires, les organes tendineux de Golgi peuvent être activés à la fois lors d'un étirement passif du muscle et lors d'une contraction (pour une revue, voir: Windhorst, 2007). Ainsi, les organes tendineux de golgi du biceps par exemple, peuvent être tout autant excités par une extension du bras (étirement du biceps) que par un mouvement de flexion (contraction du biceps).

Ce manque de spécificité du type de mouvement (flexion versus extension) rend ces récepteurs peu aptes à informer le SNC sur les positions et les mouvements segmentaires. Ceux-ci sont de ce fait considérés comme peu impliqués dans la kinesthésie et semblent au contraire très largement impliqués dans la perception de la force (Proske & Gandevia, 2012).

Les mécanorécepteurs articulaires sont quant à eux situés au niveau de la capsule articulaire et des ligaments et sont sensibles à l'angle dans lequel se trouve l'articulation. Ils sont composés de trois corpuscules qui se différencient par leurs caractéristiques morphologiques, physiologiques et fonctionnelles. Ceux-ci ont été mis en évidence notamment dans les modèles animaux, par exemple dans des études neuro-histologiques chez le chat (Freeman & Wyke, 1967; Skoglund, 1956). Il y a (i) les récepteurs de Ruffini, ou capsules articulaires, innervés par des fibres de moyens diamètres ($A\beta$), qui répondent aux indications de mouvement et de position ; (ii) les récepteurs de Pacini, ou périostes, situés près des insertions ligamentaires innervés par des fibres de diamètre moyen également ($A\beta$), qui répondent uniquement au mouvement ; et enfin, (iii) les récepteurs de Golgi ou ligaments articulaires sont innervés par des fibres de gros diamètres ($A\alpha$) et qui ont

longtemps été considérés comme les principaux éléments de la proprioception (Skoglund, 1956).

Macefield, Gandevia et Burke (1990) ont d'ailleurs stimulé uniquement les récepteurs proprioceptifs au niveau des articulations de la main et ont constaté des illusions de mouvement (flexion ou extension) du doigt, suggérant que les mécanorécepteurs articulaires joueraient un rôle dans le sens des positions et du mouvement de notre corps. Toutefois, il est important de noter que ces récepteurs ne sont activés qu'en cas de postures extrêmes (Grigg, Hoffman, & Forgarty, 1982). Or, le sens des positions nécessite d'avoir des informations sur toute l'étendue du mouvement. De plus, les patients qui ne possèdent plus ce type de récepteurs, suite à la pose d'une prothèse de la hanche par exemple, possèdent toujours la capacité de détecter la position de leur jambe (Grigg, Finerman, & Riley, 1973). Ces récepteurs seraient donc en réalité d'avantage des indicateurs de la vitesse et de l'accélération du mouvement (Gandevia & Burke, 1992).

En résumé, l'appareil de Golgi et les récepteurs articulaires ne semblent pas être les récepteurs privilégiés de la mise à jour du schéma corporel, même si ceux-ci y contribuent. Nous allons voir que ce sont les récepteurs musculaires qui codent de manière très efficace le sens des positions et la kinesthésie et dont le rôle dans la mise à jour du schéma corporel est essentiel.

Les récepteurs musculaires

Au sein des muscles striés squelettiques se trouvent les fuseaux neuromusculaires, eux-mêmes constitués de fibres musculaires intrafusales, plus fines que les fibres musculaires ordinaires (striées extrafusales). Ces fibres intrafusales, disposées parallèlement aux fibres musculaires, n'ont pas de rôle mécanique direct sur la contraction musculaire mais un rôle sensitif. En effet des récepteurs sensoriels s'enroulent en spirale autour de ces fibres intrafusales du fuseau neuromusculaire (Figure 2). Les fibres sensorielles afférentes sont de deux sortes : les fibres Ia et les fibres II. Des études physiologiques chez l'animal montrent que les terminaisons des fuseaux neuromusculaires, notamment primaires, répondent à des étirements de faible amplitude et répétés (Bianconi & van der Meulen, 1963; Jansen & Matthews, 1962; Matthews & Stein, 1969). Les fibres de type Ia, myélinisées, de gros

diamètre et à conduction rapide, répondent principalement à la première phase de l'étirement musculaire (réponse dynamique ou phasique) et d'une manière plus faible au maintien de l'étirement. Les fibres de type II, myélinisées de plus petit diamètre et à conduction intermédiaire, répondent à l'allongement du muscle par une activité électrique soutenue (statique ou tonique) et durant tout le temps de l'étirement (McCloskey, 1973; Prochazka & Gorassini, 1998). Les fuseaux neuromusculaires sont donc à la fois des indicateurs de longueur du muscle, mais aussi de variation de longueur du muscle.

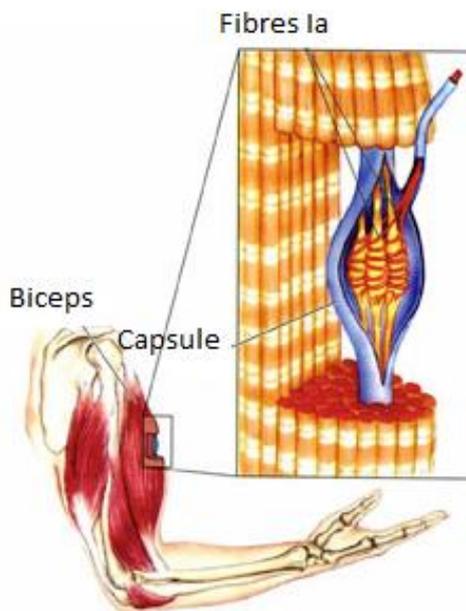


Figure 2. Représentation schématique du fuseau neuromusculaire à l'intérieur du muscle strié squelettique du biceps. Les fibres intrafusales sont situées à l'intérieur du fuseau neuromusculaire. Les fibres afférentes de type Ia s'enroulent en spirale autour des parties nucléées des fibres intrafusales et déchargent donc lors de l'étirement du muscle.

Chez l'Homme, sans mouvement réel, une vibration mécanique appliquée sur le muscle (ou tendon) permet de stimuler les fibres Ia (et dans une moindre mesure les fibres II) qui se comportent alors de la même manière que lors d'un étirement « réel » du même muscle. Plusieurs équipes de recherche (Albert, Bergenheim, Ribot-Ciscar, & Roll, 2006; Eklund, 1972; Goodwin, McCloskey, & Matthews, 1972a, 1972b, 1972c; Lackner & Taublieb, 1984; Lackner, 1988; Roll *et al.*, 2009) se sont donc servies d'une vibration mécanique (tendineuse) pour provoquer des micro-étirements du muscle et ainsi stimuler les fuseaux neuromusculaires. Le but était ainsi d'étudier les conséquences directes d'une stimulation des fuseaux neuromusculaires sur la mise à jour du schéma corporel, le sens des positions et la kinesthésie, sans qu'aucun mouvement réel ni commande motrice ne soient effectués.

Appliquée sur le biceps, la vibration peut générer une contraction du muscle vibré, appelée « *Tonic Vibration Reflex* » (Hagbarth & Eklund, 1966) ou encore une contraction du muscle antagoniste, appelée « *Antagonist Vibratory Response* » (Calvin-Figuière, Romaguère, Gilhodes, & Roll, 1999). Ces réponses musculaires accompagnent en général un phénomène perceptif qui se caractérise par une illusion perceptive de déplacement de l'avant-bras, illusion cohérente avec une simulation d'étirement du muscle vibré (Calvin-Figuière *et al.*, 1999; Goodwin *et al.*, 1972b). Goodwin et son équipe sont les premiers à constater des illusions de mouvement d'un membre vibré et à en décrire l'origine proprioceptive, dans un contexte où les signaux proprioceptifs afférents étaient considérés comme trop complexes pour contribuer au sens des positions (Mountcastle & Powell, 1959). La vitesse de l'illusion kinesthésique ressentie dans un paradigme de vibration du muscle est proportionnelle à la fréquence de la stimulation vibratoire (mesurée en Hertz (Hz)). La vitesse des illusions de mouvements augmente ainsi progressivement de 10 à 70-80 Hz, puis décroît de 80 à 120 Hz (Roll & Vedel, 1982).

En parallèle, la vibration musculaire entraîne aussi une stimulation des afférences cutanées et articulaires. On pourrait alors raisonnablement penser que les illusions de mouvement précédemment décrites par vibration musculaire soient en réalité d'origine tactile et/ou tendineuse. Toutefois, la suppression des afférences cutanées et articulaires par anesthésie locale ne fait pas disparaître l'illusion de mouvement générée par vibration musculaire (Goodwin *et al.*, 1972c). Ces données confortent l'idée que la sensation de mouvement du corps est largement dérivée de la proprioception musculaire. C'est ce que confirmeront de nombreuses études, dont quelques-unes plus récentes et spectaculaires, dans lesquelles des vibrations synchronisées sur différents groupes musculaires permettent d'induire une perception de mouvement complexes en deux dimensions, telle que la génération de dessins ou d'écriture (Figure 3 : B, C) et ceci alors qu'aucun mouvement réel n'est réalisé (Albert *et al.*, 2006; Roll *et al.*, 2009).

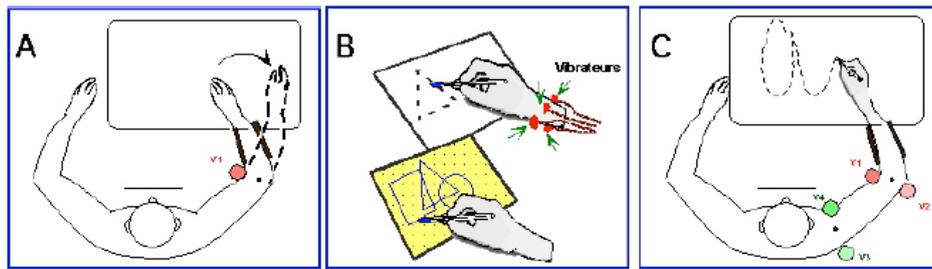


Figure 3. Illusions kinesthésiques évoquées chez l'Homme par manipulation de la proprioception musculaire. Illusion d'extension de l'avant-bras (A), de dessin de figures géométriques (B) et de symboles graphiques (C) induites par vibration, ou multi vibration des muscles de la main, du bras ou de l'épaule. D'après la revue de Roll (2003).

A l'inverse, il est important de noter que la vibration simultanée (ou co-vibration) des muscles agonistes et antagonistes (i.e. biceps et triceps) perturbent la kinesthésie et le sens des positions (Bock, Pipereit, & Mierau, 2007; Roll, Vedel, & Ribot, 1989). En outre, cela crée une situation d'altération motrice en affectant à la fois les performances de coordination visuo-motrices (Gilhodes, Roll, & Tardy-Gervet, 1986), mais aussi le couplage bimanuel (Swinnen *et al.*, 2003).

En plus de son rôle crucial dans la kinesthésie et la motricité, la proprioception musculaire rentre directement en jeu dans la mise à jour de la représentation de notre morphologie et de la longueur de nos segments. Lackner (1988) montre que l'activation des fibres afférentes engendre une modification rapide du schéma corporel. L'exemple le plus connu de son étude est l'effet dit de « Pinocchio ». Cet effet a été observé lorsque l'expérimentateur vibrait le biceps d'un participant et que ce dernier maintenait ses doigts ipsilatéraux sur son nez. Le participant avait alors l'impression que son nez s'allongeait (Figure 4). Dans cette situation, les afférences musculaires renvoient l'information d'un bras qui s'éloigne du visage tout en gardant le contact avec le nez. La seule interprétation plausible pour le SNC est que le nez s'allonge, en dehors de toute logique.

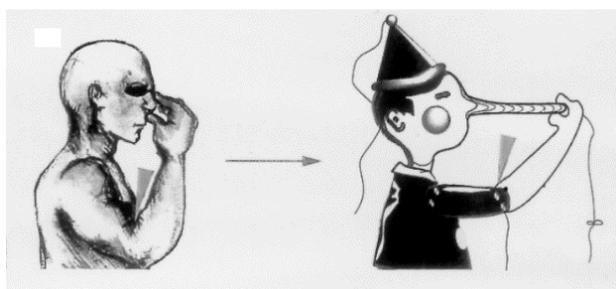


Figure 4. Représentation du paradigme de l'illusion de Pinocchio. Le biceps du participant est vibré (flèche grisée), ce qui donne une illusion d'extension du bras. Or, étant donné que les doigts du participant sont en contact permanent avec son nez, une illusion d'un allongement du nez émerge, seule façon de maintenir un percept corporel cohérent.

En résumé, les caractéristiques fonctionnelles des fibres intrafusales musculaires démontrent que le muscle serait un véritable « organe de la perception » (Roll, 1998). Les afférences musculaires influenceraient fortement la mise à jour du schéma corporel, ainsi que l'efficacité de la kinesthésie et du sens des positions. Dans une revue de littérature, Roll (2003) soutient d'ailleurs l'idée que la kinesthésie est issue principalement de la proprioception musculaire, qui serait notre « sixième sens » et un sens d'une importance primordiale.

Les récepteurs cutanés

Bien que moins souvent étudiées pour leurs propriétés kinesthésiques, il a été démontré que les afférences tactiles provenant des cellules cutanées peuvent aussi fournir au SNC des informations sur le mouvement du corps (Aimonetti, Hospod, Roll, & Ribot-Ciscar, 2007; Blanchard, Roll, Roll, & Kavounoudias, 2011, 2013; Collins & Prochazka, 1996; Edin & Johansson, 1995; Edin, 2001).

En effet, grâce à leurs propriétés physiologiques trois corpuscules cutanés, que sont les corpuscules de Meissner, de Pacini et de Ruffini, peuvent coder des informations utiles à la kinesthésie et au sens des positions (pour une revue: Delmas, Hao, & Rodat-Despoix, 2011). Les afférences tactiles peuvent ainsi coder précisément la force orientée (Birznieks, Macefield, Westling, & Johansson, 2009; Johansson & Vallbo, 1979), la vitesse d'un balayage à la surface de la peau (Breugnot *et al.*, 2006). Celles-ci sont également sensibles aux contraintes d'étirement de la peau (Collins & Prochazka, 1996; Edin, 2004). Les propriétés fonctionnelles des récepteurs tactiles permettent de fournir un codage du déplacement des membres, de manière similaire aux afférences musculaires (Grill & Hallett, 1995) et avec une forte sensibilité directionnelle (Aimonetti *et al.*, 2007).

La stimulation mécanique ou électrique de la peau peut donc provoquer des sensations illusoire de mouvement du corps en l'absence de vision, comme c'était le cas avec la stimulation des afférences musculaires. Ainsi des sensations de basculement du corps sont observées lors de stimulations spécifiques de la voûte plantaire (Kavounoudias, Roll, & Roll, 1998). Également, une sensation de translation de corps en mouvement est ressentie lors d'un contact de la main sur une rampe en mouvement (Berthoz, 1978). De même, la

stimulation plus spécifique des récepteurs cutanés qui déchargent lors de la flexion réelle de l'articulation conduisent à des perceptions illusoires de mouvement du segment stimulé. Ces stimulations peuvent être réalisées grâce à une matrice d'électrodes appliquée superficiellement sur la peau (Collins & Prochazka, 1996), ou encore grâce à un étirement précis et orienté de la peau à proximité des articulations (Collins, Refshauge, Todd, & Gandevia, 2005; Edin & Johansson, 1995). Dans le même ordre d'idée, des sensations illusoires de rotation de la main peuvent être suscitées grâce au défilement d'un tissu texturé sous la paume de la main des participants (Blanchard *et al.*, 2011; Kavounoudias *et al.*, 2008). Dans ce dernier paradigme, la vitesse de la sensation de mouvement augmentait de manière non linéaire avec la vitesse du disque texturé. Le gain le plus élevé (rapport entre vitesse d'illusion/vitesse du disque) était observé lorsque la rotation du disque était la plus lente (Blanchard *et al.*, 2011; Figure 5).

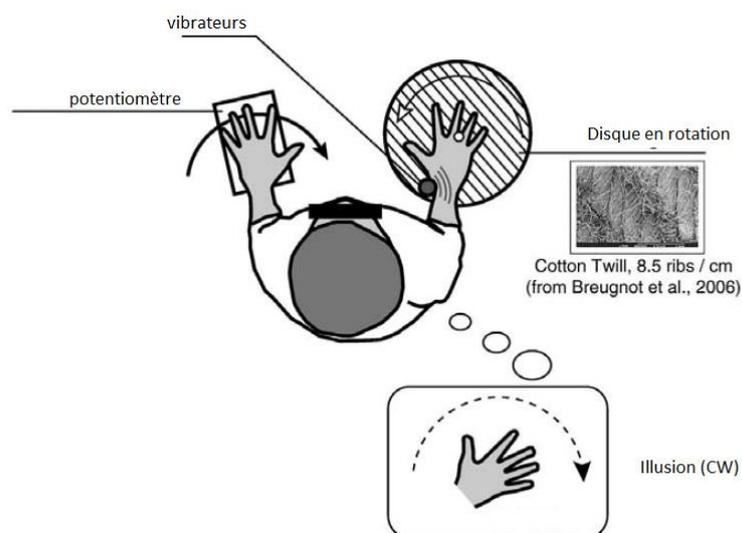


Figure 5. Représentation du protocole expérimental utilisé par Blanchard et collaborateurs (2011). La main droite du sujet est apposée sur un disque texturé en rotation, les vibrateurs proprioceptifs sont fixés sur le poignet droit. Le potentiomètre permet au participant de mimer l'intensité et le sens (horaire [CW] vs. antihoraire [CCW]) de l'illusion kinesthésique ressentie sur la main stimulée, qui peut être générée uniquement par les afférences tactiles. D'après Blanchard et collaborateurs. (2011).

Concernant l'apport de l'ensemble des afférences proprioceptives à la mise à jour du schéma corporel et en résumé, les études démontrent que les afférences articulaires, tendineuses, mais aussi et surtout musculaires et tactiles permettent au SNC de savoir où se situe chaque segment corporel par rapport aux autres (Hwang & Schadmehr, 2005; Scott & Loeb, 1994). Ces observations pourraient laisser penser que la mise à jour en temps réel du

schéma corporel découlerait uniquement de l'intégration des afférences proprioceptives. Néanmoins, le sens du mouvement et des positions pourraient manquer de précision si la mise à jour du schéma corporel n'était basée que sur ces afférences. En effet, la proprioception reste un sens relativement labile (Brown, Rosenbaum, & Sainburg, 2003; Wann & Ibrahim, 1992; Wann, 1991), dont nous sommes peu conscients (Fourneret & Jeannerod, 1998) et qui est loin d'être optimal pour coder les déplacements articulaires les plus lents (Hall & McCloskey, 1983).

2.3 Les afférences visuelles

Bien que le sens proprioceptif semble être essentiel à la kinesthésie (Proske & Gandevia, 2009, 2012; Roll, 2003), les limites quant à sa fiabilité (Brown *et al.*, 2003; Fourneret & Jeannerod, 1998; Gandevia, Hall, McCloskey, & Potter, 1983; Wann & Ibrahim, 1992; Wann, 1991), laissent supposer que d'autres afférences permettent une mise à jour du schéma corporel plus optimale. En ce sens, les afférences visuelles peuvent aussi apporter des connaissances sur le domaine spatial en général (e.g. la perception des distances et de la direction, voir: Tresilian, Mon-Williams, & Kelly, 1999), mais aussi sur le corps (e.g. nous pouvons nous regarder dans un miroir, voir son corps bouger). Nous allons voir que les afférences visuelles jouent aussi un rôle essentiel dans la mise à jour du schéma corporel, en contribuant à la fois au sens des positions et à la kinesthésie.

La vision et le sens des positions

Etant donné que « *la rétine est 251 fois plus précise que la partie de notre corps la plus sensible aux stimulations* » (Bowditch & Southard, 1880, p. 232), la vision est un sens à partir duquel le SNC peut tirer des informations fiables. L'excellente acuité spatiale de la vision entraîne une prise en compte privilégiée de ces informations au profit du sens des positions du corps, mais aussi de la localisation tactile (Bresciani, Drewing, & Ernst, 2008; Hay, Pick, & Ikeda, 1965; Tastevin, 1937; Warren, 1980; Welch, Widawski, Harrington, & Warren, 1979). Tastevin (1937) est un des premiers auteurs à mettre en évidence une « capture visuelle » du percept. A l'aide d'un compas dont chaque extrémité était munie d'une collerette de

papier afin de masquer les pointes, l'auteur simulait de toucher les deux doigts préalablement croisés d'un participant. En réalité, le compas ne touchait qu'un seul de ces deux doigts et le participant ne devait regarder qu'une seule des deux collerettes du compas pour chacun des essais. De manière systématique, le participant ressentait un seul contact sous la collerette observée. De l'interprétation générale, l'erreur de localisation de la stimulation tactile était liée à la subjectivité de la perception visuelle. En effet, le sens de la vue serait celui auquel l'on ferait le plus facilement confiance, car celui-ci est généralement plus fiable. Cette « capture » de la perception par la vision au détriment des autres sens reflète une situation d'intégration sensorielle particulière, manipulée expérimentalement. Ces résultats ne reflètent donc pas la réalité de l'intégration sensorielle mais mettent en évidence l'importance du rôle de la vision dans la perception.

Les prismes visuels qui mettent en jeu un conflit entre les informations proprioceptives (positions réelles) et les informations visuelles (positions « décalées ») ont aussi été beaucoup utilisés dans les protocoles expérimentaux pour mettre en évidence l'influence de la vision sur la mise à jour du schéma corporel et le sens des positions (Hay *et al.*, 1965; Warren, 1980; Welch *et al.*, 1979). Lorsque les participants devaient juger de la position de leur main droite immobile, alors qu'ils voyaient celle-ci à travers un prisme (14° de déplacement à gauche ou à droite), ceux-ci donnaient en moyenne un jugement de position de la main décalée dans le sens de l'information visuelle (Hay *et al.*, 1965). Des résultats similaires ont été aussi trouvés par l'équipe de Warren (Warren, 1980; Welch *et al.*, 1979).

Plus récemment, le paradigme miroir a aussi été largement utilisé pour étudier le rôle des afférences visuelles dans la mise à jour du schéma corporel et leur impact sur le sens des positions. En effet, ce paradigme permet également de dissocier la représentation visuelle du corps de sa représentation proprioceptive (Holmes, Crozier, & Spence, 2004; Holmes & Spence, 2005; Tsuge, Izumizaki, Kigawa, Atsumi, & Homma, 2012). Holmes et Spence (2005) ont réalisé une tâche de jugement de position d'un doigt, dans un paradigme expérimental utilisant le miroir. L'index de la main droite était caché derrière un miroir et positionné soit à 5, 12, 19 ou 26 cm de ce miroir. L'index de la main gauche, face au miroir, était toujours positionné à 12 cm du miroir (Figure 6). Par conséquent, la réflexion du bras gauche dans le miroir était dans une position identique à la position réellement occupée par le bras droit (comme si le bras droit était vu « à travers » le miroir) uniquement lorsque l'index caché

était à 12cm du miroir. Dans toutes les autres positions de l'index droit, la position apparente de la main droite à travers le miroir (spécifiée par la vision), et la position réelle de la main droite (spécifiée par la proprioception) étaient en conflit (Figure 6). Pour chacun des essais, le participant devait déterminer la position occupée par son index droit caché. Plus l'écart entre la position apparente de la main droite (visuelle) et la position réelle de cette main (proprioceptive) était important, plus l'influence de la position évoquée visuellement par le miroir était forte. Egalement, le jugement de position basé uniquement sur le sens proprioceptif (plaque opaque) était peu fiable.

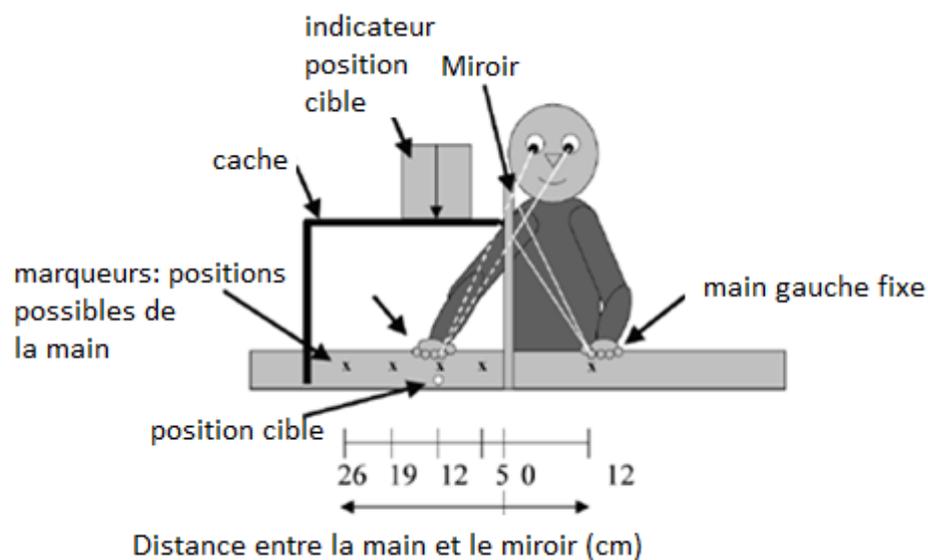


Figure 6. Paradigme expérimental de l'expérience d'Holmes et collaborateurs (2004). Le participant est assis face à une table, au centre de cette table un miroir est positionné verticalement et une plaque opaque le côté droit de la table. La main droite du participant a été placée sur l'une des quatre positions possible (5, 12, 19, 26 cm à droite du miroir). Le bras et la main droite du participant n'ont jamais été visibles durant l'expérience, tandis que le bras et la main gauche étaient toujours visibles. D'après Holmes et Spence. (2005).

La vision et la kinesthésie

De la même manière que pour le sens des positions, le rôle des afférences visuelles est important en ce qui concerne la kinesthésie. Ainsi, la manipulation des afférences visuelles, tout comme la stimulation de la proprioception musculaire, peut aussi entraîner des illusions de mouvement de son propre corps. Par exemple, les mouvements de plages lumineuses et sombres sur la rétine périphérique provoquent des sensations illusoires de mouvements du

corps, appelés vections optocinétiques (Brandt, Dichgans, & Koenig, 1972). Ces illusions kinesthésiques sont dues à l'interprétation par le SNC du flux optique comme résultant d'un déplacement du sujet, alors qu'il s'agit simplement d'un déplacement de la scène visuelle. C'est Gibson (1958, 1979) qui a le premier émis l'hypothèse que le déplacement du flux optique serait une source d'information, plus qu'une perturbation de la scène visuelle. L'auteur insistait alors sur le fait que la vision, comme les informations proprioceptives dites mécaniques, servait aussi à renseigner le mouvement du corps et qu'il existerait ainsi une « proprioception visuelle ». Les conséquences de la manipulation des caractéristiques spatiales, temporelles et de l'intensité des stimuli visuels sur la fréquence d'apparition et l'intensité ressentie de ces vections optocinétiques ont été étudiées (Brandt *et al.*, 1972; Brandt, Dichgans, & Koenig, 1973; Held, Dichgans, & Bauer, 1975). Dans leur ensemble, ces recherches font apparaître qu'en respectant certains paramètres (e.g. fréquence de stimulation), l'information véhiculée par le canal visuel peut suffire à modifier le schéma corporel et induire une sensation de mouvement, alors même que les autres canaux (e.g. proprioceptifs) renvoient des informations incongruentes.

De prime abord, la vision semble donc être prise compte de manière privilégiée en ce qui concerne la mise à jour du schéma corporel et la kinesthésie. Cela se confirme d'ailleurs dans d'autres paradigmes. Par exemple, nous avons vu que la stimulation des récepteurs proprioceptifs musculaires provoque des illusions de mouvement sur un bras pourtant immobile. Toutefois, ces illusions sont supprimées si le participant voit son bras stimulé statique (Goodwin *et al.*, 1972b; Lackner & Taublieb, 1984) ; ou si l'on place un miroir entre les bras gauche et droit d'un participant et que la réflexion d'un bras statique coïncide avec la position visuelle du bras vibré et caché derrière le miroir (Guerraz *et al.*, 2012). C'est la raison pour laquelle la vision est le plus souvent supprimée pour permettre l'induction d'une illusion de mouvement par stimulation proprioceptive vibratoire.

L'étude de Guerraz et collaborateurs (2012) nous permet toutefois de nuancer ce propos. Ces auteurs ont effectivement montré que les afférences visuelles jouent un rôle majeur dans la kinesthésie, mais que celles-ci ne capturent pas complètement le percept. Dans leur expérience, les chercheurs ont utilisé un paradigme miroir identique à celui que nous avons utilisé dans les études de ce travail de thèse chez les participants sains. Nous détaillerons donc plus précisément ce paradigme dans la seconde partie de cette thèse. De

manière succincte et dans un paradigme miroir, les bras des participants sont positionnés de part et d'autre d'un miroir. La surface réfléchissante du miroir est tournée vers un des bras du participant (ici le gauche). L'autre bras du participant est quant à lui caché derrière le miroir, de telle sorte que le reflet du bras coïncide avec la position du bras caché. Selon les essais, le bras face au miroir (et reflété) était déplacé passivement, alors que le bras droit caché restait immobile. Dans cette condition, il y avait donc un conflit sensoriel entre un bras « miroir et visuel » mobile et un bras caché « réel et proprioceptif » statique. Face à ce conflit sensoriel, les participants ressentaient une illusion de mouvement de leur bras caché et pourtant immobile. Cette illusion kinesthésique semble donc intimement liée à l'information visuelle plutôt que proprioceptive. Toutefois, la vitesse moyenne de déplacement évaluée subjectivement restait inférieure à la vitesse de déplacement du bras dans le miroir (Guerraz *et al.*, 2012). Cela signifie que la perception du mouvement ne résulte pas de la prise en compte exclusive de l'information visuelle émanant du miroir, mais résulte de l'intégration des informations visuelles avec les informations proprioceptives du bras caché. Des résultats similaires ont été retrouvés par Tsuge et collaborateurs (2012) concernant le sens des positions.

Dans le paradigme miroir, on notera que le poids alloué à la vision semble très largement supérieur à celui alloué à la proprioception musculaire. Toutefois, la prédominance visuelle reportée par certains auteurs n'est vraisemblablement qu'un cas extrême d'intégration de l'ensemble des informations à disposition, mais jouissant d'un poids très important dans le percept final.

3. L'intégration multisensorielle

Alors que nous avons détaillé de manière indépendante les différentes afférences qui permettent la mise à jour du schéma corporel, le défi de cette actualisation réside en réalité dans l'intégration de ces afférences et la résolution des conflits inter-sensoriels. Par exemple, les afférences visuelles et proprioceptives, comme tout signal sensoriel, sont naturellement bruitées (Faisal, Selen, & Wolpert, 2008) et peuvent de ce fait véhiculer des signaux sensiblement différents et donc non strictement redondants d'une modalité à l'autre. Cet écart peut d'ailleurs être accentué expérimentalement afin de comprendre la manière dont le SNC intègre ces différentes informations. Dans les modèles dominants actuels, il est établi que la perception émerge d'une intégration de toutes les informations reçues par le SNC pour produire une seule et unique représentation (Simon, 2009). C'est bien sûr vrai pour la représentation du schéma corporel qui est mise à jour sur la base de différents systèmes sensoriels et reflète une intégration complexe (Holmes & Spence, 2004). Nous détaillerons donc dans cette partie trois règles et mécanismes qui permettent cette intégration multisensorielle au service de la mise à jour du schéma corporel :

- le couplage et la prise en compte de toutes les informations disponibles,
- la pondération des informations selon leur fiabilité,
- la cohérence spatiale et temporelle de ces informations.

3.1 Les différents couplages sensoriels

La vision et le tact

Dans la majorité des situations, les chercheurs observent un couplage privilégié des informations visuelles et tactiles au profit de l'amélioration de différentes performances en lien avec son propre corps (Bensmaïa, Killebrew, & Craig, 2006; Gallace & Spence, 2005; Gray & Tan, 2002; Kennett, Taylor-Clarke, & Haggard, 2001). Ainsi, le jugement d'ordre temporel de deux stimuli tactiles sur les mains est-il perturbé lors d'un rapprochement de la position des mains visuellement déterminée (Gallace & Spence, 2005). Au contraire, la localisation

d'un stimulus tactile sur le bras est améliorée lorsque la vision du membre touché est rendue saillante (Kennett *et al.*, 2001). En outre, le déplacement concomitant d'indices visuels mobiles améliore le temps de réaction des sujets dans une tâche de localisation de stimuli tactiles, et ceci même si les stimuli visuels s'approchent de l'emplacement des stimuli tactiles sans les atteindre (Gray & Tan, 2002). Enfin, lors d'une tâche de discrimination de la vitesse d'un stimulus tactile, le jugement de la vitesse du stimulus visuel ajouté est intégré malgré le fait qu'il doit être ignoré pour réussir la tâche (Bensmaia *et al.*, 2006).

Ces observations comportementales dans leur ensemble suggèrent qu'au niveau du SNC un réseau supramodal traiterait les informations visuelles et tactiles automatiquement et de manière combinatoire. En effet, de nombreuses études électrophysiologiques, d'abord chez l'animal, ont identifié des neurones multisensoriels¹ visuo-tactiles dans un réseau très étendu recoupant un ensemble de régions corticales et sous-corticales. Les champs récepteurs visuo-tactiles de ces neurones sont tous centrés autour de parties du corps spécifiques (visage, bras et main) et restreints à l'espace qui les entoure immédiatement, l'espace péripersonnel (Fogassi *et al.*, 1996, 1999; Rizzolatti, Scandolara, Gentilucci, *et al.*, 1981; Rizzolatti, Scandolara, Matelli, *et al.*, 1981). Des neurones visuo-tactiles avec ces propriétés ont été détaillés au niveau :

- De la région ventrale inférieure du cortex pré-moteur (aire 6) (Brozzoli *et al.*, 2005; Graziano, Hu, & Gross, 1997; Graziano & Gross, 1994; Rizzolatti, Scandolara, Gentilucci, *et al.*, 1981).
- Du cortex pariétal postérieur (Hyvärinen & Poranen, 1974; Hyvärinen, 1981; Leinonen, Hyvärinen, Nyman, & Linnankoski, 1979; Leinonen & Nyman, 1979; Mountcastle, Lynch, Georgopoulos, Sakata, & Acuna, 1975; Robinson & Burton, 1980a, 1980b; Robinson, Goldberg, & Stanton, 1978), notamment l'aire pariétale inférieure 7b (Hyvärinen & Shelepin, 1979; Hyvärinen, 1981; Robinson & Burton, 1980a) et la section

¹ Les neurones dit multisensoriels ont d'abord été décrits dans le colliculus supérieur du chat par Stein et Meredith (1993) avec la particularité qu'à un niveau uni cellulaire, ceux-ci répondaient à plusieurs informations sensorielles à la fois (visuelles, auditives ou proprioceptives). Ce sont donc des neurones multisensoriels puisqu'ils peuvent répondre soit à différents types de stimuli, soit leur réponse à une modalité sensorielle peut être modifiée par une autre modalité sensorielle.

ventrale du sulcus intrapariétal (Avillac, Denève, Olivier, Pouget, & Duhamel, 2005; Avillac, Ben Hamed, & Duhamel, 2007; Colby, Duhamel, & Goldberg, 1993; Colby & Duhamel, 1991; Duhamel, Colby, & Goldberg, 1998).

- Des régions sous-corticales, notamment le putamen qui semble être une région de traitement visuo-tactile d'événements de l'espace péri personnel (Graziano & Gross, 1993). Le colliculus supérieur serait aussi impliqué dans l'intégration visuelle et tactile (Stein & Meredith, 1993; Wallace & Stein, 2007), même si à cet endroit les neurones visuo-tactiles ne semblent pas coder l'espace péri personnel de manière prioritaire (Brozzoli *et al.*, 2005).

Alors que la majorité des travaux princeps ont été réalisés chez le singe ou le chat, des données récentes de neuro-imagerie laissent penser que ce réseau de convergence visuo-tactile (cortex prémoteur, pariétal postérieur et sous cortical) existe aussi chez l'Homme (Banati, Goerres, Tjoa, Aggleton, & Grasby, 2000; Bremmer *et al.*, 2001; Lloyd, Morrison, & Roberts, 2006; Makin, Holmes, & Zohary, 2007; Pasalar, Ro, & Beauchamp, 2010; Sereno & Huang, 2006; Tal & Amedi, 2009). Ce réseau formerait donc un des principaux substrats de la représentation du schéma corporel (espace péripersonnel) (Graziano & Botvinick, 2002), de l'identification de notre propre corps (Ehrsson, Ehrsson, Spence, & Passingham, 2004; Ehrsson *et al.*, 2005; Ehrsson, 2007).

La vision et la proprioception musculaire

Lorsque les informations proprioceptives musculaires sont couplées aux informations visuelles, ceci par rapport à une condition unimodale, il y a une augmentation significative des performances dans différentes tâches impliquant le corps. Par exemple, des auteurs observent une amélioration du sens des positions (Holmes & Spence, 2005; Plooy, Tresilian, Mon-Williams, & Wann, 1998; van Beers, Sittig, & Denier van der Gon, 1999; Wann & Ibrahim, 1992), ou encore du sens du mouvement du bras (Guerraz *et al.*, 2012).

Comme pour l'intégration visuotactile, différentes régions cérébrales seraient impliquées dans cette intégration:

- Le cortex pré moteur coderait la position visuelle et proprioceptive du bras et de la main chez le singe (Graziano, 1999), mais aussi chez l'Homme (Ehrsson *et al.*, 2004).
- Le cortex pariétal postérieur associé au cervelet serait également nécessaire à l'intégration visuo-proprioceptive chez l'Homme, comme l'ont montré Hagura et collaborateurs avec des études psychophysiques de manipulation des informations proprioceptives et visuelles couplées à des études en IRMf (Hagura *et al.*, 2007, 2009).
- Le cervelet, à lui seul, traiterai aussi l'intégration des informations visuelles et proprioceptives lors de tâche de coordination visuo-motrices (Beppu, Suda, & Tanaka, 1984; Imamizu *et al.*, 2000; Liu, Ingram, Palace, & Miall, 1999; Liu, Robertson, & Miall, 2003).

Ehrsson et collaborateurs (2005) infèrent d'ailleurs que le sentiment d'appartenance de ses membres comme faisant partie de son corps dépendrait de ces zones d'intégration des informations proprioceptives musculaires et visuelles. Hagura et son équipe (2009) font l'hypothèse que le couplage de l'activité du cervelet gauche et du cortex pariétal droit lors de la perception proprio-visuelle serait le support cérébral de la mise à jour du schéma corporel au cours du mouvement.

Le tact et la proprioception musculaire

Au sein même des informations proprioceptives, il y a une intégration constante des informations afférentes provenant des muscles et de la peau au profit de la perception de mouvement. Ceci a été notamment démontré dans un paradigme de génération d'illusion d'un mouvement rotatif de la main (Kavounoudias *et al.*, 2008; Blanchard *et al.*, 2011). Les auteurs ont comparé la perception de mouvement selon que la stimulation des afférences tactiles (disque texturé rotatif) et musculaires (vibration) soit conjointe ou indépendante. Lors de la stimulation conjointe de ces afférences, une augmentation du gain de la perception du mouvement (latence, intensité) est observée.

Au niveau neuronal, Kavounoudias et collaborateurs (2008) ont observé une activation large des cortex moteurs et pré moteurs, de l'aire motrice supplémentaire, du lobule

pariétal inférieur, les aires motrices cingulaires et du cervelet, ceci indépendamment de la modalité sensorielle stimulée. Ce large réseau sensori-moteur est similaire à celui déjà décrit pour la perception d'un mouvement en général, que celle-ci soient induite par stimulation vibratoire musculaire (Casini *et al.*, 2006; Naito *et al.*, 1999; Naito *et al.*, 2002; Radovanovic *et al.*, 2002; Romaguère *et al.*, 2003), par déplacements passifs des articulations (Crutcher & DeLong, 1984; Mima *et al.*, 1999; Weiller *et al.*, 1996), ou bien encore générée en imagerie mentale (Decety, 1996; Naito *et al.*, 2002). L'intégration des deux informations sensorielles active quant à elle des aires multisensorielles spécifiques telles que le lobule pariétal inférieur, le sillon temporal supérieur, la région claustrum insula et le cervelet.

3.2 La pondération des afférences selon leur fiabilité

L'intégration conjointe de toutes les informations sensorielles est donc un principe de base de l'intégration multisensorielle. Néanmoins, toutes les informations disponibles ne sont pas prises en compte avec la même importance et de manière invariable. La pondération des informations les unes par rapport aux autres dépendrait de leur fiabilité selon le contexte (Guerraz *et al.*, 2012; Lackner & Taublieb, 1984; Mon-Williams, Wann, Jenkinson, & Rushton, 1997; Reichenbach, Thielscher, Peer, Bühlhoff, & Bresciani, 2009). Une modalité sensorielle est dite fiable « lorsqu'elle est performante, dans le contexte de la perception, sous tendant un apport informatif élevé et/ou une variabilité minimale » (Blanchard, 2013, p. 96). Au niveau neuro-anatomique d'ailleurs, l'importance accordée à une information sensorielle fiable est visible. Ainsi, plus la réponse d'un neurone bimodal à une afférence sensorielle est élevée (plus les récepteurs envoient de l'information), moins il y aura augmentation de la décharge neuronale lors d'une combinaison d'afférences, et inversement. C'est la règle physiologique d'efficacité inverse (Meredith & Stein, 1986b; Stein & Meredith, 1993).

Lorsqu'il y a dominance d'une source sensorielle par rapport à une autre cela s'explique par une baisse de la fiabilité d'une des afférences dont il est question. La dominance des informations proprioceptives a ainsi été observée lorsque les informations visuelles sont appauvries et donc moins fiables (Dizio, Lathan, & Lackner, 1993; Mon-Williams *et al.*, 1997;

Roll, Velay, & Roll, 1991). Dizio et ses collaborateurs (1993) dans un paradigme d'illusion de mouvement ont vibré l'extérieur des avant-bras de leurs participants. L'expérience se déroulait dans l'obscurité, seules deux diodes lumineuses, placées sur les index des participants, servaient de repères visuels (Figure 7). Dans ces conditions, il y a donc un conflit entre l'information visuelle (les diodes ne bougent pas) et l'information proprioceptive induite par la vibration (les avant-bras se déplacent). La vision des membres immobiles, possible uniquement grâce aux diodes, est trop appauvrie et n'empêche plus l'apparition de l'illusion de mouvement, comme c'était le cas dans d'autres expériences (Goodwin *et al.*, 1972b; Guerraz *et al.*, 2012; Lackner & Taublieb, 1984).

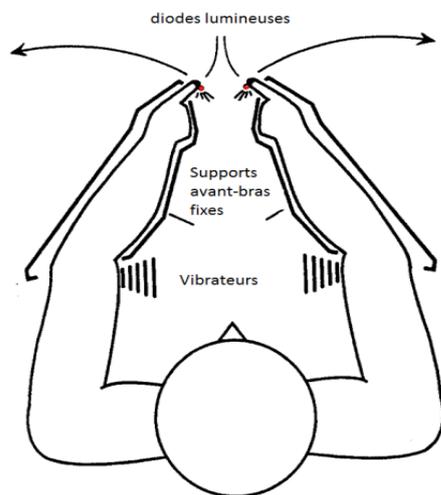


Figure 7. Dispositif expérimental de Dizio et collaborateurs (1993). La vibration des muscles intérieurs des bras induit une sensation de mouvement des bras en extension (flèches). Les diodes lumineuses placées sur les index, renvoie une information visuelle de la position effective et immobile des bras (opposée à l'information proprioceptive). D'après Dizio et collaborateurs (1993).

Enfin, dans un autre paradigme non plus vibratoire mais prismatique, Mon-Williams et collaborateurs (1997) ont utilisé un prisme pour dévier le champ visuel des participants et donc la vision de leur main. Lorsque les participants devaient déterminer la position de leur index, l'erreur d'appariement était, comme attendue, corrélée à la déviation prismatique visuelle. Autrement dit, les participants se fiaient à leur vision biaisée par le prisme afin de déterminer la position de leur doigt (Figure 8; dominance visuelle en contexte de vision optimale). En revanche, lorsque que les participants étaient placés dans l'obscurité et que seule une diode lumineuse servait de repère visuel, les participants faisaient moins d'erreur de localisation. Cela s'explique si l'on considère que cette fois-ci les participants se fiaient aux informations proprioceptives exactes et plus fiables que les informations visuelles dans ce contexte (Figure 8; contexte diode lumineuse). Ce paradigme confirme l'importance de la

fiabilité des informations selon le contexte. Mon-Williams, Tresilian et Wann (1999) estiment que « la vision constitue 90% de l'actualisation du schéma corporel, mais que seulement 10 % sont pris en compte dans le percept final lorsque l'éclairage est réduit » (p. 414). Fait intéressant, au niveau neuro-anatomique, lorsque les informations visuelles sont réduites à une simple diode lumineuse et donc moins fiables, celles-ci ne sont pas suffisantes pour activer les neurones du cortex moteur de la main vue (Touzalin-Chretien, Ehrler, & Dufour, 2010).

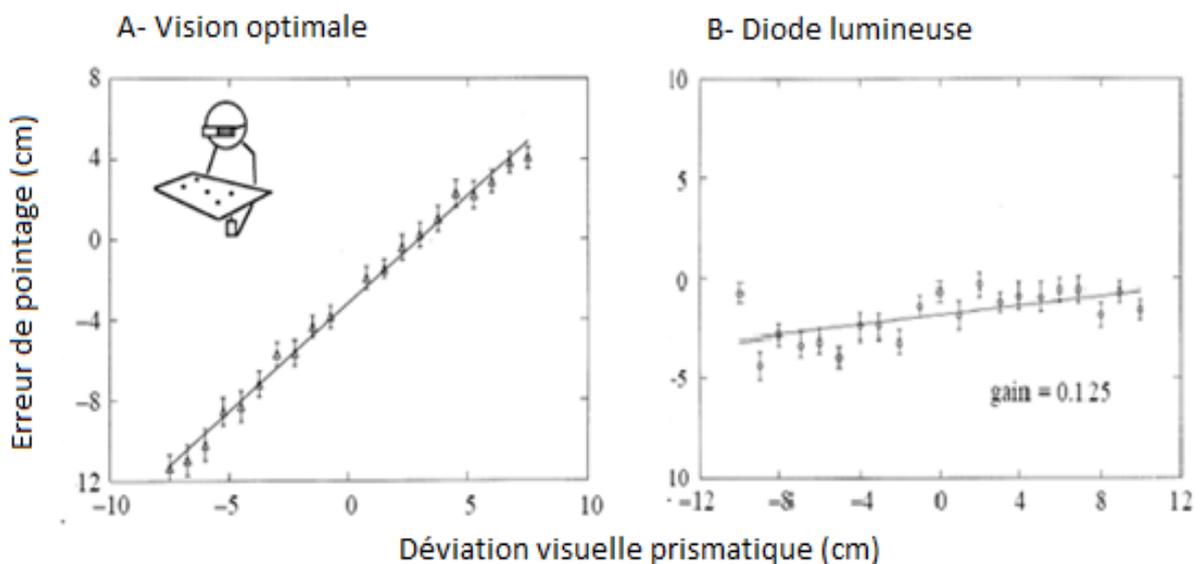


Figure 8. Représentation graphique de l'erreur de pointage entre l'index sur la table et celui sous la table (décalage en cm) en fonction du degré de déviation prismatique du champ visuel (de 10 cm vers la gauche, jusqu'à 10 cm vers la droite), en condition de vision optimale (A) ou en condition d'obscurité, où seule une diode lumineuse est placée sur l'index au-dessus de la table (B). D'après Mon-Williams et collaborateurs (1997).

Il est à noter que la fiabilité des informations, notamment celle de la vision, dépend d'autres paramètres que celui de la luminosité. Par exemple, les informations visuelles seraient plus fiables et donc privilégiées aux informations proprioceptives lorsque le bras est dans une direction radiale, et inversement dans la direction azimutale (van Beers *et al.*, 1999). Autre facteur de fiabilité, l'implication active ou passive du sujet. En effet, l'information visuelle revêt un poids plus important lors de la perception visuo-motrice active de la position de la main cachée derrière un miroir que lors d'une simple exposition visuelle passive. Ce poids de l'entrée visuelle augmente également avec la durée d'exposition à l'information visuelle (Holmes & Spence, 2005).

Dans la même logique mais de manière inversée, des auteurs ont cette fois-ci dégradé les afférences proprioceptives, par application d'une vibration diffuse, connue pour dégrader le sens de la position et le contrôle du mouvement (Bock *et al.*, 2007; Cordo, Gurfinkel, Bevan, & Kerr, 1995; Roll *et al.*, 1989). Les informations proprioceptives étant alors moins fiables, le poids alloué à la vision dans l'intégration multisensorielle était augmenté (Guerraz *et al.*, 2012).

En conclusion, les travaux de l'équipe de van Beers (van Beers, Sittig, & Denier van der Gon, 1996; van Beers *et al.*, 1999; van Beers, Wolpert, & Haggard, 2002) ont confirmé que le SNC ne se contenterait pas d'additionner les informations sensorielles, mais que celles-ci sont combinées de manière optimisée pour améliorer le sens des positions (van Beers *et al.*, 1996) et la kinesthésie (Guerraz *et al.*, 2012). Cette combinaison dépend de la fiabilité respective des informations sensorielles. Plus celle-ci est forte, plus la pondération de l'information sensorielle est élevée et domine le percept final (van Beers *et al.*, 1999; van Beers *et al.*, 2002).

3.3 La cohérence spatiale et temporelle

La dernière règle de l'intégration multisensorielle des informations afférentes que nous évoquons ici, concerne la nécessité d'une cohérence spatiale et temporelle des informations corporelles afférentes. C'est en effet une condition préalable et nécessaire à la réussite d'une intégration optimale de toutes les informations. La cohérence spatiale et temporelle renvoie au fait qu'à un instant donné, notre corps ne peut avoir qu'une configuration dans l'espace possible.

Par exemple, le paradigme d'illusion de la main en caoutchouc, que nous avons déjà évoqué (cf. RHI), est également intéressant afin de bien appréhender cette règle de cohérence spatiale et temporelle dans la construction du schéma corporel.

De nombreuses recherches ont été consacrées à la RHI chez les participants sains (Austen *et al.*, 2004; Costantini & Haggard, 2007; Ehrsson *et al.*, 2005; Kammers, de Vignemont, Verhagen, & Dijkerman, 2009; Schütz-Bosbach, Tausche, & Weiss, 2009; Tsakiris & Haggard, 2005; Valenzuela-Moguillansky, O'Regan, & Petitmengin, 2013). Pour rappel,

dans le paradigme classique de l'illusion de la main en caoutchouc, les participants voient une main en caoutchouc placée face à eux, dans une position similaire à celle que pourrait occuper leur propre main, qui elle est cachée de leur vue. L'illusion apparaît lorsque la main en caoutchouc (correspondance visuelle) est stimulée tactilement de manière synchrone avec la main réelle cachée (correspondance tactile). Dans cette situation, la congruence spatiale et temporelle des informations tactiles et visuelles conduit à une intégration optimale de la fausse main à son schéma corporel (Botvinick & Cohen, 1998; Ehrsson *et al.*, 2004, 2005). La corrélation visuelle et tactile qui entraîne l'illusion d'appartenance de la main en caoutchouc à son corps émergerait dans un espace visuo-tactile centré sur sa vraie main et qui serait mis à jour avec les changements dans la posture du corps (Costantini & Haggard, 2007). Ce qui signifie que l'émergence de l'illusion nécessite aussi que, spatialement, la fausse main soit dans une position anatomiquement plausible (Austen *et al.*, 2004; Pavani, Spence, & Driver, 2000).

Très récemment, Guterstam, Abdulkarim et Ehrsson (2015) ont montré que l'on pouvait modifier le schéma corporel au point que le participant ait l'illusion que son corps entier devienne invisible. Dans cette expérience et grâce à la réalité virtuelle, l'expérimentateur stimulait tactilement à l'aide d'un pinceau l'espace vide que le participant voyait à la place de son propre corps (tel un corps invisible), ainsi que les parties du corps du participant correspondantes (Figure 9). Lorsque la congruence spatiale et temporelle entre les stimulations visuelles et tactiles était respectée, les participants ressentait une sensation d'invisibilité forte (auto-report) et plus marquée que dans les conditions de non congruence. La cohérence spatiale et temporelle des stimulations permet donc de modifier fortement la perception de son corps, telle que reportée subjectivement (Expérience 1a). De manière tout à fait surprenante cette cohérence spatiale et temporelle a aussi des conséquences physiologiques (Expérience 1b). En effet, lorsque l'espace vide (virtuellement à la place du corps du participant) était menacé par un couteau, la réponse électrodermale de peur était plus marquée en condition de stimulation congruente. De même, dans une autre expérience, des auteurs ont manipulé cette fois-ci les informations tactiles (légère frappe avec un marteau sur la main) et auditive (bruit de marteau tapant le marbre) toujours de manière synchrone. Cela a suffi pour susciter l'illusion chez des participants que leur main se transformait en marbre et devenait plus rigide, plus lourde, plus dure, plus froide. Ces

sensations étaient accompagnées d'une modulation de la réponse électrodermale (Senna, Maravita, Bolognini, & Parise, 2014).



Figure 9. Afin de générer l'illusion d'un corps invisible, le chercheur Zakaryah Abdulkarim (à droite) touche un participant (à gauche) avec un pinceau en même temps qu'il touche l'espace vide que le participant voit en réalité virtuelle à la place de son propre corps.

D'après Guterstam et collaborateurs (2015) et national geographic. Crédits photo Staffan Larsson.

Dans les expériences que nous venons de décrire, il se produit une interaction entre différentes modalités sensorielles, de sorte que la proximité spatiale et la synchronisation temporelle de l'entrée visuelle et tactile, ou tactile et auditive, conduit à un empiétement sur l'entrée proprioceptive (Botvinick, 2004; Farnè, Pavani, Meneghello, & Làdavas, 2000). La cohérence spatiale et la synchronie temporelle permettent donc l'intégration d'informations (pourtant manipulées) et suffisent à entraîner une modification du schéma corporel avec des conséquences physiologiques et psychologiques. Armel & Ramachandran (2003) suggèrent que la corrélation forte entre deux entrées sensorielles est nécessaire, mais aussi suffisante pour que n'importe quel objet fasse partie du schéma corporel (même une table !). Tsakiris (2010) modèrera ce propos, en démontrant que l'objet assimilable au schéma corporel doit être en adéquation avec le modèle interne du corps contenant des informations structurelles importantes concernant les différentes parties corporelles.

L'activation des neurones multisensoriels dépend elle aussi de la coïncidence temporelle et spatiale. Ainsi, la réponse d'un neurone multisensoriel en condition bimodale est d'autant plus importante que les stimulations sont temporellement proches (Meredith, Nemitz, & Stein, 1987; Wallace, Wilkinson, & Stein, 1996) et issues d'une source spatiale équivalente (Kadunce, Vaughan, Wallace, Benedek, & Stein, 1997; Meredith & Stein, 1986a, 1986b, 1996). Lorsque ces règles physiologiques de coïncidence spatiale et temporelle sont

respectées, la réponse des neurones multisensoriels peut donc être optimisée. Si la réponse des neurones multimodaux est augmentée en condition multisensorielle, mais que celle-ci reste inférieure à la somme des réponses obtenues pour chaque stimulation unimodale, on parle d'une réponse neuronale additive. Si la réponse est supérieure à ce seuil, on parle d'une réponse neuronale superadditive (Stein, Stanford, Ramachandran, Thomas, & Rowland, 2009).

Chez l'Homme, ces « suractivations » neuronales permettent de décrire différentes aires cérébrales, substrat de l'intégration multisensorielle en général (pour une revue voir: Stein & Stanford, 2008), et de la mise à jour du schéma corporel en particulier (e.g. le codage visuel et tactile de la main ; Gentile, Petkova, & Ehrsson, 2011). Ces zones se situent dans le cortex préfrontal inférieur, le cortex prémoteur, et le cortex pariétal postérieur (Figure 10; Gentile *et al.*, 2011; Stein & Stanford, 2008) et recourent donc les aires d'intégration visuo-tactile et visuo-proprioceptive et, bien sûr, les aires associées au schéma corporel que nous avons décrites précédemment dans cette introduction.

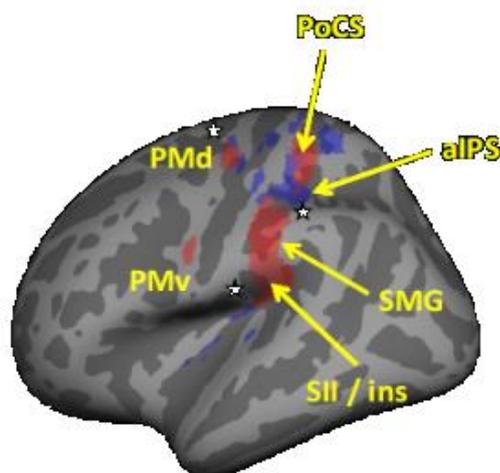


Figure 10. Illustration des réponses neuronales super additive (bleue) et additive (en rouge) à une stimulation multisensorielle (hémisphère gauche). Un réseau d'intégration multisensorielle maximisée se situe au niveau de :

PMv : cortex pré moteur ventral ;

PMd : cortex prémoteur dorsal ;

PoCS : sulcus post central ;

aIPS : sulcus intrapariétal antérieur ;

SMG : gyrus supramarginal ;

SII/ins : cortex somatosensoriel secondaire et insula.

D'après Gentile et collaborateurs (2011)

4. Schéma corporel et comportement moteur

Le schéma corporel est considéré comme un support à partir duquel une motricité adaptée va pouvoir se mettre en place. A ce titre, sa mise à jour grâce à l'intégration sensorielle (cf. supra) est une nécessité de chaque instant. Le lien entre schéma corporel et comportement moteur n'est cependant pas si aisé à démontrer. En effet, poser l'hypothèse de l'influence du schéma corporel (et non du corps) sur la motricité soulève des problèmes méthodologiques. Ainsi, lorsque le schéma corporel est adapté (comme celui-ci est toujours sensé l'être), ce dernier reflète la morphologie et les positions effectives du corps. Etant donné que le corps et sa représentation sont donc normalement largement confondus, il est difficile de savoir si les comportements moteurs sont bien organisés à partir de la représentation interne du corps.

Afin de montrer les liens spécifiques entre schéma corporel et comportement moteur et de tester dans quelle mesure les comportements moteurs s'organisent sur la base du schéma corporel, l'étude de certaines « distorsions » de ce corps représenté s'avère particulièrement utile. Dans ce manuscrit, nous appelons « distorsion du schéma corporel » tout décalage entre la représentation du corps (schéma corporel) et le corps « réel ». Ce décalage peut être consécutif à des changements corporels majeurs, pathologiques ou sains, mais aussi induit expérimentalement à des fins thérapeutiques ou de recherche fondamentale.

4.1 Changements morphologiques majeurs, distorsion du schéma corporel et comportement moteur

Comme nous l'avons vu auparavant, le schéma corporel est mis à jour à tout instant sur la base d'afférences sensorielles notamment. Toutefois, cette dimension très dynamique du schéma corporel au service de la détection fine des changements de positions corporelles semble se télescoper avec un aspect plus rigide, parfois hermétique de cette représentation face à des modifications morphologiques majeures. En effet, des arguments expérimentaux

suggèrent qu'une distorsion du schéma corporel, tout du moins transitoire, serait présente lors de chaque changement corporel massif (e.g. amputation, pic de croissance, grossesse).

Amputation, chirurgie et comportement moteur

Après la perte d'un membre, entre 90 et 98% des patients adultes amputés présentent un syndrome de « membre fantôme », c'est-à-dire qu'ils ont l'impression que leur « *membre amputé est toujours présent et, dans certains cas, ils ressentent des douleurs ou des crampes dans le membre amputé* » (Ramachandran & Hirstein, 1998, p. 1603). Cette sensation « fantôme » serait liée à un réseau neuronal vaste dont une activité du cortex pariétal postérieur. La réorganisation et la plasticité observée au niveau du cortex somatosensoriel primaire dans l'amputation serait quant à elle en partie indépendante de ces sensations fantômes (Flor *et al.*, 2000; Grüsser *et al.*, 2001). Etant donné l'importance du cortex pariétal dans le maintien et la construction du schéma corporel (Daprati *et al.*, 2010; Desmurget & Sirigu, 2009), la sensation fantôme semble être, au moins en partie, liée à une mauvaise mise à jour et à une distorsion du schéma corporel suite à la perte soudaine du membre. Berlucchi et Aglioti (1997) rapportaient d'ailleurs déjà que les sensations fantômes provenaient « d'activités neuronales qui étaient liées initialement à la représentation consciente de la partie du corps perdue » (p. 564).

La distorsion du schéma corporel chez les patients amputés s'accompagne également d'une « motricité fantôme ». Certains patients affirment ainsi pouvoir bouger leur segment amputé et par exemple, dire au revoir avec leur main amputée ou encore serrer la main d'un tiers. Cette capacité motrice résiduelle est le versant « le moins connu de l'ensemble du phénomène de membre fantôme » (Raffin, 2011, p. 8). Raffin a néanmoins montré dans sa thèse, au moyen de tests comportementaux et d'exams en IRMf, que les mouvements de membre fantôme rapportés par les patients s'apparentent à une forme d'exécution motrice plutôt qu'à une simple sensation de mouvement (kinesthésie). Les patients continueraient donc d'« agir » avec leur membre amputé, même si cette action est bien sûr rendue impossible. Il semble donc que l'intention motrice et le « comportement moteur » du membre amputé soient spécifiquement liés à la distorsion acquise du schéma corporel.

En dehors du cas extrême de l'amputation, le lien entre comportement moteur et schéma corporel peut être aussi observé après une chirurgie reconstructive et/ou plastique, lors de changements brusques de la longueur de certains segments corporels. Par exemple, l'étude de cas d'un patient achondroplasique², après l'extension chirurgicale de ses membres, met en évidence des problèmes de coordination motrice inter-segmentaire, mais aussi des erreurs d'estimation de distances à parcourir (Dominici *et al.*, 2009). De même, après une chirurgie plastique avec des modifications corporelles importantes (additives ou réductives), des difficultés motrices transitoires ont été observées (Saggini, Iodice, Saggini, Scuderi, & Bellomo, 2012). Il s'agissait de modifications dans la posture et sur le balancement naturel du corps, avec un retour à la normale au bout d'un an. En résumé, la distorsion transitoire du schéma corporel, suite à la perte, l'élongation, ou la réduction brutale d'une partie du corps semble donc bien moduler spécifiquement le comportement moteur.

Croissance, grossesse et comportement moteur

Il existe d'autres modèles de changements corporels majeurs, mais cette fois-ci non pathologiques. Le premier apparaît très tôt au décours de la vie et se rapporte aux périodes de croissance. En effet, des pics de croissance sont observés d'abord chez le nourrisson puis à l'adolescence, lors la puberté. Le poids de naissance des nourrissons double entre la naissance et 4/5 mois, puis triple entre 12 et 14 mois. De plus, entre 3/4 ans, les enfants atteindront le double de leur taille de naissance (Fine, 2008). De même, lors de la puberté soit entre 10 ans et 16 ans, un « pic » de croissance avec une augmentation de la taille entre 8 et 10 cm par an est observé (Figure 11; Tanner, 1981).

La distorsion éventuelle du schéma corporel due à ces changements morphologiques est toutefois difficile à différencier de la maturation progressive du schéma corporel durant l'enfance (Assaiante *et al.*, 2014; Assaiante, 2012; Rochat, 1998). En effet, le développement du schéma corporel suit le rythme du développement cognitif de l'enfant (Assaiante *et al.*,

² L'achondroplasie est une maladie des os associée à un nanisme avec raccourcissement spécifique de la racine des membres.

2014). Le schéma corporel va ainsi fortement se développer jusqu'à l'âge de huit ans, mais aussi se perfectionner durant l'adolescence, en parallèle des mutations cérébrales structurales et fonctionnelles du SNC (Bourgeois, Bourgeois, & Demotes-Mainard, 2001). Néanmoins et dans tous les cas, qu'il s'agisse d'un manque de maturité de la représentation ou d'un défaut de mise à jour, il existerait durant cette période des distorsions entre le schéma corporel et le corps.

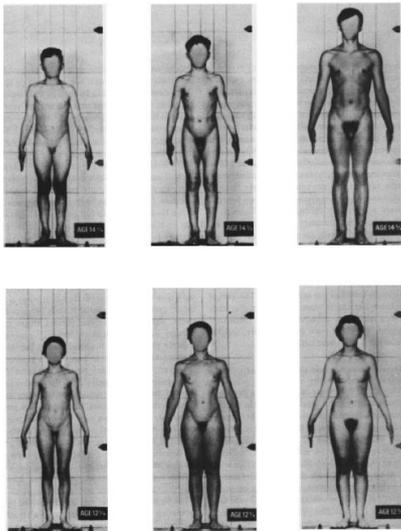


Figure 11. Trois garçons âgés de 14 ans à trois stades différents de leur puberté, 3 filles de 12 ans à trois stades différents de leur puberté. D'après Tanner, 1981.

En parallèle de ces distorsions et au moment de la puberté précisément, des maladresses surviennent (Tanner, 1962). Il est intéressant de noter que l'apparition de difficultés motrices, de coordination par exemple, est étroitement liée aux changements morphologiques (Hirtz & Starosta, 2002; Visser, Geuze, & Kalverboer, 1998). Ainsi, les maladresses motrices rapportées à cet âge ont été, de manière assez intuitive, associées aux changements corporels et à un dépassement des capacités d'actualisation du schéma corporel via les afférences sensorielles, entraînant une mauvaise localisation du corps dans l'espace (Longo *et al.*, 2010) avec des conséquences motrices.

Outre la croissance, la grossesse est aussi un modèle de distorsion du schéma corporel du sujet sain, mais qui apparaît cette fois-ci sur une représentation la plupart du temps déjà mature. En effet, les femmes enceintes prennent du poids et ont une morphologie qui change rapidement en seulement neuf mois, puis après l'accouchement dans la période dite de *post partum*. Certaines femmes prennent jusqu'à 20 kg ou plus (Bracero & Byrne, 1998). La prise de poids est très rapide au second semestre (Carmichael,

Abrams, & Selvin, 1997) et le poids est principalement pris au niveau du ventre, plus de 31% de la taille originale (Jensen, Doucet, & Treitz, 1996). Des particularités perceptives apparaissent chez la femme enceinte, telle qu'une baisse de la sensibilité aux chatouilles du côté droit du corps (Ruggieri, Milizia, & Romano, 1979). Ces derniers auteurs lient ce défaut de sensibilité aux modifications et aux difficultés d'adaptation du schéma corporel au cours de la grossesse. Dans la même lignée d'interprétation que Longo et ses collègues (2010) à propos de l'adolescence, Franchak et Adolph (2014) supposent que pour la femme enceinte la perception du corps et des possibilités d'action avec l'environnement pourraient être en décalage avec les nouvelles métriques corporelles.

De manière intéressante, face à la prise de poids rapide et aux changements morphologiques importants, des maladrotes motrices sont rapportées chez la femme enceinte (collision avec l'environnement), comme durant l'adolescence. D'ailleurs, des livres populaires anglais (Murkoff & Mazel, 2008) mais aussi français (Stone, Eddleman, Duenwald, & Bensimhom, 2010) alertent les femmes enceintes sur ces collisions et maladrotes éventuelles durant la grossesse. Toutefois, dans un protocole expérimental et lors d'une tâche locomotrice de passabilité d'ouvertures, les participantes enceintes présentaient un comportement locomoteur adapté (Franchak & Adolph, 2014).

En résumé, l'ensemble de ces études fait apparaître que tout changement morphologique rapide voir brutal, qu'il soit pathologique ou sain, peut entraîner des distorsions (tout du moins transitoires) du schéma corporel. En outre, nous avons vu que ces distorsions morphologiques du schéma corporel s'accompagnent de perturbations du comportement moteur plus ou moins marquées. Il s'agit d'autant de preuves quant à l'implication importante du schéma corporel comme support du comportement moteur. Toutefois, nous constatons aussi que le comportement moteur n'est pas exactement le reflet de la distorsion morphologique du schéma corporel. Dans la plupart des cas il s'agit d'anomalies motrices transitoires et qui ne se traduisent pas toujours par des comportements moteurs inadaptés, comme pour la grossesse par exemple. Dans les premiers travaux expérimentaux de cette thèse (Etude 1 et 2), nous avons voulu évaluer de manière plus précise le lien entre distorsion morphologique du schéma corporel et comportement moteur. Nous avons ainsi voulu savoir si le surdimensionnement du schéma corporel, récemment rapporté dans l'anorexie mentale cette fois-ci (Guardia *et al.*, 2010,

2012), avait un impact sur la locomotion des patientes (Etude 1). L'anorexie mentale nous semblait être un modèle particulièrement intéressant car cette pathologie s'accompagne d'un changement morphologique d'importance égale, mais inverse à celui observé durant une grossesse. Nous avons également voulu savoir si cette distorsion du schéma corporel était bien spécifiquement liée à la perte de poids massive inhérente à cette pathologie, plutôt qu'à la pathologie psychiatrique en tant que telle (Etude 2). Nous présenterons l'état de l'art ainsi que nos expérimentations sur ce sujet en partie 1 de ce document.

4.2 Manipulation expérimentale, distorsion du schéma corporel et comportement moteur

Les distorsions entre le schéma corporel et le corps ne s'observent pas uniquement lors de changements corporels majeurs, mais peuvent être aussi induites expérimentalement. Dans cette partie nous évoquerons les distorsions expérimentales induites entre le schéma corporel et les positions segmentaires et à des fins de recherche fondamentale. L'observation du comportement moteur lors de ces distorsions artificielles du schéma corporel confirme également son rôle central en ce qui concerne la motricité.

Schéma corporel et motricité volontaire

La distorsion entre le schéma corporel et les positions segmentaires, induite expérimentalement, peut avoir des conséquences sur différents comportements moteurs volontaires (Guerraz, Caudron, Thomassin, & Blouin, 2011; Guerraz, Navarro, Ferrero, Cremieux, & Blouin, 2006; Mars, Honoré, Richard, & Coquery, 1998). Par exemple, l'équipe de Guerraz (2011, 2006) a induit une distorsion entre la position effective de la tête et sa représentation au niveau du schéma corporel, ceci grâce au « phénomène retour ». Ce « phénomène retour » consiste en une illusion de lent déplacement de la tête vers une position canonique (alignée avec le tronc), alors que celle-ci est maintenue dans une position inclinée. Dans cette situation expérimentale, Guerraz et collaborateurs (2011, 2006) ont observé que la production motrice de formes géométriques (e.g. dessin d'une maison) déviait selon la position perçue de la tête de celui qui dessine, mais n'était pas influencée

par la position effective de la tête. Des résultats similaires ont été rapportés dans des tâches de pointage de cibles (Mars *et al.*, 1998).

Ces résultats laissent à penser que c'est la position représentée du segment corporel qui détermine la production motrice et non la position réelle de celui-ci.

Schéma corporel et motricité involontaire

La distorsion entre le schéma corporel et les positions segmentaires paraît aussi impacter les mouvements involontaires automatiques ou réflexes, tel que le post effet moteur. Le post-effet moteur est aussi appelé réflexe tonodynamique, réflexe de post-contraction, ou encore phénomène de Kohnstamm, du nom de celui qui l'a décrit en premier en 1915 (cité par Fessard & Tournay, 1949, p. 217). Il s'agit d'un mouvement involontaire et durable qui apparaît suite à une contraction musculaire isométrique³ intense et de longue durée (Craske & Craske, 1986; Duclos, Roll, Kavounoudias, & Roll, 2007; Ghafouri, Thullier, Gurfinkel, & Lestienne, 1998; Gurfinkel, Levik, & Lebedev, 1990; Ivanenko, Wright, Gurfinkel, Horak, & Cordo, 2006). Afin de mieux se représenter ce mouvement, il faut savoir que le post effet moteur est souvent utilisé comme un jeu dans les cours de récréation. C'est le cas par exemple lorsqu'un enfant enserre les bras d'un autre. L'enfant enserré ne peut plus bouger et force alors autant que possible pour essayer de lever ses bras. Quand ce dernier est délivré de son emprise, ses bras s'élèvent alors « tout seuls », dans une sorte de « lévitation ». Ce mouvement involontaire serait lié à la fois à des composantes périphériques (afférences augmentées après la contraction soutenue; Gregory, Morgan, & Proske, 1987; Hagbarth & Nordin, 1998), mais aussi à des composantes centrales (excitation prolongée des structures centrales; Duclos *et al.*, 2007).

Gurfinkel et Levick (1991) ont montré l'influence d'une distorsion entre le schéma corporel et les positions segmentaires sur ce post effet moteur. Avant d'induire cette distorsion, les auteurs ont tout d'abord observé un post effet moteur, sur les membres inférieurs cette fois-ci. Les participants étaient assis, la tête positionnée dans l'axe du tronc.

³ Une contraction musculaire isométrique est utilisée pour résister à une contrainte sans qu'il n'y ait de mouvement articulaire (absence de déplacement).

Après une contraction isométrique intense et durable, un réflexe de post-contraction apparaissait dans le sens d'une extension symétrique des deux jambes. Suite à une rotation de la tête vers l'épaule, les post-effets moteurs au niveau des jambes devenaient asymétriques, comme cela avait déjà été démontré par Wells (1944). Cette asymétrie s'explique par le réflexe nuchal qui redistribue le tonus musculaire. Dans le cas d'une rotation de la tête à droite, l'extension du genou droit était inhibée alors que celle du gauche était amplifiée et inversement lorsque la tête était tournée vers la gauche. Toutefois, cette dissymétrie ne s'observe pas (ou peu) lorsque la tête du sujet est perçue comme étant dans l'alignement du tronc bien que physiquement orientée vers l'épaule (« phénomène retour »). Ceci a été observé alors qu'il n'y a pas eu de changement d'activation périphérique et uniquement lorsque les participants avaient les yeux fermés. Dès que le participant ouvrait les yeux, l'asymétrie revenait brutalement comme elle l'était initialement. Cela signifie que ce serait le schéma corporel en tant que tel, et non les positions segmentaires réelles, qui serviraient de support à ce comportement moteur involontaire.

L'ensemble des études exposées dans cette partie fait apparaître qu'une distorsion du schéma corporel, induite expérimentalement grâce au « phénomène retour », peut avoir un impact sur le comportement moteur volontaire tout autant qu'involontaire. Ces résultats laissent à penser que tout paradigme permettant de dissocier le schéma corporel et le corps pourrait impacter le comportement moteur. Nous avons néanmoins voulu savoir si tel était le cas en ce qui concerne le paradigme miroir. En effet, dans ce paradigme, grâce au miroir et à la manipulation des afférences visuelles, il est possible d'induire une distorsion entre le corps et sa représentation. Le paradigme miroir est beaucoup utilisé à des fins thérapeutiques, dans la perspective soit de soulager certaines douleurs chez les patients amputés par exemple, soit de faciliter les mouvements volontaires chez les patients hémiparétiques. Nous exposerons plus en détail la littérature à ce sujet ainsi que les expérimentations que nous avons menées quant à l'effet du paradigme miroir sur le comportement moteur volontaire (Etude 3) et involontaire (Etude 4), dans la partie 2 de ce document.

5. Hypothèses et objectifs expérimentaux

Dans cette introduction théorique générale, nous avons vu que le schéma corporel est défini comme une représentation interne et dynamique du corps, des positions relatives des segments corporels, mais aussi de la morphologie. Dans des conditions normales, cette représentation possède la propriété de se mettre à jour constamment. Cette mise à jour est possible grâce à l'intégration conjointe de différentes sources d'informations notamment visuelles et proprioceptives (tact inclus). Cette actualisation permet l'adéquation entre le schéma corporel d'une part, et les positions / la morphologie d'autre part. Grâce à cette adéquation, le sens des positions et la kinesthésie, qui sont deux composantes du schéma corporel, demeurent efficaces.

Il arrive cependant que des distorsions entre le schéma corporel et la morphologie apparaissent, soit suite à des changements corporels massifs pathologiques (amputation, chirurgie) ou au décours de la vie (croissance, grossesse). Des distorsions entre le schéma corporel et les positions segmentaires peuvent aussi être induites expérimentalement (« phénomène retour »). Nous avons vu que toutes ces distorsions du schéma corporel avaient des conséquences plus ou moins importantes sur différents comportements moteurs. Le comportement moteur serait donc bien modulé, au moins en partie, par le schéma corporel. Toutefois, les conséquences d'une distorsion du schéma corporel sur le comportement moteur ne semblent pas être systématiques et d'intensité identique. C'est par exemple le cas pour la femme enceinte, qui malgré une distorsion morphologique du schéma corporel suite à la prise de poids rapide, conserve pourtant un comportement locomoteur adapté. L'objectif de ce travail doctoral était donc de mieux comprendre l'intrication entre schéma corporel et comportement moteur. Nous souhaitons savoir dans quelle mesure un lien fort et réciproque entre schéma corporel et comportement moteur pouvait être observé.

Dans un premier temps, nous avons voulu savoir si une distorsion morphologique, inverse à la grossesse mais de plus grande importance, telle que celle rapportée récemment dans l'anorexie mentale, pouvait avoir des conséquences sur la locomotion de ces patientes (partie 1). Nous avons également cherché à évaluer si une distorsion entre le schéma corporel et les segments corporels induite expérimentalement chez le participant sain, mais

dans un autre paradigme que celui du « phénomène retour », avait des conséquences sur le couplage bimanuel tant volontaire, qu'involontaire. Le paradigme miroir, bien connu en psychologie expérimentale et en rééducation neurologique pour sa capacité à modifier le schéma corporel, a été utilisé à cette fin (partie 2). Nous supposons que toutes les distorsions du schéma corporel induites dans nos études, de par leur importance, auraient un impact direct sur les différents comportements moteurs évalués. Enfin, nous avons testé si le comportement moteur pouvait avoir en retour une influence sur le schéma corporel. Nous supposons que les comportements moteurs, notamment l'intention motrice qui en est à l'origine, pourraient moduler le schéma corporel, notamment la kinesthésie, dans le paradigme miroir (partie 3).

Partie I. Distorsion entre schéma corporel et morphologie dans l'anorexie mentale : conséquences sur les comportements moteurs

Lorsque James (1890) écrivait « *our bodies themselves, are they simply ours, or are they us* » (p. 292), l'auteur amenait déjà de façon percutante l'aspect central du corps et donc de ses représentations au niveau cortical dans la construction de ce que nous sommes : « *la perception de soi et de son identité personnelle, l'estime de nous-même et de notre santé mentale en général* » (Longo, 2015, p. 6). En effet, lorsque les représentations corporelles sont perturbées, cela peut conduire à diverses pathologies psychiatriques et neurologiques, à une souffrance psychique et physique (de Vignemont, 2010). C'est par exemple le cas du trouble dysmorphophobique qui correspond à une préoccupation ou une obsession excessive concernant un défaut dans l'apparence physique, qu'il s'agisse d'une imperfection légère réelle, ou bien imaginée (Phillips, Didie, Feusner, & Wilhelm, 2008). La perturbation des représentations corporelles est aussi importante dans les troubles du comportement alimentaire (TCA), et notamment dans l'anorexie mentale. Dans ce type de trouble mental, les patients souffrent d'une focalisation sur leur poids et sur les dimensions surestimées de leur corps (Treasure, Claudino, & Zucker, 2010), comme l'illustre la Figure 12.



Figure 12. Illustration du sentiment de surestimation corporelle dans l'anorexie mentale. Fotofolia®

Dans la première partie de ce travail doctoral, nous nous sommes particulièrement intéressés au symptôme de surestimation corporelle chez la patiente souffrant d'anorexie mentale. Dans un premier temps, nous présenterons les caractéristiques de ce symptôme et la nécessité de mieux le comprendre et de le prendre en charge. Ensuite, nous aborderons les différents niveaux de représentations corporelles altérés qui seraient à l'origine de ce symptôme. Nous présenterons notamment l'hypothèse, longtemps dominante, d'un dysfonctionnement des représentations corporelles conscientes, des attitudes et des émotions envers son corps (Cash & Deagle, 1997; Skrzypek, Wehmeier, & Remschmidt, 2001). Nous présenterons ensuite des arguments expérimentaux récents qui révèlent, qu'en plus du dysfonctionnement des représentations conscientes du corps, s'ajouterait une distorsion du schéma corporel. Il y aurait dans l'anorexie mentale une altération des représentations sensori-motrices du corps, dans le sens d'un surdimensionnement du schéma corporel (Guardia *et al.*, 2010; Nico *et al.*, 2010).

Notre objectif expérimental dans cette partie a été d'évaluer l'impact d'un schéma corporel surdimensionné sur les comportements moteurs des patientes souffrant d'anorexie mentale (tâche locomotrice de passabilité de différentes largeurs d'ouverture (Etude 1)). Nous tenons également à comparer les résultats de cette première étude aux performances d'une patiente ayant subi une perte de poids rapide sans souffrir d'anorexie mentale (Etude 2). L'objectif de cette seconde étude était de déterminer si le comportement locomoteur inadapté retrouvé chez les patientes (Etude 1) était lié à la distorsion du schéma corporel et à une absence de prise en compte de la perte de poids massive et rapide inhérente à cette pathologie, plutôt qu'à la pathologie psychiatrique en tant que telle.

1. L'anorexie mentale et les représentations corporelles

1.1 La gravité de la pathologie et l'importance du symptôme de surestimation corporelle

L'anorexie mentale est une maladie psychiatrique grave, potentiellement mortelle qui touche principalement les femmes. En moyenne environ 1% des femmes en souffriront au cours de leur vie, contre 0.3 % des hommes (Hudson, Hiripi, Pope, & Kessler, 2007; d'après l'institut national des statistiques sur la comorbidité d'Harvard, USA). C'est d'ailleurs dans un but de meilleure représentativité que la population clinique de nos études était composée uniquement de femmes. Une revue de littérature récente a rassemblé l'ensemble des travaux parus entre les années 2000 et 2011, concernant la prévalence, l'incidence et la mortalité de l'anorexie mentale (Roux, Chapelon, & Godart, 2013). Le pronostic pour les patients est relativement pauvre. En moyenne, seules 47% des personnes traitées pour anorexie mentale ont une récupération totale, 34% montrent simplement une amélioration des symptômes, 21% conserveront un trouble de l'alimentation chronique et 5% meurent des suites de la pathologie.

Selon les critères diagnostiques du DSM-V (American Psychiatric Association, 2013), l'un des principaux symptômes de cette pathologie est une « *perturbation dans la façon dont le poids ou la forme du corps est perçue, une influence accrue de la forme du corps et du poids sur l'auto-évaluation, ou un manque persistant de reconnaissance de la gravité de l'état physique actuel* ». Étonnamment et alors même que ces patientes sont dans un état de dénutrition sévère, elles perçoivent leur corps comme étant plus gros qu'il ne l'est réellement :

« Ainsi, écoutant les mots du corps de ces patientes, nous observons des préoccupations récurrentes concernant les volumes du corps et surtout du ventre. Elles expriment leur crainte imaginaire que le ventre gonflerait sans limites, à l'infini. Tout comme un début de prise de poids provoque la même crainte que cela ne s'arrêterait jamais. On voit bien là une difficulté à intégrer les limites du corps, une perception altérée de l'enveloppe corporelle. » (Meyer, 2013)

Cette distorsion de la représentation du corps et ses liens avec l'insatisfaction corporelle (Fairburn, 2008), jouent un rôle important dans l'apparition de la pathologie (Beato-Fernández, Rodríguez-Cano, Belmonte-Llario, & Martínez-Delgado, 2004; de Berardis *et al.*, 2007; Heilbrun & Friedberg, 1990; Stice & Shaw, 2002), mais cela a aussi un effet sur la gravité et le maintien des troubles (Schlegl, Quadflieg, Löwe, Cuntz, & Voderholzer, 2014; Stice & Shaw, 2002). De plus, il semble que plus les patientes sont amaigries, plus elles tendent à surestimer la taille de leur corps (Smeets, Smit, Panhuysen, & Ingleby, 1997). Nous voyons bien qu'il y a un réel enjeu à comprendre, mais aussi à traiter le symptôme de surestimation corporelle dans l'anorexie mentale.

1.2 Un symptôme de surestimation corporelle, mais plusieurs représentations impliquées

Afin de mieux comprendre ce symptôme de surestimation corporelle, il faut appréhender la multidimensionnalité de la représentation corporelle chez le sujet sain. Dans la littérature, il y a un consensus à propos d'une pluralité des représentations corporelles, représentations qui vont bien au-delà du cortex somatosensoriel primaire (Longo *et al.*, 2010). Traditionnellement, ces représentations corporelles peuvent être classées en deux catégories distinctes. D'un côté, il y a le niveau de la perception du corps lié au concept du schéma corporel ; de l'autre il y a le niveau de la connaissance du corps, lié à l'élaboration de l'image consciente du corps (émotions, attitudes envers le corps). Cette théorie dyadique des représentations corporelles est partagée par de nombreux auteurs (de Vignemont, 2006; de Vignemont, 2010; Dijkerman & De Haan, 2007; Gallagher, 2005; Longo *et al.*, 2010; Paillard, 1999). Dans cette perspective, le schéma corporel est vu comme une composante sensori-motrice, plutôt primaire, inconsciente, et implicite de la représentation corporelle. Ce schéma corporel est impliqué particulièrement dans la perception sensorielle de son corps, lorsque nous nous imaginons réaliser une action ou lorsqu'on la réalise effectivement (Paillard, 1999; Schwoebel & Coslett, 2005; de Vignemont, 2010). A l'opposé, l'image du corps serait une représentation plus consciente d'ordre esthétique, émotionnel et social de son propre corps et qui regrouperait également les attitudes que l'on a envers son corps (Cash & Deagle, 1997; de Vignemont, 2010; Longo *et al.*, 2010).

Depuis de nombreuses années, les études sur la surestimation du corps chez les patientes souffrant d'anorexie mentale ont souvent mis l'accent sur l'implication des représentations conscientes et émotionnelles du corps, soit une implication du niveau de l'image du corps (Cash & Deagle, 1997; Skrzypek *et al.*, 2001). L'image du corps renverrait donc au point de vue subjectif que la patiente a de son apparence physique, basée sur l'auto-observation de son corps et en lien avec le degré de satisfaction de la forme et de la taille de son corps. Dans cette perspective, les patientes s'imagineraient plus grosses qu'elles ne le sont réellement et ne s'aimeraient pas ainsi. Le lien de cause à effet « intuitif » entre le symptôme de surestimation corporelle évalué dans l'anorexie mentale et un trouble de l'image consciente du corps pourrait notamment être dû aux outils classiquement utilisés pour évaluer la surestimation corporelle.

Actuellement, deux types de mesures sont classiquement utilisés. Il y a les mesures dites perceptuelles et les mesures attitudinales (Anderson, Lundgren, Shapiro, & Paulosky, 2004; Cash & Deagle, 1997; Sepúlveda, Botella, & León, 2002). Parmi les mesures perceptuelles, les « *Contour Drawing Scales* » (Gardner & Brown, 2010; Gardner, Jappe, & Gardner, 2009), adaptées ou originales, sont les plus utilisées. Dans ces évaluations, les patientes doivent déterminer parmi différentes silhouettes celle qui serait la plus proche de la silhouette qu'elle pense avoir (Figure 13). A partir de là, le clinicien peut calculer un indice de surestimation corporelle. Pour ce faire, il est nécessaire de comparer l'indice de masse corporelle (IMC) de la silhouette désignée et l'IMC réel de la patiente. L'IMC est un rapport entre le poids et la taille élevée au carré ($\text{poids (kg)}/\text{taille(m)}^2$). Cet indice permet de déterminer la corpulence d'une personne, mais en la rapportant à sa taille. L'Organisation Mondiale de la Santé (OMS) a défini cet IMC comme le standard pour évaluer les risques liés au surpoids (ou à la maigreur pathologique)⁴. En plus des tests basés sur l'observation de silhouettes, les mesures dites attitudinales sont aussi utilisées pour évaluer la surestimation corporelle dans les services de TCA. Il s'agit souvent de questionnaires d'auto-évaluation, tels que l'« *Eating Disorders Inventory* » (EDI-II ; Garner, Olmstead, & Polivy, 1983), ou le « *Body Shape Questionnaire* » (BSQ; Cooper, Taylor, Cooper, & Fairburn, 1987). L'échelle EDI-

⁴ IMC > 40 : obésité morbide ou massive ; de 35 à 40 : obésité sévère ; de 30 à 35 : obésité modérée, de 25 à 30 : surpoids, de 18.5 à 25 : corpulence normale, ≤ 18.5 : maigreur pathologique

Il a été traduite et validée en français par Criquillion-Doulet, Divac, Dardennes et Guelfi (cité par Guelfi, Gaillac, & Dardennes, 1995, p. 249-260). Le BSQ a également une version traduite et validée en français (Rousseau, Knotter, Barbe, Raich, & Chabrol, 2005). Ces outils permettent d'estimer les attitudes et les émotions des patients vis-à-vis de leur propre corps et nous les avons utilisés dans nos Etudes 1 et 2.



Figure 13. Exemple d'un test des silhouettes (de type « *Contour Drawing Scale* ») mais plus écologique (en cours de validation). Les silhouettes sont présentées de la plus émaciée à la plus ronde, selon leur IMC. Extrait de la thèse de Guardia (2012).

Concernant ces deux types de mesures classiques d'évaluation de la surestimation corporelle, l'équipe de Luyat (Guardia *et al.*, 2010) précisait que celles-ci ne permettaient pas, sur un score de surestimation corporelle donné, de dissocier correctement le rôle respectif de l'image de soi de celui du schéma corporel. Par exemple, est-ce que l'on pense avoir une silhouette plus grosse que la sienne parce que l'on croit que son corps est plus gros qu'il ne l'est en réalité (image de soi), ou parce qu'à un niveau sensori-moteur notre cerveau se représente notre corps comme étant plus large (schéma corporel)? Malgré cette ambiguïté, les scores pathologiques des patientes dans ce type d'évaluation sont souvent interprétés dans le sens d'une altération de l'image du corps (Cash & Deagle, 1997; Skrzypek *et al.*, 2001). Ce biais d'interprétation s'explique par le fait que les premières études sur le schéma corporel et l'anorexie mentale datent seulement des années 2010. Il y a donc encore une absence d'évaluation et de prise en compte du schéma corporel en ce qui concerne la prise en charge de l'anorexie mentale.

2. Le trouble du schéma corporel dans l'anorexie mentale

2.1 Anorexie mentale et rôle du cortex pariétal

Nous l'avons vu dans notre introduction générale, le cortex pariétal joue un rôle clé dans le développement et le maintien de la représentation du schéma corporel (Daprati *et al.*, 2010; Desmurget & Sirigu, 2009) et dans l'intégration de différentes sources d'informations pour produire « *l'expérience unique et élémentaire de son propre corps en mouvement* » (Daprati *et al.*, 2010, p. 756). Plus précisément, une activation latéralisée à droite des aires pariétales postérieures et antérieures, du cortex pré-moteur et de l'insula serait impliquée dans la construction de la représentation interne de son corps (Daprati *et al.*, 2010; Ehrsson *et al.*, 2005; Tomasino, 1996; Tsakiris *et al.*, 2007).

Quelques rares études dans les années 1990 et début 2000 ont montré des dysfonctionnements du lobe pariétal droit dans l'anorexie mentale (Bradley *et al.*, 1997; Grunwald, Ettrich, Assmann, *et al.*, 2001; Grunwald, Ettrich, Busse, *et al.*, 2001; Maggia & Bianchi, 1998). Ces anomalies pariétales ont été mises en évidence à travers des paradigmes utilisant l'électro encéphalogramme (EEG), couplé soit à des tâches verbales vs non verbales (Bradley *et al.*, 1997), soit à des tâches d'exploration spatiale (Grunwald, Ettrich, Assmann, *et al.*, 2001). Les troubles du cortex pariétal ont été aussi inférés, indirectement, lorsque les patientes souffrant d'anorexie mentale échouaient dans des tâches sous-tendues par le cortex pariétal droit, comme certaines tâches non verbales (Maggia & Bianchi, 1998), ou d'ajustement d'angles (Grunwald, Ettrich, Busse, *et al.*, 2001). Par ailleurs, Bradley et collaborateurs (1997) précisaient déjà que le trouble fonctionnel observé au niveau du lobe pariétal droit dans l'anorexie mentale se normalisait partiellement avec la reprise de poids. Ce dernier résultat lie bien le dysfonctionnement pariétal à la symptomatologie de cette pathologie.

Les études que nous venons de décrire contiennent ainsi les tous premiers indices d'une implication possible du schéma corporel dans l'anorexie mentale. Cependant, les tâches utilisées dans ces expériences concernaient des objets extérieurs, jamais directement le

corps des patientes, et n'évaluaient donc pas l'intégrité du schéma corporel à proprement parler.

Plus récemment, Nico et collaborateurs ont évalué à la fois les anomalies pariétales, mais aussi la perception implicite du corps dans l'espace des patientes souffrant d'anorexie mentale (Nico *et al.*, 2010). Cette expérience se déroulait dans l'obscurité et un stimulus visuel s'approchait des participants puis s'éteignait avant de les atteindre. Les participants devaient alors décider si le stimulus aurait atteint leur corps s'il avait poursuivi sa trajectoire de manière linéaire. Les chercheurs ont comparé les performances des participants à cette tâche, selon qu'ils souffrent d'anorexie mentale (8 patientes), ou qu'ils soient cérébro-lésés au niveau pariétal droit (2 patients) ou bien gauche (2 patients). Les résultats de cette étude mettent en lumière que les patientes souffrant d'anorexie mentale, comme les patients cérébro-lésés au niveau pariétal droit, sous-estimaient leur limite corporelle gauche, comparativement aux patients cérébro-lésés gauche et aux participants contrôles. Cette étude évoque une fois de plus un dysfonctionnement du cortex pariétal droit dans l'anorexie mentale, mais pour la première fois en lien direct avec des anomalies de la perception de son propre corps dans l'espace. La même année, Mohr et collaborateurs (2010) ont étudié les performances des patientes souffrant d'anorexie mentale dans une tâche classique d'estimation de la taille de leur propre corps, mais couplée à une étude en IRMf. Les résultats font apparaître, chez les patientes et comparativement aux participants contrôles, une surestimation corporelle pathologique associée à des modulations atypiques de l'activation du précunéus, situé dans le lobe pariétal supérieur. Les auteurs ont alors conclu qu'un déficit du schéma corporel au niveau de l'intégration multisensorielle, sous tendue par le précunéus et le cortex pariétal postérieur, serait associé à cette pathologie.

Dans l'anorexie mentale, les déficits observés soit en imagerie cérébrale sur le fonctionnement du cortex pariétal droit et du précunéus, soit lors de tâches comportementales de perception implicite de son corps dans l'espace, sont autant de premières preuves indirectes d'un trouble possible du schéma corporel. Néanmoins, l'ensemble des paradigmes que nous venons de décrire ne teste jamais la représentation du corps en mouvement. Le schéma corporel est pourtant défini comme un support à partir duquel une motricité adaptée va pouvoir se mettre en place. Nous verrons dans la partie

suivante deux études dans lesquelles, pour la première fois, les patientes souffrant d'anorexie mentale ont réalisé des tâches d'anticipation d'action en imagerie motrice.

2.2 Anorexie mentale et imagerie motrice

La simulation d'actions par imagerie motrice (simulation mentale d'une action sans exécution) implique une planification intégrale de l'action sans sollicitation des commandes effectrices (Jeannerod, 2006) et sans rétroaction sensorielle (Lotze & Halsband, 2006). Il a été montré que les performances en imagerie motrice seraient en partie déterminées par la position du corps au moment de la tâche (schéma corporel) et non par un patron prototypique du corps (de Lange, Helmich, & Toni, 2006; Parsons, 1994; Shenton, Schwoebel, & Coslett, 2004; Sirigu & Duhamel, 2001). De plus et bien qu'à des niveaux d'activation différents (notamment au niveau de l'aire motrice primaire), l'imagerie motrice partage les mêmes réseaux neuronaux que ceux sollicités pour la préparation et la réalisation effective de l'action (Decety, 1996; Deiber *et al.*, 1998; Lang *et al.*, 1994; Porro *et al.*, 1996; Roth *et al.*, 1996; Sharma, Pomeroy, & Baron, 2006; Stephan *et al.*, 1995; Xu *et al.*, 2014). Enfin, des preuves expérimentales suggèrent que les performances en imagerie motrice sont strictement corrélées à la réalisation effective de l'action (Bakker, de Lange, Stevens, Toni, & Bloem, 2007; Decety, Jeannerod, & Prablanc, 1989; Hesslow, 2002; Parsons, 1994). Les paradigmes expérimentaux d'imagerie motrice permettent donc d'évaluer indirectement les comportements moteurs et présentent aussi l'avantage d'être facilement utilisables puisqu'il n'y a pas de sortie motrice à proprement parler.

L'équipe de Luyat (Guardia *et al.*, 2010, 2012) a utilisé une tâche d'imagerie motrice chez des patientes souffrant d'anorexie mentale, ceci afin de tester plus directement l'hypothèse d'un trouble du schéma corporel dans cette pathologie. Guardia et collaborateurs (2010) ont choisi une tâche de passabilité, similaire à celle utilisée dans l'étude princeps de Warren et Whang chez le sujet sain (Warren & Whang, 1987 ; Expérience 2). Dans cette expérience d'anticipation motrice, 25 patientes souffrant d'anorexie mentale et 25 participantes contrôles appariées devaient juger (sans exécuter l'action) si oui, ou non, la largeur de l'ouverture présentée était assez grande pour qu'elles puissent passer à travers sans tourner

latéralement (Figure 14). Pour chaque participante une ouverture critique perçue a été calculée. Celle-ci correspondait à la plus large ouverture à partir de laquelle la participante estimait qu'elle ne pouvait plus passer sans tourner latéralement. Le ratio d'imagerie motrice calculé par la suite (i.e. l'ouverture critique perçue/largeur des épaules) était significativement plus élevé chez les patientes souffrant d'anorexie mentale que celui des participantes contrôles. Les patientes estimaient donc qu'elles ne pouvaient pas passer à travers des ouvertures pourtant bien assez larges pour elles. Les patientes répondaient comme si leur corps était réellement plus large qu'en réalité.

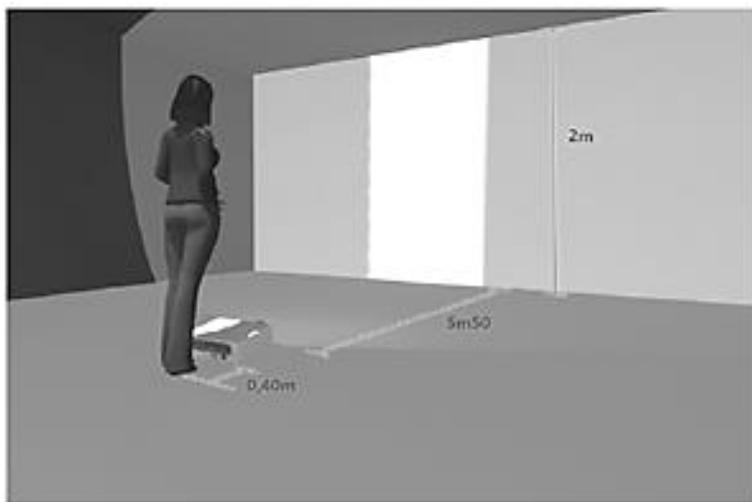


Figure 14. La tâche d'imagerie motrice à la première personne.
Image extraite de Guardia et collaborateurs (2012).

Malgré l'intérêt de tels résultats dans la mise en évidence d'un schéma corporel surdimensionné dans l'anorexie mentale, les difficultés rencontrées par les patientes pour évaluer les largeurs d'ouverture en fonction de la taille réelle de leur corps auraient aussi pu être dues à une mauvaise évaluation perceptive des largeurs d'ouvertures. Guardia et collaborateurs ont donc complété leur premier paradigme avec une tâche d'imagerie motrice à la troisième personne cette fois-ci (Guardia *et al.*, 2012; Figure 15), ceci afin de distinguer un éventuel trouble du schéma corporel d'un problème de perception visuelle des largeurs d'ouverture. Dans cette seconde expérience, les auteurs ont montré que les erreurs de jugement commises par les patientes n'apparaissent que lorsqu'il s'agissait d'estimer leur propre passage. En effet, leurs réponses étaient correctes lorsqu'il s'agissait de dire si le corps de l'expérimentatrice pouvait passer à travers différentes largeurs d'ouverture (Figure 15). Les résultats de ces deux études renforcent donc l'hypothèse selon laquelle le schéma corporel serait surdimensionné dans l'anorexie mentale.

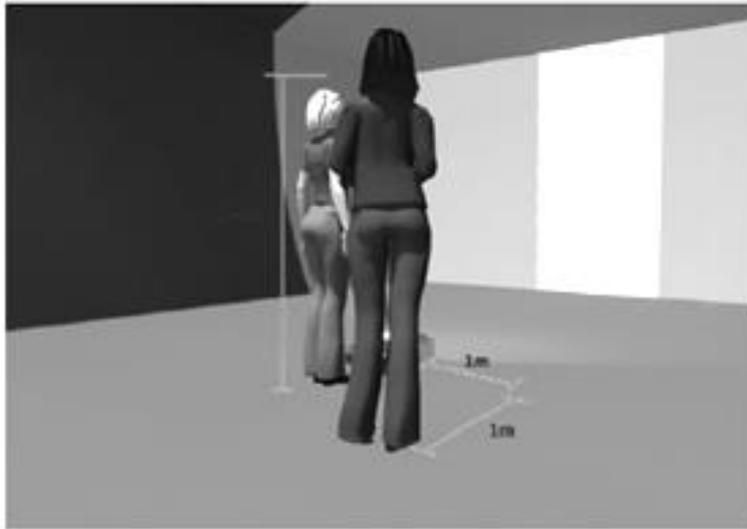


Figure 15. La tâche d'imagerie motrice à la troisième personne où la participante doit dire si le corps d'une tierce personne peut oui ou non passer à travers l'ouverture projetée au mur. Extrait de Guardia et collaborateurs (2012).

L'évaluation de l'imagerie motrice a donc permis de tester la représentation que se font les patientes souffrant d'anorexie mentale de leur corps en mouvement. Ces résultats font apparaître de manière plus directe une distorsion entre le schéma corporel et la morphologie, dans le sens d'un surdimensionnement de la représentation du corps par rapport à la réalité. Suite à cela, et encore une fois parce que le schéma corporel est défini comme le support à partir duquel une motricité adaptée va pouvoir se mettre en place, il était raisonnable de penser que ce surdimensionnement du schéma corporel aurait un impact sur la motricité réelle des patientes. D'ailleurs, nous avons vu dans notre introduction générale que d'autres distorsions morphologiques du schéma corporel pouvaient entraîner des anomalies motrices chez les patients amputés (Raffin, 2011), lors de chirurgie reconstructives et plastiques (Dominici *et al.*, 2009; Saggini *et al.*, 2012), mais aussi durant les pics de croissance (Hirtz & Starosta, 2002; Visser *et al.*, 1998).

Ce lien entre changements corporels majeurs, distorsions du schéma corporel et comportements moteurs est cependant loin d'être systématique ou d'importance égale. Par exemple, concernant la grossesse, nous avons vu que malgré les changements corporels majeurs inhérents à cet état physiologique, les femmes enceintes conservent un comportement moteur adapté lors d'une tâche locomotrice de passabilité d'ouvertures (Franchak & Adolph, 2014). Il est important de préciser que ces mêmes auteurs avaient au préalable déjà réalisé une étude en imagerie motrice sur une tâche de passabilité d'ouvertures chez la femme enceinte (Franchak & Adolph, 2007). Nous ne l'avons pas développé en introduction mais cela s'avère pertinent ici, notamment en parallèle des

résultats concernant l'anorexie mentale (Guardia *et al.*, 2010, 2012). Il a donc été montré que les femmes enceintes, lors d'une tâche de simulation d'action, commettaient des erreurs et sous-estimaient cette fois-ci la largeur d'ouverture minimum nécessaire afin de ne pas se coincer dans le passage (Franchak & Adolph, 2007). Ces performances en imagerie motrice révèlent un sous-dimensionnement du schéma corporel (vs surdimensionnement dans l'anorexie mentale), lié à la prise de poids rapide cette fois-ci. Face à ces résultats en imagerie motrice, il est d'autant plus surprenant de constater que cette distorsion du schéma corporel durant la grossesse, bien que visible en imagerie motrice, n'est plus visible lorsque l'on observe la locomotion (Franchak & Adolph, 2014).

Cela peut s'expliquer par le fait qu'il existe d'autres interfaces de modulation des comportements moteurs. Ainsi, de nombreuses études font apparaître que les comportements moteurs peuvent être corrigés au cours du mouvement, ou par un procédé d'apprentissage essai-erreur (Franchak & Adolph, 2014; Franchak, van der Zalm, & Adolph, 2010) et ainsi être finalement hermétiques à tout biais perceptif. Il a été suggéré que le système nerveux central (SNC) utilise une approche modulaire et qu'en fonction du contexte qui entoure le mouvement effectué, les comportements moteurs peuvent être adaptés en continu (Frith, Blakemore, & Wolpert, 2000; Wolpert & Flanagan, 2001; Wolpert & Ghahramani, 2000). Selon cette hypothèse et en accord avec le modèle de Frith et collaborateurs (2000), l'action désirée (i.e. passer à travers une ouverture) crée une séquence motrice qui, dans le cas de la grossesse par exemple, peut être faussée au départ, mais pourrait aussi être corrigée durant la réalisation de l'action par le système de contrôle moteur, en fonction des contraintes environnementales (i.e. la taille perçue de l'ouverture). Il se pourrait donc qu'une correction motrice similaire soit constatée chez les patientes souffrant d'anorexie mentale sur une tâche locomotrice réelle de passabilité d'ouvertures. En ce sens, le surdimensionnement du schéma corporel pourrait ne pas avoir d'impact sur la locomotion effective des patientes.

Il est important de noter toutefois, que les biais observés chez les femmes enceintes dans la tâche d'imagerie motrice (Franchak & Adolph, 2007) sont moins marqués que ceux rapportés par Guardia et collaborateurs (2010) chez les patientes souffrant d'anorexie mentale. Par exemple l'estimation de passage en imagerie motrice chez la femme enceinte évolue tout de même en fonction de leurs changements corporels, même si celle-ci reste

légèrement inadaptée (Franchak & Adolph, 2007). Ainsi, nous pensons que dans l'anorexie mentale, la distorsion du schéma corporel pourrait être assez importante pour en observer les conséquences lors d'une tâche de motricité réelle. Si tel est le cas, nous confirmerons les études en imagerie motrice quant à l'importance du surdimensionnement du schéma corporel dans cette pathologie. C'est donc ce que nous avons testé dans la partie expérimentale de ce travail de thèse auprès des patientes souffrant d'anorexie mentale (Etude 1).

3. Expérimentations : Anorexie mentale, distorsion du schéma corporel et comportement moteur (article 1, 2)

Un des objectifs expérimentaux de ce travail doctoral était de tester si la distorsion entre le schéma corporel (surdimensionné) et la morphologie dans l'anorexie mentale avait un impact sur les comportements moteurs des patientes. Pour ce faire, nous avons observé comment les patientes souffrant d'anorexie mentale se représentaient leur corps en action (imagerie motrice de passabilité d'ouverture sur du matériel en trois dimensions), mais aussi et surtout comment ces patientes passaient réellement à travers différentes largeurs d'ouvertures (Etude 1). Les résultats, que nous présenterons dans cette partie, font apparaître que ces patientes tournent leurs épaules pour des largeurs d'ouvertures qui, compte tenu de leurs métriques corporelles, ne nécessitent pas une telle contorsion.

Ces premiers résultats confirment l'hypothèse d'un impact du schéma corporel surdimensionné sur les comportements moteurs dans cette pathologie. Nous avons dans un second temps voulu savoir si l'inadéquation des comportements moteurs était bien due à la distorsion du schéma corporel, suite à la perte de poids massive et inhérente à cette pathologie, ou bien si cela était liée à la maladie mentale en tant que telle et peut être à un trouble de la représentation consciente de l'image de soi. Afin de répondre à cette question, nous avons donc utilisé la même méthode d'évaluation des comportements moteurs mais chez une patiente ayant perdu rapidement du poids, sans souffrir d'anorexie mentale (Etude 2). Seuls les principaux éléments de la méthode, des résultats et des conclusions de ces deux études seront présentés dans cette partie. La version intégrale des deux articles publiés associés à ces études est disponible en annexe de ce document.

3.1 L'impact de la distorsion du schéma corporel dans l'anorexie mentale sur la motricité⁵ (article 1)

Metral et al. *BMC Research Notes* 2014, **7**:707
<http://www.biomedcentral.com/1756-0500/7/707>



RESEARCH ARTICLE

Open Access

Painfully thin but locked inside a fatter body: abnormalities in both anticipation and execution of action in anorexia nervosa

Morgane Metral¹, Dewi Guardia^{2,5}, Ines Bauwens³, Michel Guerraz¹, Gilles Lafargue^{2,4}, Olivier Cottencin^{2,3} and Marion Luyat^{2,4*}

Abstract

Background: People with anorexia nervosa (AN) usually report feeling broader than they really are. The objective of the present study was to better understand the body schema's involvement in this false self-representation in AN. We tested the potential for correction of the body schema impairment via the sensorimotor feedback provided by a real, executed action and relative to an imagined action. We also took account of the impact of the AN patients' weight variations on the task outcomes.

Methods: Fourteen inpatient participants with AN and fourteen control participants were presented with a doorway-like aperture. The participants had to (i) judge whether or not various apertures were wide enough for them to pass through in a motor imagery task and then (ii) actually perform the action by passing through various apertures.

Results: We observed a higher passability ratio (i.e. the ratio between the critical aperture size and shoulder width) in participants with AN (relative to controls) for both motor imagery and real action. Moreover, the magnitude of the passability ratio was positively correlated with weight recovery.

Conclusion: The body schema alteration in AN appears to be strong enough to affect the patient's actions. Furthermore, the alteration resists correction by the sensorimotor feedback generated during action. This bias is linked to weight variations. The central nervous system might be locked to a false representation of the body that cannot be updated. Moreover, these results prompt us to suggest that emotional burden during weight recovery could also alter sensorimotor aspects of body representation. New therapeutic methods should take account of body schema alterations in AN as adjuncts to psychotherapy.

Keywords: Anorexia nervosa, Body representation, Motor imagery, Body schema, Body image, Body-scaled action

Background

"Being so many different sizes in a day is very confusing". Just as with Alice in Wonderland, body mass changes may not only affect a person's feelings about his/her body but may also affect the sensorimotor system. Both before and after massive, rapid weight loss (as in anorexia nervosa (AN), a serious mental illness that predominantly affects young women [1]), patients often consider that they

are fatter and broader than they really are [2]. This "disturbance in the way in which one's body weight or shape is experienced" is a major clinical symptom of AN [3] but is also a risk factor that drives the obsessive will to lose weight and contributes to the maintenance of restrictive eating behaviors [4]. Thus, there is an urgent need to gain a better understanding of the process underlying body overestimation in AN, with a view to developing novel remediation techniques as adjuncts to psychotherapy.

From a psychopathological point of view, factors such as attachment style (insecurity of attachment and the need for approval) and depressive symptoms (negative

* Correspondence: marion.luyat@univ-lille3.fr

²LNFP (Laboratory of Functional Neuroscience and Pathology) EA4559, F-59000 Lille, France

⁴Department of Psychology, University of Lille 3, F-59650 Villeneuve d'Ascq, France

Full list of author information is available at the end of the article



© 2014 Metral et al.; licensee BioMed Central Ltd. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly credited. The Creative Commons Public Domain Dedication waiver (<http://creativecommons.org/publicdomain/zero/1.0/>) applies to the data made available in this article, unless otherwise stated.

⁵ L'article associé à cette étude est disponible dans sa version complète en annexe de ce document.

Rappels théoriques

La surestimation de la largeur de l'ouverture critique des patientes souffrant d'anorexie mentale lors d'une tâche d'imagerie motrice (Guardia *et al.*, 2010, 2012) témoigne de la présence d'un surdimensionnement du schéma corporel dans cette pathologie. Dans un contexte où cette pathologie a longtemps été considérée comme relevant uniquement d'un trouble de l'image de soi (Cash & Deagle, 1997; Skrzypek *et al.*, 2001).

Le schéma corporel étant défini comme le support à partir duquel une motricité adaptée va pouvoir se mettre en place, nous souhaitons tester si le surdimensionnement du schéma corporel chez les patientes aurait un impact sur les comportements moteurs des patientes. L'hypothèse d'une influence de la distorsion du schéma corporel sur la motricité n'est pourtant pas si évidente. Ainsi, même si les patientes estiment ne pas pouvoir passer à travers des ouvertures pourtant assez larges compte tenu de leur morphologie, cela n'implique pas forcément que le comportement moteur sera le reflet de ce qui est observé en imagerie motrice. En effet, il est possible que lorsque les patientes effectuent réellement l'action, leurs comportements moteurs soient corrigés au cours du mouvement, ou par un procédé d'apprentissage essai-erreur (Franchak & Adolph, 2014; Franchak *et al.*, 2010). Par exemple, un biais de perception observé en tâche d'imagerie motrice peut disparaître en situation de motricité réelle, comme c'est le cas chez la femme enceinte (Franchak & Adolph, 2014). Toutefois, les anomalies rapportées chez les femmes enceintes dans la tâche d'imagerie motrice sont moins marquées que celles rapportées chez les patientes souffrant d'anorexie mentale (Guardia *et al.*, 2010).

A ce titre, nous avons fait l'hypothèse que le surdimensionnement du schéma corporel chez les patientes souffrant d'anorexie mentale, compte tenu de son importance, ait un impact dans la tâche de passibilité réelle à travers différentes largeurs d'ouvertures. Nous nous attendions donc à ce que les patientes surestiment fortement la largeur d'ouverture nécessaire à leur passage, mais aussi qu'elles tournent leurs épaules pour des ouvertures pourtant assez larges pour les traverser sans contorsion.

Patientes et groupe contrôle

Les caractéristiques démographiques et cliniques détaillées de la population de cette étude seront présentées en détail dans la partie résultats. En résumé, 28 participantes ont réalisé cette étude : 14 patientes souffrant d'anorexie mentale (recrutées au CHRU de Lille) et 14 participantes contrôles saines appariées selon l'âge (recrutées parmi les étudiantes en médecine et le personnel médical du même hôpital). Les patientes remplissaient les critères du trouble de l'anorexie mentale (DSM-V, 2013), en l'absence d'autres pathologies psychiatriques. Toutes les participantes du groupe contrôle (GC) avaient un IMC situé dans la norme (de 18.5 à 25). Les hommes n'ont pas été recrutés, compte tenu de la faible prévalence d'hommes souffrant d'anorexie mentale. Les participantes ayant des antécédents médicaux au niveau ophtalmique, sensori-moteur ou neurologique n'ont pas été incluses dans l'étude.

Matériel

Afin de réaliser les tâches de locomotion à travers différentes largeurs d'ouverture (réelle ou simulée en imagerie motrice), nous avons matérialisé une ouverture de porte à l'aide de deux poteaux verticaux de 1.80 m (Figure 16). La largeur entre les deux pôles pouvait être ajustée entre 36 cm à 80 cm, par incrémentation de 2 cm, selon un ordre croissant ou décroissant.

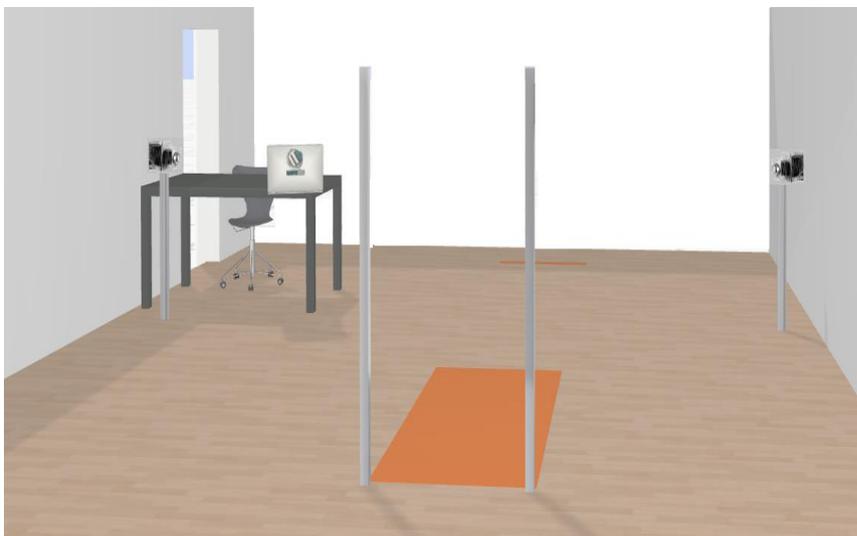


Figure 16. Le dispositif expérimental. Au centre, l'ouverture dans laquelle les participantes imaginaient devoir passer (imagerie motrice), ou bien passaient réellement (motricité réelle). A gauche et à droite les caméras enregistrant le passage des participantes lors de la tâche de motricité réelle afin de calculer l'angle de rotation de leurs épaules.

En ce qui concerne la tâche de motricité réelle, les participantes étaient filmées à l'aide de deux caméras (50 Hz), synchronisées électroniquement, via un boîtier de synchronisation (modèle DT9817, Data Translation, Marlboro, Etats-Unis). Ces données vidéo ont été traitées avec un logiciel de capture et d'analyse du mouvement 3D (Simi Motion®, Simi Reality Motion Systems GmbH, Unterschleissheim, Allemagne), ceci afin de fournir des mesures objectives de la rotation éventuelle des épaules lors du passage des participantes à travers les différentes ouvertures. Les angles de rotation des épaules ont été déterminés à partir de deux capteurs sphériques positionnés sur chacune des épaules des participantes, en comparaison avec le plan vertical de l'ouverture (axe XZ, Figure 17).

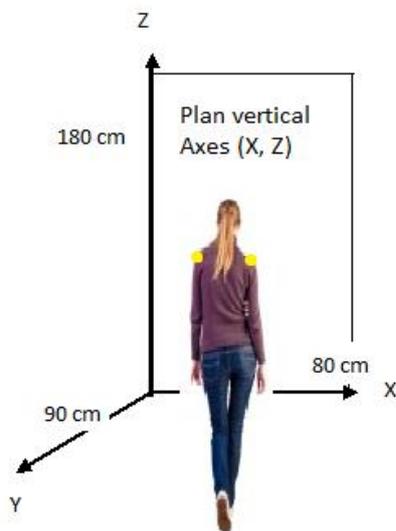


Figure 17. Représentation des axes utilisés pour l'extraction des angles de rotation

Nous avons également utilisé deux auto-questionnaires, classiquement utilisés en tant que mesures explicites de la représentation du corps.

Le « Body Shape Questionnaire » (BSQ). Nous avons utilisé ce questionnaire pour évaluer le degré d'insatisfaction corporelle chez les participantes. Il s'agit d'un auto-questionnaire anglo-saxon unidimensionnel de 34 items qui évalue les préoccupations au sujet de la forme du corps au cours des quatre dernières semaines (Cooper *et al.*, 1987). Nous avons utilisé la version traduite et validée en français (Rousseau *et al.*, 2005) (Figure 18). Les réponses sont notées sur une échelle de Likert à 6 points. Un score de 1 (« jamais ») signifie que le problème n'est pas présent, jusqu'à un score de 6 (« toujours ») qui signifie que le problème est toujours présent. Plus le score est élevé, plus la préoccupation par rapport à son corps tend à être pathologique.

1. Est-ce que le fait de vous ennuyer vous donne des idées noires à propos de votre silhouette ?
2. Avez-vous été si tracassée par votre silhouette que vous avez senti que vous deviez faire un régime ?
3. Avez-vous pensé que vos cuisses, hanches ou fesses sont trop grosses par rapport au reste de votre corps ?
4. Avez-vous eu peur de devenir grosse (ou plus grosse) ?
5. Avez-vous été tracassée par le fait que votre chair ne soit pas assez ferme ?
6. Vous sentir remplie (après un copieux repas par exemple) vous a-t-il fait vous sentir grosse ?
7. Vous êtes-vous sentie si mal à propos de votre silhouette au point d'en pleurer ?
8. Avez-vous évité de courir par peur que votre chair ne bouge, ne se balance de façon disgracieuse ?
9. En présence de femmes minces, vous sentez-vous gênée, embarrassée par votre silhouette ?
10. Avez-vous été tracassée par le fait que vos cuisses s'élargissent quand vous vous asseyez ?

Figure 18. Présentation des 10 premiers items du Body Shape Questionnaire 34 items (version traduite et validée en français, Rousseau *et al.*, 2005).

L' "Eating Disorder Inventory" (EDI-2ème version). Nous avons utilisé ce deuxième auto-questionnaire afin d'évaluer et de compléter l'évaluation du degré d'insatisfaction corporelle chez les participantes. Celui-ci permet de rendre compte de 11 dimensions psychologiques fréquemment associées au développement et au maintien des symptômes dans les TCA, tels que la recherche de la minceur, la peur de la maturité ou encore l'insatisfaction corporelle (Garner *et al.*, 1983). Nous avons utilisé la deuxième version de cet outil psychométrique, traduite et validée en français par Criquillion-Doublet et collaborateurs (cité par Guelfi *et al.*, 1995, p. 249-260). Les 11 sous-échelles du questionnaire contiennent 91 items, notés sur une échelle de Likert de 1 (« jamais ») à 6 (« toujours »). Nous nous sommes particulièrement intéressés à deux sous-échelles évaluant plus spécifiquement le degré d'insatisfaction corporelle. Il s'agit de la sous échelle A- Recherche de la minceur (Figure 19), et la sous-échelle C- insatisfaction corporelle. Plus le score des participantes sur ces sous-échelles est élevé, plus la préoccupation par rapport au corps est pathologique.

1. Je mange des sucreries et des hydrates de carbone sans crainte.
7. Je pense à faire un régime alimentaire.
11. Je me sens extrêmement coupable quand j'ai trop mangé.
16. Je très peur de prendre du poids.

Figure 19. Présentation des 4 premiers items rattachés à l'échelle recherche de la minceur de l'EDI-II (version traduite et validée en français, Criquillion-Doublet *et al.*, 1995)

Procédure expérimentale

Deux conditions expérimentales ont été testées : une condition d'imagerie motrice et une condition de motricité réelle. Les conditions ont été réalisées dans un ordre systématique. Tout d'abord, il y avait la tâche d'imagerie motrice puis la tâche de motricité réelle. En effet, étant donné que la tâche de motricité réelle pouvait potentiellement améliorer les performances en condition d'imagerie motrice, celle-ci était administrée dans un second temps. Dans les deux conditions, les participantes devaient fermer les yeux entre chacun des essais, pour éviter i) de voir les ajustements de la largeur d'ouverture et ii) d'utiliser le corps de l'expérimentateur comme une référence pour estimer la largeur des ouvertures. Les questionnaires ont été complétés à la fin de la passation. Enfin, les paramètres morphologiques (taille, largeur d'épaules, poids) ont été mesurés par l'expérimentateur. Toutefois, compte tenu de la charge émotionnelle négative attribuée au poids et à la pesée, les patientes n'ont pas été pesées par l'expérimentateur. Le dernier poids indiqué dans le dossier médical (deux pesées/semaine) était considéré comme le poids actuel de la patiente. De même, les variations pondérales des patientes dans le temps ont été mesurées en considérant le poids actuel, le poids un mois avant l'étude et le poids six mois avant l'étude (qui étaient également disponibles dans les dossiers médicaux des patientes). Seul le poids avant le début de la perte de poids (à savoir avant le début de la pathologie) a été auto-reporté.

Tâches Imagerie motrice. Dans la tâche d'imagerie motrice, les participantes se situaient à cinq mètres de l'ouverture et devaient imaginer, sans bouger, si elles pouvaient passer à travers les différentes largeurs d'ouverture. Elles devaient répondre «oui» si elles pensaient pouvoir passer à travers l'ouverture, en marchant à une vitesse normale, comme si elles étaient chez elles et souhaitaient passer d'une pièce à l'autre, ceci sans avoir à effectuer de contorsions (tourner les épaules par exemple). Si les participantes pensaient que ce n'était pas possible, elles devaient alors répondre « non ». La tâche d'imagerie motrice a été répétée quatre fois (deux séries descendantes, deux séries ascendantes). Pour chacune des séries d'ouvertures proposées et pour chacune des participantes, nous calculions une ouverture critique d'imagerie motrice. L'ouverture critique d'imagerie motrice correspondait à la moyenne des deux largeurs d'ouverture successives pour lesquelles la participante changeait de réponse. Par exemple, si la participante répondait pour une ouverture de 46

cm : «oui je peux passer», pour une ouverture de 44 cm « non, je ne peux pas », et pour une ouverture de 42 cm : « non je ne peux pas », l'ouverture critique de cette série était de 45cm $((46+44)/2)$. Nous avons ensuite calculé l'ouverture critique moyenne de la tâche d'imagerie motrice et ce pour chacune des participantes, en prenant en compte la moyenne des ouvertures critiques des quatre séries d'imagerie motrice.

Tâche de motricité réelle. Dans la tâche de motricité réelle, administrée dans un second temps, le point de départ était fixé à une distance de cinq mètres de l'ouverture. Au signal de l'expérimentateur, et à chaque nouvelle ouverture, les participantes devaient marcher jusqu'à l'ouverture, la passer et rejoindre le mur derrière, en marchant normalement, comme si elles étaient chez elles et souhaitaient passer d'une pièce à l'autre, en tournant les épaules si nécessaire (d'après l'étude princeps, Warren & Whang, 1987). Il y avait deux séries de motricité réelle : une série descendante et une série ascendante, contrôlées par contrebalancement. Comme pour la tâche d'imagerie motrice, nous calculions pour chacune des séries et pour chacune des participantes, une ouverture critique. Dans la tâche d'action réelle, l'ouverture critique correspondait à la largeur moyenne de l'ouverture à partir de laquelle une participante commençait à tourner les épaules. Les angles de rotation des épaules par rapport à l'ouverture pouvaient être positifs ou négatifs, puisque les bras oscillent naturellement lors de la locomotion humaine. Nous avons donc transformé l'ensemble des angles extraits en valeur absolue. De plus, comme nous voulions nous concentrer sur l'émergence d'une rotation significative des épaules par rapport au balancement naturel des épaules, nous avons calculé un indice de rotation de l'épaule (d'après: Wilmut & Barnett, 2010). Nous avons nommé cet indice le « R indice » qui se calculait comme suit : $(\text{angle maximal de l'ensemble de données}) - (\text{écart moyen de la série})$. Après avoir calculé les R-indices pour chacune des ouvertures, l'ouverture critique de chaque participante pour une série donnée a été définie graphiquement comme étant la première ouverture après le point d'inflexion de la courbe (d'après : Warren & Whang, 1987). Nous avons ensuite calculé l'ouverture critique moyenne de la tâche de motricité réelle et ce pour chacune des participantes, en prenant en compte la moyenne des ouvertures critiques des deux séries.

Ratios de passabilité. Après avoir calculé les deux ouvertures critiques moyennes des participantes (imagerie motrice, motricité réelle), nous avons ensuite calculé deux ratios de

passabilité (imagerie motrice (π), motricité réelle (πm)) par participante. Ces deux ratios ont été calculés en rapportant l'ouverture critique estimée dans chacune des deux conditions (imagerie motrice ou motricité réelle), à la largeur des épaules des participantes. Ceux-ci sont des indicateurs de la qualité de l'imagerie motrice et de l'action réelle des participantes et de l'adéquation entre le schéma corporel et la morphologie.

- Un ratio ≤ 1 est inadapté car il signifie que l'ouverture critique est soit inférieure, soit égale à la largeur des épaules de la personne. Le passage est alors impossible.
- Un ratio > 1 est adapté car il permet un passage sans risque de heurter les pans de l'ouverture.
- Cependant, un ratio très nettement supérieur à 1 même s'il reste adapté, celui-ci signifie que l'ouverture critique est bien supérieure à la largeur des épaules du participant. La « contorsion » simulée en imagerie ou effectuée réellement n'est donc pas nécessaire.

En moyenne, chez des sujets sains jeunes et masculins et quelle que soit la corpulence, Warren et Whang (1987) ont observé un ratio de ~ 1.16 en condition d'imagerie motrice (Expérience 2) et de ~ 1.30 en condition de motricité réelle (Expérience 1).

Analyses statistiques.

Lorsque les conditions d'application des analyses paramétriques étaient respectées, nous avons appliqué un T-test et un coefficient de Bravais-Pearson (pour les corrélations). Dans le cas contraire, nous avons utilisé respectivement les tests de Mann-Whitney (pour la comparaison des distributions) et de Spearman (pour les corrélations), comme analyses non paramétriques. Les analyses ont été réalisées avec le logiciel Statistica® (version 7.1, StatsoftInc., Tulsa, OK).

Résultats

Paramètres morphologiques et cliniques:

Nos analyses concernant les paramètres morphologiques et cliniques des participantes sont présentées dans le Tableau 1, ci-après. En résumé, il n'y avait pas de différences significatives entre le groupe contrôlé (GC) et le groupe pathologique (AM) en termes d'âge moyen (AM = 24.1 ans, $ET = 9.6$; GC = 25.2 ans, $ET = 7.7$, $t_{26} = .32$, $p = .74$) ou de taille

moyenne (AM = 1.66 m, $ET = .05$; GC = 1.67 m, $ET = .08$; $t_{26} = .24$, $p = .85$). En revanche et logiquement, l'IMC moyen actuel était significativement plus faible pour les patientes (AM = 14.70, $ET=1.5$) que pour les témoins (GC = 21.62, $ET = 1.8$; $t_{26} = 10.9$, $p < .0001$). La largeur médiane des épaules était significativement plus faible dans le groupe pathologique (35.7 cm) que dans le groupe contrôle (GC = 39.75 cm, $U = 13.50$, $Z = 3.88$, $p = .001$), ce qui reflétait l'état de malnutrition des patientes.

Le temps moyen depuis le début de la maladie était de 5.71 ans ($ET = 9.67$). En comparaison avec les participantes contrôles, les patientes avaient des scores significativement plus élevés à l'EDI-2 total (Médiane AM = 112.5, GC = 34.5; $U = 10$, $Z = 4.04$, $p < .0001$) et dans les sous-échelles d'intérêt (« recherche de la minceur », Médiane AM = 14.5 ; GC = 2, $U = 32.50$, $Z = -3.01$, $p = .002$; « l'insatisfaction corporelle », Médiane AM = 19, GC = 6.5, $U = 26$, $Z = -3.30$, $p = < .001$). Les scores au BSQ étaient également significativement plus élevés dans le groupe pathologique que dans le groupe contrôle (Médiane AM = 137.5, Médiane GC = 80.5, $U = 37.50$, $Z = -2.78$, $p = .005$). Afin d'analyser l'effet des variations de poids chez les patientes, deux mesures ont été prises en compte: i) L'IMC moyen le plus bas atteint au cours de la maladie (13.26, $ET = 1.30$) et ii) la différence moyenne entre l'IMC actuel et l'IMC le plus faible (1.28, $ET = 1.10$) qui évalue la reprise de poids des patientes.

Tableau 1. Données démographiques et cliniques concernant le groupe anorexie mentale (AM) et contrôle (GC).

| | Groupe AM | | | Groupe Contrôle | | | P |
|--|--------------|-------|---------|--------------------|-------|---------|-------------------------------|
| | Moyenne | ET | Médiane | Moyenne | ET | Médiane | |
| Age (années) (n=14) | 24.14 | 9.65 | 22 | 25.21 | 7.77 | 24 | 0.74 ^a |
| Taille (m) (n=14) | 1.66 | 0.05 | 1.67 | 1.67 | 0.08 | 1.68 | 0.85 ^a |
| Largeur d'épaule (cm) (n=14) | 36.07 | 1.54 | 35.7 | 40.66 | 3.23 | 39.75 | <0.001^b |
| Poids (kg) | | | | | | | |
| Actuel (n=14) | 40.42 | 3.78 | 39.85 | 60.04 | .74 | 59 | <0.0001^b |
| <i>Minimum atteint (n=13)</i> | 36.98 | 4.31 | 37 | - | - | - | - |
| <i>Avant maladie (n=13)</i> | 56.50 | 5.13 | 56 | - | - | - | - |
| <i>1 mois avant (n=13)</i> | 39.28 | 3.42 | 39.1 | - | - | - | - |
| <i>6 mois avant (n=13)</i> | 41.72 | 7.59 | 40.5 | - | - | - | - |
| IMC (kg/cm²) | | | | | | | |
| Actuel (n=14) | 14.70 | 1.50 | 14.76 | 21.62 | 1.82 | 21.78 | <0.0001^a |
| <i>Minimum atteint (n=13)*</i> | 13.26 | 1.30 | 13.31 | - | - | - | - |
| <i>Différence (n=13)</i> | 1.28 | 1.10 | 1.26 | - | - | - | - |
| BSQ score (n=14) | 126.93 | 42.36 | 137.5 | 80.50 | 24.63 | 80.5 | 0.002^b |
| EDI-2 | | | | | | | |
| Score total (n=14) | 110.79 | 34.23 | 112.5 | 34.93 | 16.87 | 34.5 | <0.0001^b |
| Recherche minceur (n=14) | 12.21 | 7.18 | 14.5 | 3.21 | 4.46 | 2 | <0.001^b |
| Insatisfaction corporelle (n=14) | 17.71 | 7.32 | 19 | 7.14 | 5.86 | 6.5 | <0.001^b |
| | | | | - | - | - | - |
| Pathologie | 5.71 | 9.67 | 2 | | | | |
| <i>Durée de la maladie (n=14)</i> | | | | | | | |

IMC: Indice de Masse Corporel; BSQ: Body Shape Questionnaire; EDI-2: Eating Disorder Inventory, deuxième version; (a): T-test; (b): Mann-Whitney U-test. * n=13 pour les données concernant le poids car le personnel médical n'a pas pu avoir accès aux différents relevés de poids d'une patiente, à cause de ses multiples hospitalisations dans différentes institutions. En rouge, les valeurs qui diffèrent significativement entre le groupe pathologique et le groupe contrôle.

Les ratios de passabilité en imagerie motrice et en motricité réelle

Les conséquences motrices d'un schéma corporel surdimensionné. Les ouvertures critiques et les ratios de passabilité, selon le type de tâche et le groupe expérimental sont présentés en détail dans le tableau 2 (cf. annexe). En résumé (Figure 20), le ratio médian d'imagerie motrice était significativement plus élevé dans le groupe pathologique que dans le groupe contrôle (AM = 1.27, GC = 1.09 ; $U = 26$, $Z = -3.30$, $p < .0001$), de même pour le ratio médian de motricité réelle (AM = 1.34, GC = 1.16 ; $U = 19$, $Z = -3.63$, $p < .0001$). Ainsi, les patientes, lorsqu'elles simulaient le passage à travers les ouvertures, sans bouger, pensaient ne pas pouvoir passer à travers des ouvertures dont la largeur était pourtant suffisante pour qu'elles passent sans contorsion (cf. ratio imagerie motrice). De plus, lorsque les patientes passaient réellement à travers les différentes ouvertures, celles-ci commençaient à tourner leurs épaules à partir de largeurs d'ouverture encore bien assez grandes pour qu'elles puissent passer frontalement au travers (cf. ratio motricité réelle).

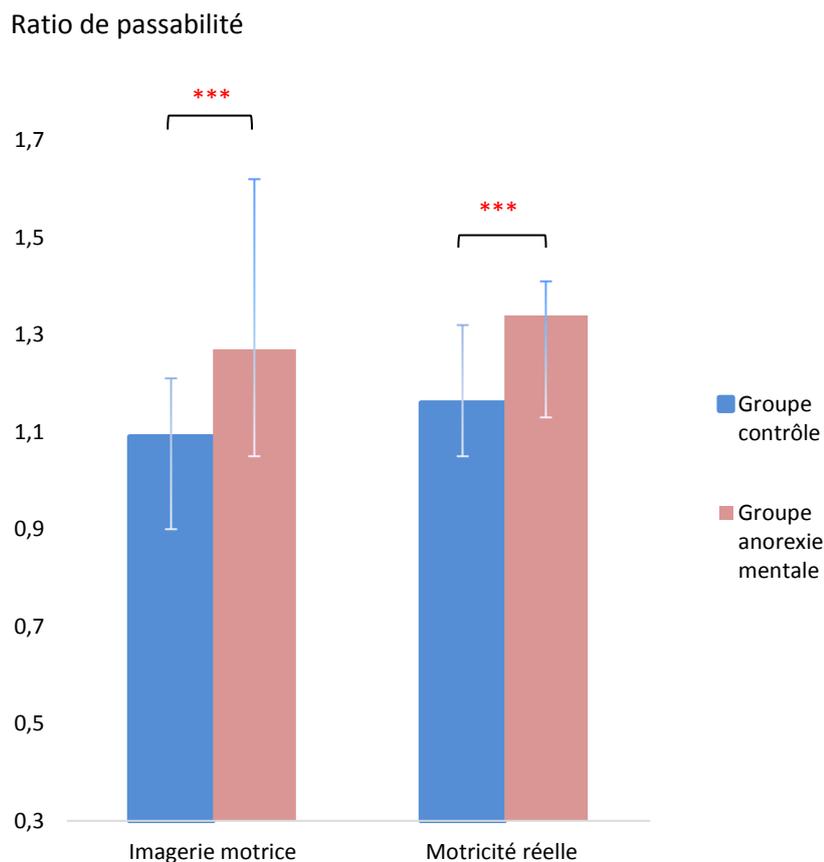


Figure 20. Représentation des ratios de passabilité médians (ouverture critique/largeur des épaules) selon le groupe expérimental et le type de tâche : imagerie motrice ou motricité réelle. Différence statistique entre les conditions : *** différence significative $p < .0001$. Les barres d'erreur représentent les valeurs minimums et maximums.

Absence d'apprentissage moteur par essais et erreurs. Afin d'établir si le ratio du groupe pathologique était amélioré lors du second passage de la tâche de motricité réelle, nous avons effectué une analyse de variance à mesures répétées sur le facteur « série » avec la variable « groupe » comme prédicteur catégoriel. Cette analyse a révélé un effet significatif du groupe ($F(1,26) = 27.76, p < .0001$). Le groupe des patientes avait en moyenne un ratio d'action plus élevé (1.32) que dans le groupe contrôle (1.16). L'effet de la série n'était pas statistiquement significative pour les deux groupes ($F(1,26) = 3.80, p = .06$). L'interaction entre la série et le groupe n'était également pas statistiquement significative ($F(1,26) = 1.40, p = .25$) (voir Figure 21 ci-après). Toutefois, une comparaison a priori a révélé que le ratio d'action inférieur dans le groupe pathologique était significativement plus faible dans la première série (1.29) que dans la deuxième (1.35). Alors que, en moyenne, aucune différence n'a été observée pour le groupe contrôle lors de la comparaison de la première série (1.16) avec la deuxième (1.18, $F(1,26) < 1$). Il ne semble donc pas y avoir de correction motrice entre le premier et le second passage dans le groupe pathologique. Le ratio semble même être plus inadapté lors du second passage (Figure 21).

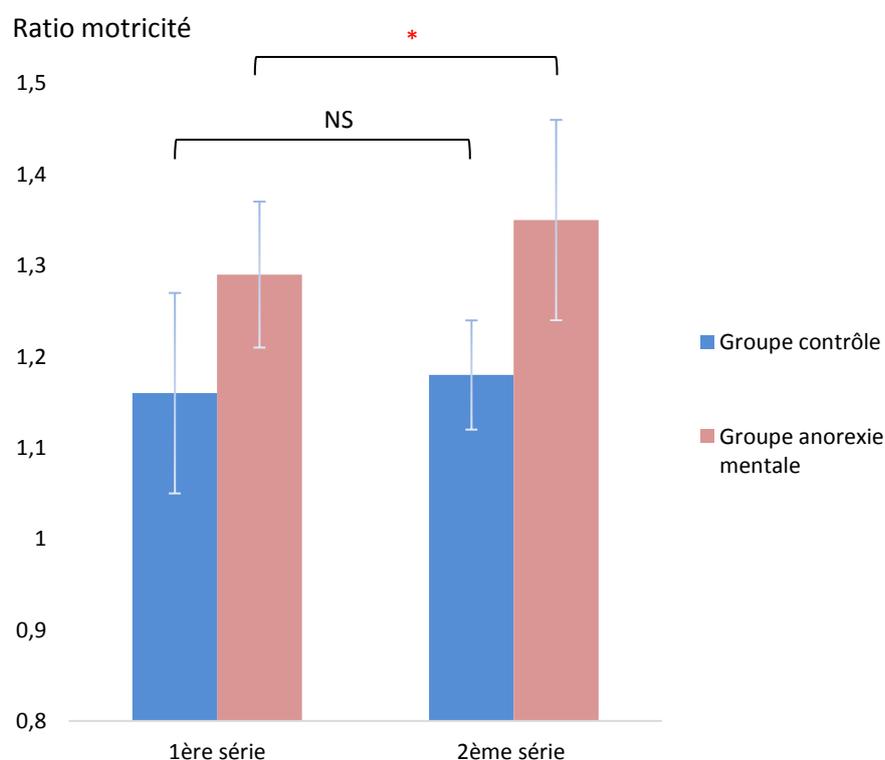


Figure 21. Représentation des ratios moyens (ouverture critique/largeur des épaules) en tâche de motricité réelle selon le groupe (anorexie mentale, contrôle) et la session d'essais (1^{ère} série, 2^{ème} série). Différence statistique entre les conditions :* différence significative $p < .05$, NS- non significative. Les barres d'erreur représentent les écarts-types.

Variations de poids et ratios. Dans le groupe des patientes, le ratio d'imagerie motrice n'était ni lié à l'IMC avant la maladie ($\rho = .06$, $p > .10$), ni à l'IMC un mois avant l'étude ($p > .10$), ni à l'IMC six mois avant l'étude ($p > .10$). Cependant, le ratio d'imagerie motrice était lié à la reprise de poids (différence IMC à la date de l'expérience et IMC minimum atteint, $\rho = .55$, $p < .05$, test unilatéral). En revanche, nous n'avons retrouvé aucune corrélation significative entre les variations de poids (IMC avant maladie, 6 mois et 1 mois avant l'étude, ainsi que la reprise de poids) et le ratio de motricité réelle (tous les $p > .10$).

Discussion de l'Etude 1

Dans cette étude, nous observons chez les patientes souffrant d'anorexie mentale une surestimation des ouvertures critiques à la fois en imagerie motrice, mais aussi lors d'une tâche de motricité réelle, ceci par rapport au groupe contrôle. Cela signifie que les patientes pensent qu'elles ne peuvent pas passer à travers des ouvertures qui sont pourtant assez larges pour elles, mais aussi qu'elles se déplacent réellement comme si tel était le cas. Il y aurait donc une influence importante d'un schéma corporel surdimensionné sur les comportements moteurs chez ces patientes. Ces résultats ont par ailleurs été confirmés dans une étude menée en parallèle par une autre équipe de recherche aux Pays-Bas (Keizer *et al.*, 2013).

Les résultats de cette Etude 1 sont d'autant plus intéressants que la distorsion du schéma corporel mise en évidence dans la tâche d'imagerie motrice et donc le défaut de planification motrice initiale aurait pu être potentiellement corrigé en cours de déplacement réel, grâce notamment à l'intégration des signaux de l'environnement (Blakemore, Wolpert, & Frith, 2002; Franchak & Adolph, 2014; Franchak *et al.*, 2010; Wolpert & Ghahramani, 2000). C'est en tout cas ce qui a été montré chez les femmes enceintes (Franchak & Adolph, 2014). Or aucune correction en ligne, ni aucune optimisation motrice entre les deux séries n'a été mise en évidence chez les patientes souffrant d'anorexie mentale. Cette étude montre donc que le surdimensionnement du schéma corporel semble être relativement sévère, avec des conséquences y compris en situation de motricité réelle et pourrait ainsi être un marqueur de la gravité de la pathologie.

Malgré l'intérêt de notre étude à la fois dans la mise en évidence d'un trouble important du schéma corporel dans l'anorexie mentale et de ses conséquences sur les comportements moteurs, certaines limites peuvent être évoquées. Tout d'abord, pour des raisons techniques, les ouvertures n'ont pas été présentées de façon aléatoire. Ce qui aurait pu avoir un effet sur notre variable d'intérêt, puisque les patientes ont en moyenne des capacités de flexibilité cognitive plus faibles que la population normale (Abbate-Daga *et al.*, 2011; Tchanturia *et al.*, 2004). Cependant, nos résultats sur la tâche d'imagerie motrice sont semblables à ceux retrouvés précédemment en imagerie motrice avec cette fois-ci un protocole de projection 2D d'ouvertures en séquences aléatoires (Guardia *et al.*, 2010, 2012). Un effet perturbateur de la présentation des ouvertures sur la condition motricité spécifiquement est donc peu probable. Un autre reproche que l'on pourrait faire à cette étude concerne le ratio de motricité élevé des patientes qui pourrait plus être lié à un comportement prudent qu'à un impact du schéma corporel surdimensionné sur la motricité. En effet, des traits de personnalité de type obsessionnel et perfectionniste sont observés dans l'anorexie mentale (Bastiani, Rao, Weltzin, & Kaye, 1995; Boeren, 2013). Cependant, lorsque nous calculons les corrélations entre les traits perfectionnistes (évalués avec l'EDI-2, sous-échelle « perfectionnisme ») et les ratios du groupe de patientes, aucune n'est significative (imagerie motrice: $\rho = -0.32$, $p > .20$; motricité: $\rho = -.26$, $p > .20$). Le sens de ces corrélations seraient d'ailleurs négatives et donc inverses à l'hypothèse de prudence.

Si effectivement nos résultats vont, comme nous le pensons, dans le sens d'un impact du schéma corporel surdimensionné sur les comportements moteurs dans l'anorexie mentale, ceux-ci ne nous permettent pas de savoir exactement si ce surdimensionnement est lié à la pathologie en elle-même ou à la perte de poids importante inhérente à cette pathologie. En effet, nous n'avons trouvé aucune corrélation positive significative entre le poids avant la maladie, à six mois ou à trois mois avant la passation et les ratios de passabilité calculés. Néanmoins, la présence de certaines limites de l'étude signifie que nous ne pouvons pas rejeter totalement l'hypothèse d'un défaut de mise à jour du schéma corporel suite à la perte de poids massive. En particulier, la charge émotionnelle forte attachée au poids avant que la maladie (auto-reporté) pourrait être une source importante de partialité. Ceci est déjà effectivement le cas dans la population générale (Cash, Counts, Hangen, & Huffine, 1989). Donc, les patientes auraient pu sous-estimer ce poids (sans doute inconsciemment) afin de

réduire la quantité de poids à prendre et/ou parce qu'elles se considéraient comme trop grosses avant le début de la maladie.

C'est pour cela que dans l'Etude 2, nous avons eu pour objectif de mieux appréhender le lien entre le schéma corporel surdimensionné, la perte de poids massive et les comportements moteurs dans l'anorexie mentale. Nous souhaitions tester si les anomalies motrices des patientes étaient bien liées à un surdimensionnement du schéma corporel dû à la perte de poids importante et rapide, ou bien si celles-ci étaient plutôt une conséquence de la pathologie psychiatrique en tant que telle. Pour ce faire, nous avons testé une personne ayant perdu beaucoup de poids en un laps de temps restreint, mais ne souffrant pas d'anorexie mentale, ceci dans le même paradigme expérimental que celui de l'Etude 1.

3.2 Perte de poids massive et motricité⁶ (article 2)

Eat Weight Disord
DOI 10.1007/s40519-013-0032-0

CASE REPORT

Body distortions after massive weight loss: lack of updating of the body schema hypothesis

D. Guardia · M. Metral · M. Pigeyre ·
I. Bauwens · O. Cottencin · M. Luyat

Received: 15 May 2012 / Accepted: 22 November 2012
© Springer International Publishing Switzerland 2013

Abstract Behavioural therapy and bariatric surgery often produce rapid, massive body weight loss that may impact a patient's ability to gauge his/her new body shape. Although the patient is aware of the weight loss, he/she continues to feel obese, as if there was a conflict between the previous body schema and the new one. Here, we report the case of a 40-year-old woman who developed major body distortions after massive weight loss. Psychometric and behavioural assessments revealed strong disturbances in several tasks involving body representation. In particular, we observed abnormal behaviour in a body-scaled action task. Our findings suggest that the rapidity of our patient's weight loss prevented her central nervous system from correctly updating the body schema.

Keywords Binge eating disorder · Massive weight loss · Body schema

Introduction

Body image dissatisfaction, low self-esteem, depressive symptoms and suicide risk are frequent among patients

D. Guardia · M. Metral · O. Cottencin · M. Luyat
UDSL, EA4559, 59000 Lille, France

D. Guardia · I. Bauwens · O. Cottencin
Addiction Department, CHU Lille, 59000 Lille, France

D. Guardia (✉)
Laboratoire de Neurosciences Fonctionnelles et Pathologies,
Université Lille Nord de France, PARC EURASANTE 150,
Rue Du Docteur Yersin, 59120 Loos, France
e-mail: dewi.guardia@chru-lille.fr

M. Pigeyre
Nutrition Department, CHU Lille, 59000 Lille, France

presenting for nutritional programs and bariatric surgery but improve significantly after treatment [1, 2]. However, 20–30 % of all bariatric surgery patients regain a significant amount of weight 2 years after surgery [1, 3]. The reoccurrence of binge eating symptoms have been related to a poorer interoceptive awareness, impulse regulation and higher feelings of ineffectiveness, maturity fears, and social insecurity compared to healthy population [3]. The body schema must also be taken into account. Indeed, it is not uncommon to observe significant body distortions after massive weight loss. These distortions can cause relapse and failure of surgery, especially within the first 2 years [4]. Although patients are aware of their weight loss, they continue to feel obese—as if their new body schema had not been taken into account or accepted. Here, we report on the case of a patient who experienced massive, rapid body weight loss after behavioural treatment of obesity.

Case report

In January 2012, a 40-year-old woman consulted for further investigation after being treated as an outpatient for binge eating disorder (BED) in the previous year or so. Diagnostic procedures (based on the criteria in the Structured Clinical Interview for DSM-IV, Axis I Disorders) revealed BED in the absence of psychiatric or neuroendocrine comorbidities [5]. The patient's nutritional disorder was initially characterized by episodes of binge eating every day or two. When the nutritional and behavioural-based programme began, the patient weighed 125 kg (height 1.65 m, BMI 45.9 kg/m²). After 1-year follow-up, the patient had lost 60 kg. However, the patient failed to accept the changes associated with weight loss and was highly dissatisfied with her body, stating "I know that I

Published online: 20 April 2013

 Springer

⁶ L'article associé à cette étude est disponible dans sa version complète en annexe de ce document.

Rappels théoriques

Comme nous l'avons vu ci-dessus, les patientes souffrant d'anorexie mentale présentent un schéma corporel surdimensionné avec pour conséquences des comportements moteurs atypiques, notamment des contorsions inutiles lors d'une tâche locomotrice de passabilité d'ouvertures (Etude 1). Suite à ces premiers résultats, nous avons voulu savoir si le surdimensionnement du schéma corporel et les troubles de la motricité que nous avons observés dans l'anorexie mentale étaient liés à la pathologie en elle-même, ou dus à la perte massive de poids inhérente à cette pathologie. Si le surdimensionnement du schéma corporel est en lien avec la pathologie psychiatrique, ce pourrait être un facteur déclencheur du désir de perdre du poids, ou encore ce pourrait être la conséquence d'un processus d'influence « *top down* » d'une image consciente du corps déjà surestimée. Mais il se peut aussi que ce trouble du schéma corporel soit dû à un défaut de mise à jour du schéma corporel suite à une perte de poids importante sur une courte période de temps.

Dans cette seconde étude, afin de tester si la distorsion du schéma corporel dans l'anorexie mentale est liée à la perte de poids massive plus qu'à la pathologie psychiatrique, nous avons souhaité évaluer la motricité d'une patiente qui avait subi une perte de poids importante (60kg / 1an), sans souffrir pour autant d'anorexie mentale. Pour ce faire, nous avons testé cette patiente dans des tâches d'imagerie motrice et de motricité réelle identiques à celles utilisées dans notre Etude 1 avec les patientes souffrant d'anorexie mentale. Si le surdimensionnement du schéma corporel et ses conséquences sur la motricité observées chez les patientes sont dues à la perte de poids rapide, alors nous nous attendions à ce que la patiente de cette étude surestime la largeur d'ouverture nécessaire à son passage, mais aussi qu'elle tourne ses épaules pour des largeurs d'ouvertures pourtant assez grandes pour qu'elle les traverse sans contorsion, comme c'était le cas chez les patients souffrant d'anorexie mentale. A l'inverse, si le surdimensionnement du schéma corporel et son impact majeur sur les comportements moteurs est spécifique à l'anorexie mentale, alors il ne devrait pas apparaître chez cette patiente.

Méthode

Descriptif de la patiente

Une femme de 40 ans a consulté au département nutrition et addiction des CHRU de Lille pour un entretien de suivi après avoir été traitée en ambulatoire pour hyperphagie l'année précédente. L'entretien clinique a révélé un syndrome d'hyperphagie en l'absence de comorbidités psychiatriques ou neuroendocriniennes. Le trouble alimentaire de la patiente a été initialement caractérisé par un ou plusieurs épisodes de frénésie alimentaire par jour. Lorsque commence la thérapie nutritionnelle et comportementale la patiente pesait 125 kg (taille = 1.65m, IMC = 45.9). Après un an de suivi, la patiente avait perdu 60 kg (65 kg, IMC = 23.88). Cependant, d'un point de vue psychologique, la patiente n'a pas réussi à accepter les changements liés à la perte de poids et était très mécontente de son corps. Elle verbalisait « *je sais que j'ai perdu tout ce poids, mais c'est comme si mon corps ne l'a pas accepté* ». La patiente a commencé à reprendre du poids après la consultation diagnostique et pesait au moment de l'expérience 69 kg (IMC=25.34).

Procédure expérimentale

Nous avons donc cherché à quantifier les perturbations corporelles rencontrées par cette patiente avec un certain nombre d'évaluations psychométriques et comportementales, similaires à celles utilisées dans l'étude avec les patientes souffrant d'anorexie mentale (Etude 1). Pour rappel, il y avait deux conditions pour évaluer l'intégrité du schéma corporel : la tâche d'imagerie motrice puis la tâche de motricité réelle. Après ces deux tâches, l'insatisfaction concernant le poids et la forme du corps a été évaluée grâce à l'administration du « Body Shape Questionnaire » (BSQ: Cooper *et al.*, 1987; Rousseau *et al.*, 2005) et de « l'Eating Disorders Inventory » (EDI-2 ; Garner *et al.*, 1983; Criquillion-Doulet *et al.*, in Guelfi *et al.*, 1995). Pour plus de détails voir la partie méthode de notre Etude 1.

Résultats

Les scores de la patiente au BSQ et à l'EDI-2 étaient pathologiques : EDI-2 score total = 179 (/273), EDI-2 échelle C « insatisfaction corporelle » = 27 (/27), BSQ = 155 (/170))

(Bouvard & Cottraux, 2010). Au cours de la tâche d'imagerie motrice, la patiente a surestimé de façon significative la passabilité de l'ouverture par rapport à sa propre largeur des épaules (ouverture critique moyenne = 62 cm; largeur d'épaule = 46 cm; ratio imagerie motrice moyen = 1.35). Ce ratio était nettement supérieur au ratio rapporté dans notre Etude 1 par rapport à la population contrôle (ratio moyen: 1.09 ; $t(13) = -10.83, p < .0001$). En outre, cette surestimation a également été observée lorsque la patiente a effectivement réalisé l'action (ouverture critique moyenne = ; ratio moteur moyen = 1.52), contre 1.16 dans la population contrôle de notre précédente étude ($t(13) = -16.03, p < .0001$). La différence entre les ratios de passabilité de la patiente ayant subi une perte de poids rapide et un groupe contrôle vont dans le sens d'un profil proche des patientes souffrant d'anorexie mentale (Figure 22).

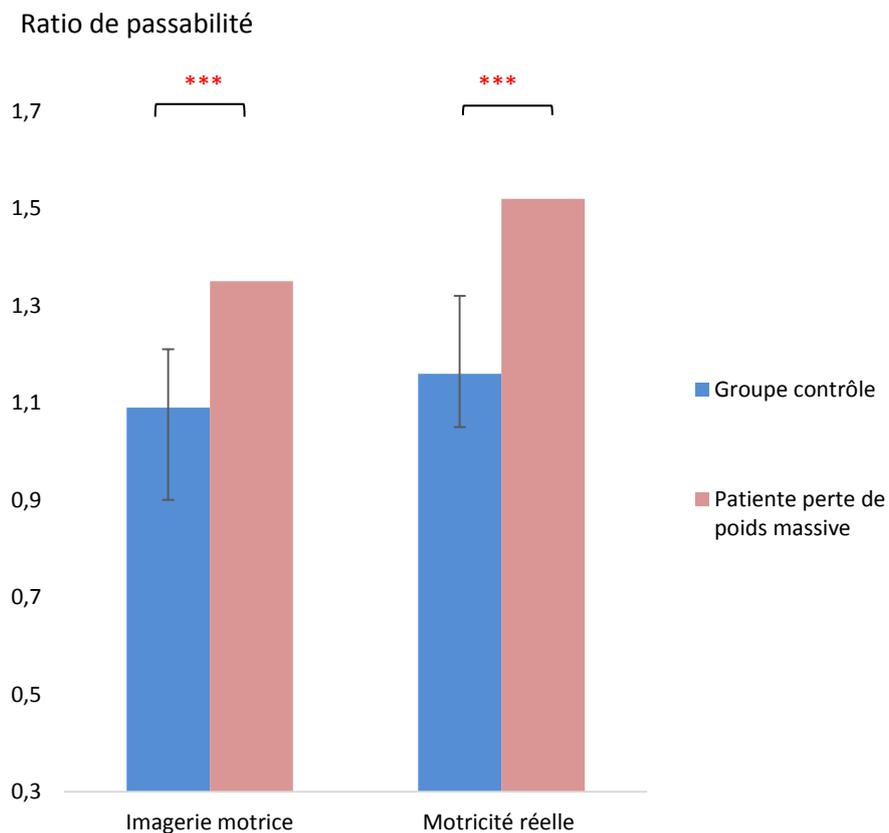


Figure 22. Ratio moyen d'imagerie motrice et de motricité réelle de la patiente ayant subi une perte de poids massive, comparé au groupe contrôle de notre Etude 1. Différence statistique entre les conditions : *** $p < .0001$. Les barres d'erreurs représentent les écarts-types.

Discussion de l'Etude 2

La patiente que nous avons évaluée présente des comportements moteurs atypiques lors d'une tâche locomotrice de passage à travers des ouvertures, que ce soit en imagerie motrice ou en motricité réelle. En effet, cette patiente pense ne pas pouvoir passer à travers des ouvertures pourtant assez larges pour qu'elle les traverse sans se tourner latéralement. De plus, lors de la tâche de motricité réelle, cette patiente tourne ses épaules pour des largeurs d'ouvertures qui ne nécessitent pas une telle contorsion, compte tenu de ses nouvelles métriques corporelles après la perte de poids. Ses résultats sont très similaires à ceux observés chez les patientes anorexiques testées sur le même matériel (Etude 1). Cela laisse à penser que le schéma surdimensionné dans l'anorexie mentale, ainsi que son impact sur les comportements moteurs, serait d'avantage lié à la perte de poids massive plutôt qu'à la pathologie psychiatrique en soi. Tout se passe comme si l'importance et la rapidité de la perte de poids des patientes souffrant d'anorexie mentale dépassait les capacités de mise à jour du schéma corporel au niveau du SNC.

Il semblerait que les patientes souffrant d'anorexie mentale soient « enfermées » dans un schéma corporel surdimensionné et non représentatif de la morphologie réelle. L'équipe de Riva (Riva & Gaudio, 2012; Riva, 2012) explique que notre expérience de l'espace, y compris notre expérience corporelle dans l'espace, implique l'intégration de différentes afférences qui découlent en réalité de deux cadres de références différents. Selon l'auteur, il y a d'une part (i) le cadre égocentré, avec le corps comme première personne qui implique la mémoire à court terme et (ii) le cadre allocentré, avec le corps comme un objet externe du monde physique qui implique la mémoire à long terme. Pour Riva et Gaudio (2012), la présence de dysfonctionnements des réseaux neuronaux du précunéus et du lobe pariétal inférieur retrouvé dans l'anorexie mentale (Mohr *et al.*, 2010; Nico *et al.*, 2010) serait liée à des anomalies de la perception tactile ce qui pourrait produire une relation déséquilibrée entre les deux cadres de référence spatiale précédemment cités. C'est-à-dire que le trouble du schéma corporel dans l'anorexie mentale résulterait de l'incapacité à mettre à jour la représentation allocentrique du corps via les afférences sensorielles notamment (Riva & Gaudio, 2012).

Malgré l'intérêt de cette Etude 2, nous sommes conscients que l'hypothèse d'une mauvaise mise à jour du schéma corporel due à la perte de poids rapide dans l'anorexie mentale devrait être testée de nouveau auprès d'une cohorte de personnes subissant une perte de poids massive (e.g. les personnes suivies après une chirurgie bariatrique, sans TCA). Sans réplication de ces résultats, nous ne pouvons exclure l'hypothèse selon laquelle le schéma corporel surdimensionné (et son impact sur la motricité) dans l'anorexie mentale serait antérieur à la pathologie, ou en serait le facteur déclencheur. D'ailleurs Eshkevari et son équipe ont eux aussi mis en évidence une autre particularité du schéma corporel dans les TCA en général, dans le sens d'une forte malléabilité du schéma corporel qu'ils supposent antérieure à la pathologie. Cette équipe de chercheurs (Eshkevari, Rieger, Longo, Haggard, & Treasure, 2012) avait d'abord testé des patientes souffrant de TCA (76 patients dont 36 étaient anorexiques) sur le célèbre paradigme de l'illusion de la main en caoutchouc (Botvinick & Cohen, 1998). Pour rappel, dans ce paradigme, les participants peuvent ressentir l'impression qu'une fausse main leur appartient. Dans leur étude, Eshkevari et son équipe ont constaté que les patientes souffrant de TCA ressentaient l'appropriation de la fausse main à leur corps beaucoup plus fortement que les participants sains. Pour les auteurs ces résultats sont une preuve d'une plus forte malléabilité du schéma corporel chez ces patientes (Eshkevari *et al.*, 2012). Cette étude a été répliquée en comparant cette fois-ci des patientes qui souffrent d'un TCA, à des patientes en rémission ou à des participantes saines (Eshkevari, Rieger, Longo, Haggard, & Treasure, 2014). Cette seconde étude fait apparaître une malléabilité du schéma corporel persistante chez des personnes pourtant guéries (n=28), avec une malléabilité du schéma corporel intermédiaire à celle des participants sains (n=61) et à celle des patientes encore en soin (n=78) (Eshkevari *et al.*, 2014). C'est suite à ces résultats, que ces auteurs émettent l'hypothèse d'un trouble du schéma corporel (malléabilité) et de l'intégration multisensorielle antérieur à la pathologie dans les TCA en général, comme dans l'anorexie mentale. Selon ce raisonnement, nous pourrions penser que le schéma corporel surdimensionné et son impact sur les comportements moteurs observés dans l'anorexie mentale pourrait lui aussi être antérieur à la pathologie.

Toutefois, la persistance des troubles du schéma corporel après la rémission de la pathologie n'est pas nécessairement la preuve d'une malléabilité du schéma corporel

antérieure au TCA. Par exemple, ce pourrait être lié à des séquelles de la pathologie. À notre sens, seule une étude de cohorte allant de la période de pré-puberté (avant l'apparition de l'anorexie mentale) jusqu'à l'âge adulte et la rémission pourrait indiquer clairement si les troubles du schéma corporel (surdimensionné, fortement malléable, avec un impact sur la motricité) dans l'anorexie mentale sont liés à la pathologie ou acquis suite à la perte de poids (défaut de mise à jour).

4. Synthèse et perspectives de prise en charge de l'anorexie mentale

4.1 Anorexie mentale, perte de poids rapide et comportement moteur

Compte tenu des premiers éléments apportés par nos Etudes 1 et 2 et à ce jour, nous faisons l'hypothèse que les défauts d'imagerie motrice et de motricité réelle retrouvés dans l'anorexie mentale et chez une patiente ayant perdu rapidement du poids seraient dus à une distorsion du schéma corporel, conséquente aux modifications corporelles majeures. De manière générale, nos résultats vont d'ailleurs dans le sens des études évoquées dans notre introduction générale et qui montrent que lors de modifications corporelles importantes (croissance, grossesse, amputation, chirurgie réductive ou additive), des distorsions du schéma corporel accompagnées d'anomalies motrices apparaissent (Dominici *et al.*, 2009; Hirtz & Starosta, 2002; Raffin, 2011; Saggini *et al.*, 2012; Visser *et al.*, 1998). Toutefois, des différences subsistent entre nos données et la littérature, notamment en ce qui concerne la grossesse.

Comparons donc plus précisément le comportement moteur observé durant la grossesse, à celui évalué dans l'anorexie mentale (Etude 1) ou lors d'une perte de poids massive (Etude 2). Nous constatons que, pour ces trois modèles de changements corporels majeurs, une distorsion du schéma corporel est effectivement observée en imagerie motrice (Franchak & Adolph, 2007; Guardia, Metral *et al.*, 2013; Metral, Guardia, *et al.*, 2014). Toutefois, selon que les modifications corporelles massives soient dues à une perte de poids (anorexie mentale ou non) ou bien à une prise de poids (grossesse), la distorsion du schéma

corporel ne semble pas avoir les mêmes conséquences sur le comportement locomoteur. Ainsi, la locomotion des femmes enceintes reste adaptée malgré le sous dimensionnement du schéma corporel (Franchak & Adolph, 2014). Toutefois, le surdimensionnement du schéma corporel perturbe la locomotion des patientes ayant perdu rapidement du poids (anorexie mentale ou non). Les patientes de nos études 1 et 2 ont ainsi continué à tourner les épaules pour des largeurs d'ouverture qui ne nécessitaient pas une telle contorsion, et ce pendant les deux séries d'essais de la tâche de motricité réelle.

Nous pensons que ces différences de comportement moteur dépendraient des processus de correction efficaces dans l'adaptation à l'environnement au cours du mouvement (Frith *et al.*, 2000; Wolpert & Flanagan, 2001; Wolpert & Ghahramani, 2000). En effet, dans le cas d'une perte de poids massive, la correction au cours du mouvement ne serait pas nécessaire. Par exemple, le fait de tourner les épaules trop tôt par rapport à l'étrécissement de l'ouverture est certes inadapté, mais non problématique. Le défaut de programmation motrice dans nos deux études serait donc déjà « protecteur », à l'inverse de celui de la femme enceinte qui entraînerait une collision avec l'environnement si celui-ci n'était pas corrigé. L'adaptation motrice de la femme enceinte neutraliserait en quelque sorte l'impact attendu de la distorsion du schéma corporel sur la locomotion. En ce sens, nous pensons que les distorsions du schéma corporel observées grâce à l'imagerie motrice dans nos études, mais aussi chez la femme enceinte (Franchak & Adolph, 2007) renverraient dans tous les cas à un dépassement des capacités de mise à jour du schéma corporel, face à des changements morphologiques importants et/ou brutaux. En revanche, l'influence d'une distorsion morphologique du schéma corporel sur le comportement moteur serait quant à elle dépendante des autres processus de modulation de la motricité et notamment des corrections à l'œuvre en cours de mouvement.

Le dépassement des capacités de mise à jour du schéma corporel, qu'il soit accompagné ou non de troubles du comportement moteur, renvoie toujours au paradoxe d'un schéma corporel qui peut intégrer de manière immédiate tous les changements de positions corporelles, mais qui a du mal à s'adapter à des modifications corporelles extrêmes. Il semble que ce qui empêche la mise à jour du modèle du corps soit le caractère brutal du changement corporel. En effet, dans l'anorexie mentale nous avons trouvé une corrélation positive significative entre la reprise de poids progressive durant l'hospitalisation (i.e. IMC

actuel – IMC minimum) et le ratio d'imagerie motrice (Etude 1). C'est-à-dire que les patientes qui ont repris du poids durant leur hospitalisation imaginent d'autant plus que certaines largeurs d'ouverture sont infranchissables alors qu'elles pourraient les traverser sans tourner les épaules. Tout se passe comme si la reprise de poids, progressive cette fois-ci, était intégrée de nouveau au schéma corporel, mais sur un schéma corporel déjà « surdimensionné ». La reprise du poids au cours de la prise en charge de l'anorexie mentale pourrait donc accentuer le décalage entre le schéma corporel (surdimensionné) et la morphologie réelle des patientes et aggraver le symptôme de surestimation corporelle. Si tel est effectivement le cas, ce serait alors un réel obstacle à la reconnaissance de la maigreur et à la volonté de poursuivre la reprise de poids et de rentrer dans le processus de soin. La prise en charge du schéma corporel pourrait donc être un outil thérapeutique clef en ce qui concerne cette psychopathologie.

4.2 Anorexie mentale et difficultés de prise en charge

Comme nous l'avons vu en introduction, les statistiques concernant l'anorexie mentale et l'efficacité de sa prise en charge sont alarmantes en termes de santé publique (Hudson *et al.*, 2007; Roux *et al.*, 2013). Ces faibles taux de rétablissement montrent que les professionnels de santé sont encore bien démunis en ce qui concerne le traitement de cette maladie mentale. Par exemple, les thérapies cognitives et comportementales (TCC) pourtant adaptées à cette pathologie (Fairburn, 2008; Garner & Bemis, 1982; Perroud, 2009) et dont l'efficacité a été prouvée sur certains symptômes (maigreur, trouble de l'alimentation, surestimation corporelle), n'apportent pas des résultats de recouvrement des symptômes supérieurs aux autres traitements (conseils diététiques, soutien non spécifique, thérapie interpersonnelle, thérapie familiale) (pour une revue, voir: Galsworthy-Francis & Allan, 2014). De plus, environ un tiers des patients souffrant d'anorexie mentale ne montre pas de réponses significatives aux TCC (Schlegl *et al.*, 2014). Les thérapies, dont les TCC, sont donc relativement tenues en échec en ce qui concerne cette pathologie. Ceci pourrait être dû à l'ambivalence des patientes face aux soins et notamment vis-à-vis de la perception de leur corps, de la nécessité de reprendre du poids et donc de l'acceptation de s'alimenter à nouveau (Léonard, 2007; Serpell, Serpell, Treasure, Teasdale, & Sullivan, 1999).

Mieux comprendre les symptômes de l'anorexie mentale pour mieux les traiter est donc une préoccupation majeure de la psychologie clinique actuelle et des pouvoirs publics. En France, par exemple, depuis le 20 avril 2015, l'amendement de la loi santé sur l'anorexie mentale vise à interdire l'incitation à la maigreur sur internet et impose un IMC minimum pour exercer le métier de mannequin. Le but étant de mieux lutter contre l'anorexie mentale et les TCA en général. Cette initiative est effectivement une bonne mesure pour lutter contre l'insatisfaction corporelle. En effet, cette insatisfaction permanente du corps en lien avec la surestimation de son corps pourrait mener aux TCA, via l'internalisation de l'idéal d'un corps mince (Stice & Shaw, 2002). Cet idéal de minceur est véhiculé en partie par les médias et est facilement internalisé chez les adolescents et les jeunes adultes (Cafri, Yamamiya, Brannick, & Thompson, 2005; Stice & Whitenton, 2002), mais aussi dans la population sensible des étudiantes à l'université (Rousseau, Valls, & La Roque, 2012). Malgré l'intérêt de limiter l'exposition à un idéal de minceur extrême, il faut savoir que dans l'anorexie mentale, la surestimation du corps et le besoin de maigrir ne proviennent pas uniquement d'une envie de ressembler aux mannequins émaciés (Freeman, 2015) et d'un trouble de l'image de soi. D'ailleurs, le corps idéal et désiré par les patientes souffrant d'anorexie mentale est équivalent au corps perçu, ce qui ne permet pas d'expliquer leur désir de maigrir toujours plus (Benninghoven, Raykowski, Solzbacher, Kunzendorf, & Jantschek, 2007). De nombreux autres facteurs psychologiques et neuropsychologiques sont présents dans cette pathologie (Nandrino *et al.*, 2015). Ces facteurs seraient d'ailleurs croisés à l'insatisfaction corporelle et pourrait être pris en compte afin d'améliorer la prise de conscience de la maigreur et l'efficacité de la prise en charge (pour une revue, voir: Luyat, 2014).

D'ailleurs, puisque le surdimensionnement du schéma corporel est assez important pour modifier le corps dans l'action dans cette pathologie (Etude 1), nous pouvons faire l'hypothèse que celui-ci aurait un rôle dans i) l'apparition de la pathologie, l'insatisfaction corporelle et la surestimation corporelle et/ou ii) le maintien de ces troubles. En ce sens, ce serait donc un marqueur sensible de la gravité de cette pathologie. Nous proposons donc que l'évaluation de la distorsion du schéma corporel soit prise en compte au même titre que les autres mesures utilisées (test des silhouettes, auto-questionnaire). Le couplage de ces évaluations pourrait permettre de déterminer pour chaque patiente les origines de la surestimation corporelle et le niveau de représentation corporelle atteint (schéma corporel,

image de soi). Le schéma corporel pourrait être évalué en simulation d'action par imagerie motrice. D'ailleurs, des tâches d'imagerie motrice de passabilité d'ouvertures, ont beaucoup été utilisées dans différents domaines, comme pour tester l'influence émotionnelle et sociale sur la perception de l'espace (Morgado, Muller, Gentaz, & Palluel-Germain, 2011), ou pour évaluer les troubles moteurs chez le patient parkinsonien (Almeida & Lebold, 2010; Cohen, Chao, Nutt, & Horak, 2011), ou encore pour déterminer les variables prises en compte pour la locomotion chez les astronautes en situation d'exposition prolongée à l'apesanteur (Bourrelly, McIntyre, & Luyat, 2015). En ce qui concerne l'anorexie mentale, le clinicien pourrait proposer à la patiente une tâche d'imagerie motrice de locomotion à travers différentes largeurs d'ouverture, mais aussi une tâche d'imagerie motrice quant à la capacité de s'asseoir sur des fauteuils de différentes largeurs, ou encore quant à la capacité de rentrer dans différentes tailles de vêtements.

Si l'évaluation du schéma corporel met en évidence un schéma corporel surdimensionné, sa prise en charge est elle aussi importante. Le traitement du schéma corporel pourrait avoir des conséquences immédiates et positives sur la perception de son corps et donc sur l'adhésion aux soins et/ou la stabilisation de la rémission. Nous parlerons ici de deux perspectives intéressantes pour la réadaptation du schéma corporel dans l'anorexie mentale : la réalité virtuelle immersive et la motricité.

4.3 La réalité virtuelle immersive

La réalité virtuelle immersive est une simulation informatique interactive d'un monde virtuel, avec une perspective à la première personne d'un corps virtuel et donc largement manipulable. En général dans ce type de protocole, la personne porte un casque de réalité virtuelle connecté à des caméras, ou à un logiciel, qui permet la visualisation d'un corps artificiel en 3D, à la place de son propre corps. Si bien, par exemple, que si le participant baisse la tête, il voit apparaître le corps virtuel et non plus son corps (Figure 23). Pour améliorer l'immersion dans le corps virtuel, celui-ci peut recevoir des stimulations visuo-tactiles, ou encore visuo-motrices synchrones avec le corps réel. Nous avons vu que cette stimulation conjointe des informations permet de manipuler largement la représentation du

corps, notamment le schéma corporel. La personne peut s'approprier le corps virtuel comme étant le sien (Petkova & Ehrsson, 2008). Cela entraîne alors un effet immédiat sur la perception, de la taille des objets et de leur distance (van der Hoort, Guterstam, & Ehrsson, 2011), mais aussi sur la perception de son propre corps (Normand, Giannopoulos, Spanlang, & Slater, 2011).

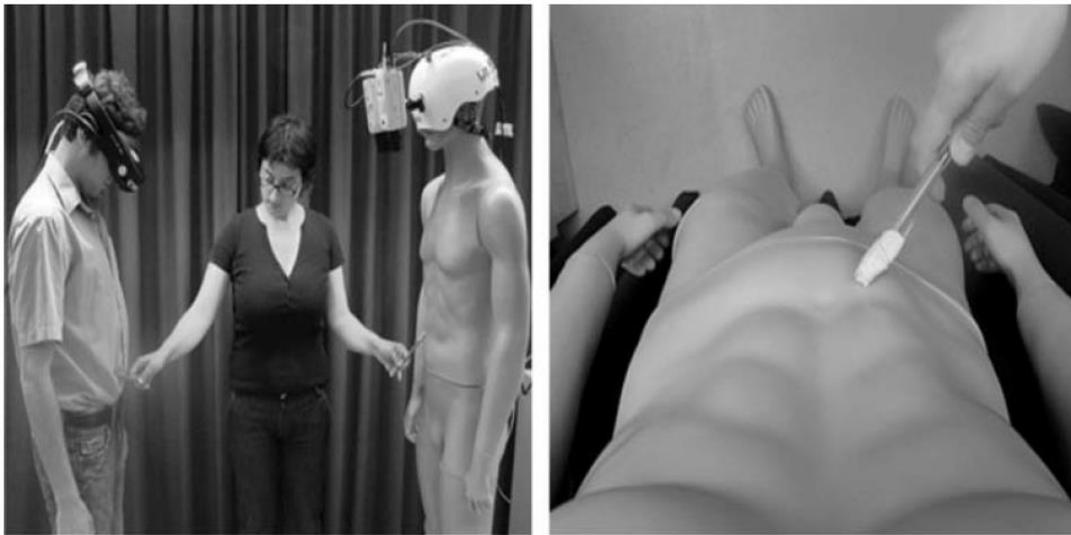


Figure 23. Protocole expérimental utilisé afin d'induire l'illusion de l'immersion dans un corps virtuel (gauche). Le participant peut voir le corps virtuel comme si celui-ci lui appartenait réellement, dans une perspective à la première personne (droite). D'après Petkova et Ehrsson (2008).

En outre, la réalité virtuelle immersive, ainsi que les stimulations visuelles et tactiles qui lui sont associées, semblerait particulièrement adaptée en ce qui concerne l'anorexie mentale et la réadaptation du schéma corporel surdimensionné. En effet, dans cette pathologie il a été montré que le traitement visuel du corps était altéré au niveau anatomique et fonctionnel (Castellini *et al.*, 2012; Suchan *et al.*, 2010, 2013) et comportementale (pour une méta-analyse, voir: Madsen, Bohon, & Feusner, 2013). Les patientes se focaliseraient en premier lieu sur les différentes parties du corps (morcellement), avant de percevoir leur corps dans son ensemble. Ce traitement local va à l'encontre de la prédominance d'un traitement visuel global de la forme (Navon, 1977). Face à l'ensemble de ces déficits de la perception visuelle du corps, la focalisation visuelle prolongée sur l'ensemble d'un corps virtuel proche de la morphologie réelle de la patiente pourrait être particulièrement intéressante.

En outre, des anomalies de perception tactile ont été mises en évidence dans l'anorexie mentale (pour une revue, voir: Gaudio, Brooks, & Riva, 2014), en lien avec les composantes conscientes de la surestimation corporelle (Keizer *et al.*, 2011; Keizer, Smeets, Dijkerman, van Elburg, & Postma, 2012). En réalité virtuelle immersive, la co-stimulation tactile du corps virtuel et du corps de la patiente pourrait donc permettre d'améliorer la perception tactile du corps des patientes par une influence « *bottom up* » sur le schéma corporel.

Enfin, nous l'avons vu une malléabilité du schéma corporel a été retrouvée en ce qui concerne les TCA en général, dont l'anorexie mentale (Eshkevari *et al.*, 2012, 2014). Cela suggère que ces patients seraient particulièrement sensibles à la réalité virtuelle immersive. De plus et dans une étude réalisée spécifiquement auprès de patientes souffrant d'anorexie mentale cette fois-ci, il a été aussi montré que l'appropriation plus importante d'une main en caoutchouc au schéma corporel favorisait la réduction de la surestimation de la taille de la main en condition synchrone et asynchrone (comparaison pré-post) chez les patientes (Keizer, Smeets, Postma, van Elburg, & Dijkerman, 2014). Ces résultats suggèrent que la simple stimulation tactile d'un corps virtuel et du corps réel (synchrone ou asynchrone) serait nécessaire et suffisante pour avoir un impact positif sur le symptôme de surestimation corporel dans l'anorexie mentale.

Pour conclure, à notre connaissance aucune étude n'a encore testé l'effet de la réalité virtuelle immersive et de la manipulation du schéma corporel sur le symptôme de surestimation corporelle dans l'anorexie mentale. Cependant, une étude récente a montré l'impact de la réalité virtuelle immersive dans un corps mince chez des participants sains sur la perception de leur corps (pré-post) (Serino *et al.*, 2015). De plus, une revue de littérature a déjà permis de montrer l'efficacité des thérapies de réalité virtuelle d'exposition, de désensibilisation, sur les troubles de l'image du corps et la symptomatologie des TCA dans leur ensemble (Marco, Perpiñá, & Botella, 2013). Dans ce type de réalité virtuelle, les patients peuvent identifier des silhouettes proches de la leur, ou encore être confrontés à une photographie de leur propre corps. Plusieurs logiciels ont déjà été élaborés à cet effet (Perpina, Botella, & Ban, 2003; Riva, Morganti, & Villamira, 2004). Ces thérapies virtuelles d'exposition sont donc toujours centrées sur le symptôme de surestimation corporelle, mais le schéma corporel n'y est pas directement manipulé. Toutefois, ces expositions virtuelles, lorsqu'elles sont associées aux TCC, ont déjà un effet bénéfique sur la psychopathologie du

TCA et de l'image du corps, et ce jusqu'à un an de la fin du traitement (Marco *et al.*, 2013). Cela laisse penser que les effets seraient encore plus bénéfiques avec l'utilisation d'une réalité virtuelle qui immerge les patientes souffrant de TCA dans un corps virtuel proche de leur morphologie réelle.

4.4 Les thérapies motrices

Guardia (2012) suggérait une autre perspective thérapeutique pour traiter le trouble du schéma corporel, liée directement cette fois-ci aux dysfonctionnements moteurs des patientes retrouvés dans notre Etude 1 (Metral, Guardia, *et al.*, 2014). Dans sa thèse, l'auteur proposait qu'en confrontant consciemment les patientes à ce qu'elles pensent pouvoir (ou ne pas pouvoir) faire et ce qu'elles peuvent réellement faire, il pourrait être possible d'améliorer la distorsion des représentations corporelles dans leur ensemble. D'ailleurs, Franchak et Adolph (2014; Expérience 3), en plus de tester la motricité des femmes enceintes, avaient aussi testé l'imagerie motrice et la motricité chez des participants, non enceintes, qui portait un sac de grossesse. Dans la tâche d'imagerie motrice et avant le passage réel, ces participants sous-estimaient la largeur minimum nécessaire à leur passage. En revanche, leur jugement de passage redevenait adapté après la session de passages réels à travers les différentes largeurs d'ouverture. Ces résultats indiquent que la motricité pourrait permettre la mise à jour du schéma corporel, tout du moins lors de la réalisation de tâches motrices impliquant les limites du corps. Cette réadaptation par les comportements moteurs présente aussi l'avantage d'être moins coûteuse pour les services de psychiatrie qu'un matériel et qu'une programmation en réalité virtuelle immersive.

L'effet bénéfique des comportements moteurs sur le schéma corporel suggéré par Guardia (2012) et mis en évidence par plusieurs auteurs dont Franchak et Adolph (2014), peut sembler opposé aux résultats que nous avons obtenus dans notre première étude. En effet, nous avons montré que les patientes souffrant d'anorexie mentale n'amélioraient pas leurs comportements moteurs entre les deux séries de passabilité réelle. En réalité, ces résultats ne signifient pas pour autant que les comportements moteurs ne pourraient pas

avoir un impact sur le schéma corporel, si c'est dans le cadre d'un programme de réadaptation et à long terme par exemple. En effet, nous avons réalisé l'Etude 1 dans un but d'évaluation des comportements moteurs uniquement et non pas pour tester l'efficacité d'une remédiation par les comportements moteurs. Ainsi nous n'avons mis en place que deux séries d'essais en motricité réelle, sans tâche d'imagerie motrice postérieure. Franchak et Adolph (2014) avaient quant à eux mis en évidence un apprentissage moteur, chez les participants portant un sac de grossesse, en utilisant trois séries d'essais avec pour chaque série, 30 essais d'imagerie motrice (pré test), 20 essais de motricité réelle, puis à nouveau 30 essais d'imagerie motrice (post test). De plus, nous avons vu que dans l'anorexie mentale, l'inadaptation motrice n'entraîne aucune collision avec l'environnement (contrairement au port d'un sac de grossesse). Afin que les rétroactions des comportements moteurs puissent moduler le schéma corporel par un apprentissage essai/erreur chez les patientes souffrant d'anorexie mentale, il serait nécessaire de confronter les patientes à leur inadaptation motrice. Pour ce faire, les thérapeutes pourraient arrêter les patientes au moment du passage des portes pour leur montrer leur inadaptation motrice, ou encore contraindre les patientes à passer des ouvertures sans tourner les épaules pour qu'elles constatent qu'aucune collision ne se produit.

Nous insistons donc sur le fait qu'en plus d'être conséquents à une distorsion du schéma corporel, lorsqu'il n'y a pas de corrections motrices, les comportements moteurs pourraient en retour être efficaces pour réadapter le schéma corporel. Pour l'instant, les arguments en faveur de l'efficacité d'une réadaptation du schéma corporel par les comportements moteurs dans l'anorexie mentale sont peu nombreux, car il s'agit de propositions très récentes dans la littérature, mais il serait intéressant de le tester dans un travail ultérieur. D'ailleurs, dans la troisième partie de cette thèse, et bien que nous n'ayons pas eu pour objectif initial d'évaluer la pertinence d'une telle réadaptation, nous avons néanmoins testé l'impact des comportements moteurs, ou tout du moins de l'intention motrice qui en est à l'origine, sur une dimension particulière du schéma corporel, le sens du mouvement (kinesthésie) chez le sujet sain.

Partie II. Distorsion entre schéma corporel et positions segmentaires dans le paradigme miroir : conséquences sur les comportements moteurs

Dans la partie précédente nous avons démontré que la distorsion entre morphologie et schéma corporel, retrouvée dans l'anorexie mentale (Etude 1) et vraisemblablement lors de toute perte de poids rapide (Etude 2), entraînait des conséquences sur le comportement moteur des patientes, particulièrement sur leur locomotion. Dans cette deuxième partie, la distorsion entre segments corporels et schéma corporel était induite expérimentalement chez le sujet sain et ce au travers du paradigme miroir. En effet, ce paradigme est souvent utilisé pour l'induction d'illusions kinesthésiques et est donc sensé moduler le schéma corporel. L'impact de cette manipulation sur le comportement moteur était étudié dans le cadre d'une tâche de coordination bimanuelle volontaire (Etude 3) ou non volontaire (Etude 4).

1. Paradigme miroir et conséquences perceptivo-motrices

Le paradigme miroir est un outil très utilisé pour manipuler le schéma corporel à des fins thérapeutiques ou expérimentales. Dans ce paradigme, la surface réfléchissante d'un miroir est disposée dans le plan sagittal face au sujet. L'un des segments corporels (bras ou jambe) se reflète dans le miroir alors que l'autre est caché derrière le miroir et donc non visible. Compte tenu de la symétrie droite-gauche du corps, le reflet du membre face au miroir se trouve dans une position spatiale qui coïncide avec celle que pourrait occuper le membre caché (Figure 24). La simple exposition d'un membre se réfléchissant dans le miroir (ajout « d'un membre visuel » au schéma corporel) ou bien la manipulation de ce segment « miroir », sous la forme d'un positionnement, ou d'un déplacement différent de celui du bras caché, crée ainsi une distorsion entre le schéma corporel et les segments corporels. Contrairement aux distorsions morphologiques (patients amputés, grossesse, anorexie

mentale), les distorsions dans le paradigme miroir sont souvent induites afin d'obtenir un effet thérapeutique bénéfique sur la perception du corps, mais aussi sur le comportement moteur.



Figure 24. Exemple d'une disposition de paradigme miroir

1.1 Paradigme miroir et perception du corps

Dans le domaine thérapeutique, le paradigme miroir a commencé à être utilisé dans les années 1990. Un patient amputé de la main depuis 11 ans fut installé face à un dispositif miroir, avec son membre atteint caché derrière le miroir (Ramachandran, Rogers-Ramachandran, & Cobb, 1995). Le patient devait tout d'abord envoyer une commande motrice de manière symétrique avec ses deux mains, comme si sa main amputée était toujours présente, puis observer le reflet de sa main intacte face au miroir. De manière assez surprenante, le patient avait l'impression de voir sa main amputée à travers le miroir et de la sentir bouger, sensations qu'il n'avait plus ressenties depuis 11 ans. Cet exemple clinique témoigne de l'intensité avec laquelle le miroir peut modifier le schéma corporel et a un impact sur la perception de son propre corps. Ces dernières années, le paradigme miroir a d'ailleurs beaucoup été utilisé comme un outil de rééducation de la douleur. En effet, 90% des patients amputés ressentent l'impression que leur membre absent est toujours présent

(sensation fantôme, Melzack, 1990)) avec parfois une douleur fantôme (Ramachandran & Hirstein, 1998). La thérapie miroir a montré son efficacité quant au traitement de ces douleurs vivaces (Chan *et al.*, 2007; MacLachlan, McDonald, & Waloch, 2004; Ramachandran & Hirstein, 1998). En outre, l'utilisation du miroir permettrait aussi la réduction de la douleur chez les personnes souffrant d'un syndrome de douleur chronique ⁷ (Kamarkar & Lieberman, 2006; McCabe *et al.*, 2003; McCabe, Haigh, & Blake, 2008; Tichelaar, Geertzen, Keizer, & van Wilgen, 2007).

De manière similaire à ce qui est observé au niveau thérapeutique, le paradigme miroir entraîne aussi des conséquences importantes sur la kinesthésie chez le sujet sain. Des illusions fortes de mouvements bimanuels symétriques ont ainsi été rapportées dans différentes études (Guerraz *et al.*, 2012; Metral *et al.*, 2015). Dans ces études, la réflexion dans le miroir d'un bras déplacé passivement (i.e. déplacé par un support motorisé à vitesse lente (4°/s)) induit des illusions kinesthésiques fortes sur le bras caché et pourtant statique, ceci dans la direction du déplacement miroir. Nous l'avons déjà abordé lors de notre introduction générale afin de montrer l'importance des informations visuelles quant à la mise à jour du schéma corporel et son impact sur la kinesthésie. De plus, il a été montré chez le sujet sain que la distorsion du schéma corporel induite par le miroir avait plus d'impact sur la kinesthésie lorsque les afférences proprioceptives étaient dégradées par l'application d'une co-vibration diffuse du bras caché (Guerraz *et al.*, 2012). Ces données sont consistantes avec le ressenti des patients amputés qui, privés d'afférences proprioceptives, font l'expérience d'illusions très fortes de reviviscence de mouvement de leur membre amputé, ceci lorsque qu'ils voient leur membre controlatéral intact dans le miroir. Cela expliquerait pourquoi chez ces patients particulièrement, la thérapie miroir se révèle être un traitement de choix.

Les mécanismes à l'origine des effets du paradigme miroir sur la perception de son corps et le traitement de la douleur sont encore étudiés. Romano, Bottini et Maravita (2013) ont

⁷ La douleur chronique ou syndrome douloureux chronique est un syndrome multidimensionnel. On parle de douleur chronique lorsque la douleur exprimée, quelles que soient sa topographie et son intensité, persiste ou est récurrente au-delà de ce qui est habituel pour la cause initiale présumée, ou alors répond insuffisamment au traitement, ou encore entraîne une détérioration significative et progressive des capacités fonctionnelles et relationnelles du patient.

récemment montré, chez le sujet sain, que les effets observés sur le membre caché derrière le miroir étaient modulés par un ensemble de facteurs visuels (e.g. largeur du reflet dans le miroir), mais peu par des facteurs moteurs (e.g. mouvement du membre face au miroir actif vs passif). En outre, une étude longitudinale chez huit patients souffrant d'un syndrome de douleur fantôme a permis d'étudier les facteurs qui modulent l'efficacité d'une thérapie de réalité virtuelle visuelle et la réduction de la douleur à long terme (Mercier & Sirigu, 2009). Les auteurs soulignent que ce qui est déterminant dans ce type de traitement, comme dans le paradigme miroir, serait bien spécifiquement lié à la sensibilité du patient à la rétroaction visuelle, plus qu'aux facteurs liés à la lésion (e.g. durée de la désafférentation). Logiquement, l'effet du paradigme miroir sur la douleur et la perception du corps semble donc dépendant de ce qu'il se passe visuellement dans le miroir et supposément à l'interaction de ce « troisième » membre visuel avec le schéma corporel de l'individu. En effet, comme nous l'avons déjà expliqué lors de l'introduction générale, la manipulation de l'information visuelle peut moduler de manière très forte le schéma corporel, et plus spécifiquement le sens du mouvement (Guerraz *et al.*, 2012), le sens des positions (Holmes & Spence, 2005), tout comme les réponses physiologiques électrodermales (Guterstam *et al.*, 2015; Senna *et al.*, 2014), mais aussi la douleur (McCabe, Haigh, Halligan, & Blake, 2005). Ramachandran et Altschuler (2009) soulignent que la douleur fantôme pourrait provenir de l'incongruence entre les afférences sensorielles, les commandes motrices et le schéma corporel, au niveau du membre amputé. Pour les auteurs, la rétroaction visuelle d'un membre sain dans le miroir permettrait ainsi de restaurer une congruence entre la commande motrice et les entrées sensorielles chez les patients amputés et d'atténuer les messages douloureux générés en l'absence de rétroactions visuelles.

1.2 Paradigme miroir et comportement moteur

Nous l'avons vu, le paradigme miroir permettrait donc de créer une distorsion visuelle entre le schéma corporel et les segments corporels, avec une incidence forte sur la perception de son propre corps (forme, kinesthésie, sens des positions). De plus, nous avons vu lors de l'introduction générale que des distorsions similaires, induites cette fois-ci dans d'autres paradigmes (e.g. « phénomène retour »), avaient un impact sur le comportement

moteur tant volontaire, qu'involontaire (post effet moteur). Compte tenu de ces éléments, il a été logiquement supposé que le paradigme miroir pourrait aussi avoir un effet important sur la motricité et serait efficace dans la rééducation des troubles de la motricité d'origine centrale (Dohle *et al.*, 2008; Ramachandran & Altschuler, 2009; Rosen & Lundborg, 2005; Yavuzer *et al.*, 2008), mais aussi sur l'amélioration de la coordination bimanuelle chez le sujet sain (Franz & Packman, 2004).

Comme pour les effets sur la perception et la douleur, les mécanismes qui impactent le comportement moteur dans le paradigme miroir sont encore étudiés et discutés. La sollicitation des neurones miroirs, sous-jacente à une modulation visuelle par le miroir, est l'hypothèse dominante quant aux mécanismes à l'œuvre dans le paradigme miroir et particulièrement en réadaptation motrice (Buccino, Solodkin, & Small, 2006; Ramachandran & Altschuler, 2009). Le réseau de neurones dits « miroirs » a été découvert dans les années 1990 par Rizzolatti et son équipe, d'abord chez le singe (di Pellegrino, Fadiga, Fogassi, Gallese, & Rizzolatti, 1992; Rizzolatti, Fabbri-destro, & Cattaneo, 2009; Rizzolatti & Sinigaglia, 2008) et plus récemment chez l'Homme (Filimon, Nelson, Hagler, & Sereno, 2007; Mukamel, Ekstrom, Kaplan, Iacoboni, & Fried, 2010). Il s'agit de neurones, présents dans le cortex prémoteur ventral et le lobule pariétal inférieur, qui possèdent la particularité de s'activer à la fois lorsqu'un individu i) exécute ii) observe ou bien iii) s'imagine réaliser une action. Cette représentation de l'action par les neurones miroirs serait multimodale (vision, commande motrice, proprioception), dépendante du membre effecteur (Ramachandran & Altschuler, 2009) et lié au schéma corporel (Holmes & Spence, 2004). En ce qui concerne la paralysie d'origine centrale, Ramachandran et Altschuler (2009) expliquent que des neurones miroirs subsisteraient suite à la lésion, mais seraient mis sous silence à cause du manque d'information visuelle de mouvement du membre affecté. En parallèle, les neurones post lésionnels résiduels du cortex moteur seraient également inactifs suite, possiblement, à une incongruence répétée entre les commandes motrices (volonté d'action) et les rétroactions sensorielles visuelles, mais aussi proprioceptives (inaction). Cette « paralysie apprise » serait d'ailleurs, en partie, sous-jacente au trouble moteur. Pour Ramachandran et Altschuler (2009), le fait de voir un membre se déplacer dans une position visuelle identique à celle qu'aurait occupée le membre caché et affecté (paradigme miroir), permettrait la réactivation du réseau de neurones miroirs résiduels associé à ce membre, qui elle-même

permettrait l'amélioration de l'activité du cortex moteur primaire controlatéral à la lésion. Des hypothèses et des résultats similaires sont également décrits en ce qui concerne la réadaptation motrice en réalité virtuelle visuelle (Eng *et al.*, 2007).

L' hypothèse d'une modulation visuelle reste donc dominante quant à l'explication des effets sur le comportement observés dans le paradigme miroir (Franz & Packman, 2004; Ramachandran & Altschuler, 2009). Toutefois, celle-ci commence aujourd'hui à être remise en question. En effet, comme le soulignent quatre revues de littérature récentes, la modulation de la motricité dans les paradigmes miroirs ne peut pas être attribuée de manière certaine à la manipulation du schéma corporel par les afférences visuelles (Deconinck *et al.*, 2014; Guerraz, 2015; Moseley, Gallace, & Spence, 2008; Rothgangel, Braun, Beurskens, Seitz, & Wade, 2011), tant par le manque de condition contrôle qu'à cause de la pertinence d'autres hypothèses explicatives, comme celle attentionnelle. En effet, il a été démontré que l'attention a un impact sur les comportements moteurs volontaires et involontaires et notamment sur le couplage bimanuel (Buckingham, Main, & Carey, 2011; Franz, 2004; Peters, 1981). L'impact de la manipulation visuelle du schéma corporel (miroir) pourrait donc être confondu avec celui de la répartition symétrique de l'attention du SNC. En effet, dans le paradigme miroir, l'attention serait redistribuée équitablement entre le membre face au miroir et celui reflété par le miroir. Or, alors que l'utilisation thérapeutique de ce paradigme a été généralisée auprès des patients en réadaptation motrice (Ramachandran & Altschuler, 2009), l'effet de la redistribution attentionnelle visuelle par le miroir n'a pas été testé indépendamment de l'effet de la manipulation du schéma corporel par le miroir.

De la même manière chez le sujet sain cette fois-ci, des conditions contrôles manquent aussi afin de tester l'impact direct de la manipulation visuelle du miroir sur le comportement moteur *per se*. Par exemple, Franz et Packman (2004) ont évalué l'effet de la réflexion miroir sur une tâche de coordination bimanuelle de dessins de cercles chez le sujet sain. Ces auteurs ont utilisé trois conditions visuelles, soit une seule main était visible, soit les deux mains étaient visibles directement, ou soit les deux mains étaient visibles, mais grâce à la réflexion d'une main visible dans le miroir (à la place visuelle occupée par la main cachée). Lorsqu'une seule main était visible, la main visible dessinait des cercles plus larges (des cercles avec un radius plus élevé) que la main cachée. En revanche, si les deux mains étaient

visibles (directement ou grâce au miroir), il n’y avait plus de différence de radius entre les cercles dessinés par les deux mains. La coordination bimanuelle était donc meilleure et équivalente dans ces deux conditions expérimentales, ceci par rapport à la condition où seule une main était visible. Les auteurs ont alors émis l’hypothèse que la réflexion miroir d’une main en mouvement, grâce à l’impact des afférences visuelles (sur le schéma corporel), influencerait les comportements moteurs de la main cachée lors de tâche de coordination bimanuelle (Franz & Packman, 2004). Toutefois, il est important de noter que l’hypothèse d’une répartition symétrique de l’attention via le miroir et son influence sur la motricité pourrait également expliquer les résultats de Franz et Packman (2004), notamment les moins bonnes performances des participants en condition vision d’une seule main.

2. Expérimentations : paradigme miroir, distorsions du schéma corporel et comportement moteur (article 3, 4)

C’est dans ce contexte où l’impact direct du paradigme miroir sur la motricité est remis en question, que nous avons réalisé les deux études présentées dans cette partie (Etude 3 et 4). Ces études ont été réalisées chez les participants sains et dans le cadre du paradigme miroir. La distorsion entre schéma corporel et positions segmentaires, induite grâce au miroir, avait pour but de donner une information visuelle facilitatrice dans des tâches de couplage bimanuel. Notre objectif était de tester si cette manipulation visuelle, *per se*, permettait un alignement du comportement moteur volontaire (Etude 3) ou involontaire (Etude 4) du bras caché avec celui du bras miroir, et ce indépendamment d’autres facteurs qui pouvaient être confondus. Nous développerons les aspects spécifiques à l’une et l’autre de nos deux études. Seuls les principaux éléments de la méthode, des résultats et des discussions seront présentés. La version intégrale des deux articles publiés associés à ces études est disponible en annexe de ce document.

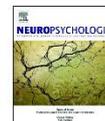
2.1 Paradigme miroir, schéma corporel et motricité volontaire⁸ (article 3)

Neuropsychologia 52 (2014) 11–18



Contents lists available at ScienceDirect

Neuropsychologia

journal homepage: www.elsevier.com/locate/neuropsychologia

Bimanual coordination with three hands: Is the mirror hand of any help?



Morgane Metral^{a,b}, Marine Guinot^c, Jean-Pierre Bresciani^{a,d}, Marion Luyat^b, Jean-Luc Roulin^a, Michel Guerraz^{a,*}

^aLaboratory of Psychology and Neurocognition, UMR 5105 CNRS, University of Savoie, BP 1104, F-7301, Chambéry cedex, France

^bLaboratory of Functional Neurosciences and Pathologies, EA 4559, Department of Psychology, University of Lille 3, Villeneuve d'Ascq, France

^cDepartment of Psychology, University of Savoie, Chambéry, France

^dDepartment of Medicine, University of Fribourg, Fribourg, Switzerland

ARTICLE INFO

Article history:

Received 14 June 2013

Received in revised form

24 October 2013

Accepted 31 October 2013

Available online 8 November 2013

Keywords:

Bimanual coordination

Mirror paradigm

Sensorimotor disturbance

ABSTRACT

The mirror paradigm has been used extensively both as a research tool for studying kinesthesia in healthy individuals and as a therapeutic tool for improving recovery and/or alleviating symptoms in patients. The present study of healthy participants assessed the contribution of the mirror paradigm to motor control in a bimanual coordination task performed under sensorimotor disturbance conditions. In Experiment 1, the participants were required to produce symmetrical circles with both hands/arms at the same time. In Experiment 2, the task consisted of synchronous extension-flexion movements of both arms in the sagittal plane. These tasks were performed under four different visual conditions: (i) mirror vision (i.e. with the non-dominant arm reflected in a mirror – the third hand – and the dominant arm hidden), (ii) full vision (i.e. both arms visible), (iii) with only the non-dominant arm visible and (iv) with the eyes closed. In Experiments 1 and 2, sensorimotor disturbance was applied to the participant's dominant arm by co-vibrating antagonistic muscles (the biceps and the triceps). In the complex circle drawing task, bimanual performance was better in the mirror condition than when participants saw their non-dominant arm only. However, motor performance in the mirror vision condition was little better than in the eyes closed condition, regardless of whether or not sensorimotor disturbance was applied. In Experiment 2, there were no differences between the “eyes closed” and “mirror vision” conditions. Although mirror reflection of one arm has been shown to induce consistent, vivid, perceptual illusions (kinesthetic illusion), our results suggest that it is less effective in modulating motor behavior.

© 2013 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Over the last two decades, the mirror paradigm has been used extensively to investigate the role of visual afferents in position sense and kinesthesia in healthy individuals. It has also been considered as tool for restoring brain functions in general (Ramachandran & Altschuler, 2009; Rosen & Lundborg, 2005; Dohle et al., 2009) and promoting recovery from hemiparesis in particular.

The reflection of one moving hand in a mirror positioned in the sagittal plane (i.e. the plane that separates the left and right sides of the body) can give the illusion of symmetrical bimanual movements. In recent reports, Guerraz et al. (2012) and Metral, Blettery, Bresciani, Luyat, and Guerraz (2013) observed that mirror reflection of a passively moving arm (i.e. moved by a motorized manipulandum)

induced consistent, vivid, kinesthetic illusions of movement of the hidden, static, right arm in the direction of mirror displacement. The researchers showed that the impact of visual afferents on the percept was even greater when proprioceptive afferents were degraded (by the application of widespread vibration to the hidden arm) (Guerraz et al., 2012). This is consistent with the reports in which amputees (lacking proprioceptive afferents) experienced illusions of reminiscent hand/arm kinesthesia when viewing movement of the intact limb in a mirror (Ramachandran & Hirstein, 1998).

It has also been suggested that mirror reflection of one hand's movement has also been suggested to influence motor output of that hidden hand in bimanual tasks (Altschuler, 2005; Franz & Packman, 2004). Franz and Packman (2004) investigated the effect of mirror reflection of circle drawing movements of one hand on the motor output of the other hand. When only one hand was visible, the visible hand drew larger circles (i.e. circles with a larger radius) than the hidden hand. When a total of two hands were visible (either the right and left hand together or the right hand and its reflection in the mirror), there was no longer difference in radius between the hands.

* Corresponding author. Tel.: +33 479 759 186; fax: +33 479 758 599.
E-mail address: michel.guerraz@univ-savoie.fr (M. Guerraz).

0028-3932/\$ – see front matter © 2013 Elsevier Ltd. All rights reserved.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2013.10.027>

⁸ L'article associé à cette étude est disponible dans sa version complète en annexe de ce document.

Rappels théoriques

La thérapie miroir, notamment en réadaptation motrice, a été récemment remise en question (Deconinck *et al.*, 2014; Guerraz, 2015; Moseley *et al.*, 2008; Rothgangel *et al.*, 2011). Chez le sujet sain, le bénéfice du paradigme miroir reste aussi à démontrer. Franz et Packman (2004) ont effectivement montré que la coordination bimanuelle était dégradée lorsqu'une seule main était visible, alors que celle-ci redevenait presque parfaite lorsque les deux mains étaient visibles (vision directe ou vision miroir). Cependant, la facilitation motrice observée en condition miroir pourrait aussi bien être due à une meilleure répartition des processus attentionnels (symétrie de l'attention), plutôt qu'à l'effet bénéfique de la distorsion du schéma corporel (ajout d'un « troisième bras miroir ») induite grâce au miroir.

Afin de mieux comprendre les mécanismes qui conduisent réellement à l'amélioration des performances motrices dans le paradigme miroir, nous avons décidé de tester l'impact, *per se*, de la même distorsion du schéma corporel sur la coordination bimanuelle chez les sujets sains. Pour ce faire, nous avons manipulé quatre conditions expérimentales : (i) vision miroir, (ii) vision directe des deux mains (iii) vision d'une seule main, mais aussi (iv) absence de vision (une condition non testée par Franz & Packman, 2004). De plus, nous faisons l'hypothèse que l'impact (s'il existe) de la manipulation du schéma corporel, via le miroir, sur la coordination bimanuelle, serait d'autant plus important si une perturbation sensori-motrice était appliquée sur le bras caché derrière le miroir. Dans cette condition de perturbation, on pourrait s'attendre aussi à ce que la vision directe des deux mains entraîne une amélioration de la coordination plus marquée que la condition miroir grâce aux corrections directes (en ligne) qui peuvent être réalisées. Afin de tester ces hypothèses, nous avons évalué l'effet de la symétrie visuelle (miroir vs yeux fermés) sur la coordination bimanuelle lorsque les afférences proprioceptives du bras dominant (caché derrière le miroir) ont été dégradées expérimentalement. Pour ce faire, nous avons vibré simultanément les muscles antagonistes de ce bras (i.e. biceps et triceps). Comme lors de la désafférentation (Rothwell *et al.*, 1982; Teasdale *et al.*, 1993), cette méthode affecte le sens des positions (Bock *et al.*, 2007; Roll *et al.*, 1989) et empêche les participants de réaliser correctement des tâches de coordination visuo-motrice (Gilhodes *et al.*, 1986), comme le couplage bimanuel (Swinnen *et al.*, 2003).

Matériel

Le paradigme miroir. Nous avons utilisé un dispositif miroir, similaire à celui utilisé par Guerraz et collaborateurs (2012), ceci afin de créer une distorsion entre les positions segmentaires et le schéma corporel. Ce dispositif miroir a été utilisé pour toutes nos études chez le sujet sain (Etude 3, 4, mais aussi 5). Il s'agit d'une large boîte en bois, construite sur mesure (dimensions : 120 cm x 65cm x 65cm) et composée de deux compartiments de même dimension, séparés par un cadre positionné verticalement au milieu de la boîte (plan sagittal). De part et d'autre de ce cadre, les participants placent chacun de leur deux bras (Figure 25). Dans cette Etude 3 et selon certaines conditions expérimentales, soit i) les deux compartiments sont directement visibles (Figure 25-A ; condition « vision des deux mains »), soit ii) un miroir est fixé au cadre central, avec la surface réfléchissante tournée vers le bras gauche du participant (Figure 25-B ; condition « vision miroir »), soit encore iii) une cloison opaque, fixée au cadre central, empêche le participant de visualiser directement son avant-bras et sa main vibrée dans le compartiment droit (condition « vision main gauche uniquement »).

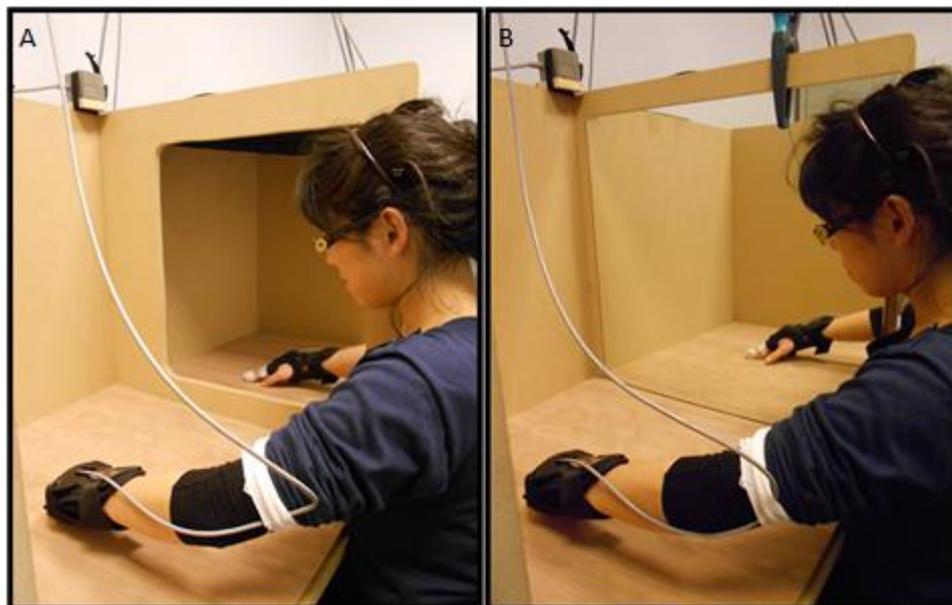


Figure 25. Photographies du dispositif expérimental. À gauche, la condition « vision des deux mains » et à droite, la condition « vision miroir ».

Des vibrateurs sont attachés au biceps et au triceps droit du participant, avec des bandes élastiques, ceci afin d'induire une perturbation proprioceptive et motrice. La co-vibration des muscles antagonistes simule ainsi un trouble sensori-moteur.

Les déplacements des avant-bras et des mains des participants ont été enregistrés en continu avec le système de capture de mouvement électromagnétique (Polhemus Fastrack®, Colchester, VT). Il s'agit d'un système de capture de mouvement magnétique doté d'un récepteur et qui peut traiter jusqu'à quatre émetteurs. Dans cette Etude 3, un capteur était disposé sur chaque index du participant. Afin d'éviter les mouvements du poignet, les participants portaient des attelles sur chaque main (Figure 25, ci-dessus). Les données ont été échantillonnées à une fréquence de 60 Hz.

Procédure expérimentale

Treize participants droitiers (huit femmes; âge moyen = 22.1) ont participé à la première partie de cette Etude 3. Les participants étaient assis en face du dispositif miroir, avec leurs bras positionnés de part et d'autre du cadre central (Figure 25, ci-dessus). La position de la tête était similaire dans toutes les conditions expérimentales, c'est-à-dire orientée de façon à voir la limite inférieure du cadre central. Cette position permettait ainsi d'avoir le regard porté sur les deux mains (condition « vision des deux mains ») et sur la main miroir et son reflet (condition « vision miroir »). Nous avons demandé aux participants de produire des cercles symétriques de radius constant avec leurs deux mains, ceci de manière continue et à une vitesse confortable librement choisie. La main gauche se déplaçait dans le sens des aiguilles d'une montre et la main droite dans le sens contraire à celui des aiguilles d'une montre. Les participants devaient ainsi décrire cinq fois la tâche de coordination bimanuelle demandée (cercles symétriques).

Dans la moitié des essais, une perturbation sensori-motrice par co-vibration a été appliquée au bras droit, immédiatement avant le début de la tâche motrice et a été maintenue durant toute la tâche. Dans les tests préliminaires, nous nous sommes assurés que la co-vibration (à une fréquence initiale de 80Hz) n'induisait pas de déplacement du bras vibré *per se*. Pour ce faire, le participant plaçait son avant-bras droit à environ 45° à l'horizontale. Si la co-vibration provoquait un déplacement du bras, il y avait un déséquilibre entre les signaux proprioceptifs venant des muscles antagonistes (Gilhodes *et al.*, 1986)). La

fréquence de l'un des deux vibreurs était alors réduite jusqu'à ce qu'un équilibre puisse être obtenu (i.e. pas de mouvement du bras).

Dans cette expérience, il y avait aussi quatre conditions visuelles (Figure 26, ci-après) :

- **la vision miroir** : les participants voyaient leur bras face au miroir (gauche), ainsi que son reflet, tandis que le bras cible (droit) était caché ;
- **la vision des deux mains** : les participants voyaient leurs deux bras (absence de miroir dans le cadre central) ;
- **La vision main gauche** : seul le bras face au miroir était visible et un cache opaque était placé devant le miroir ;
- **Absence de vision** : les yeux fermés.

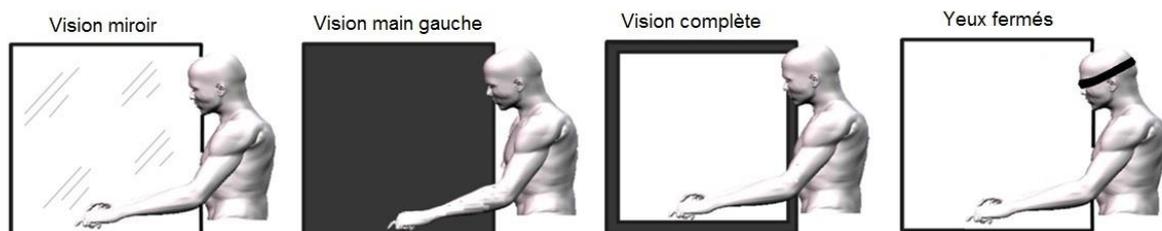


Figure 26. Représentation schématique des quatre conditions de l'Étude 3.

Ces quatre conditions visuelles ont été couplées aux deux conditions de perturbation: i) perturbation sensori-motrice du bras caché (droit), ii) absence de perturbation. Il y avait donc un total de 8 conditions expérimentales dans un plan d'expérience intra-sujet. Chaque condition a été répétée 4 fois dans un ordre pseudo-aléatoire, soit 32 essais par participant.

Afin de déterminer la qualité de la coordination bimanuelle, nous avons mesuré deux paramètres principaux : i) la taille des cercles réalisés par les deux mains (radius, en cm) et ii) le décalage temporel entre les cercles réalisés par les deux mains (ms).

Analyses statistiques.

Nous avons analysé les radius et le décalage temporel à l'aide d'une ANOVA à trois facteurs intra-sujets 2 (Main) x 4 (Vision) x 2 (Perturbation). Pour toutes les analyses de variance, les valeurs enregistrées ont été corrigées avec un test Huynh-Feldt. Les comparaisons par paires post hoc ont été effectuées en utilisant la méthode de Newman-Keuls. Toutes les analyses ont été réalisées avec le logiciel de statistique « uds

Anova"R » :(<https://sites.google.com/site/udsanova/home>). Le seuil de significativité statistique a été fixé à $p < .05$, pour l'ensemble de ces analyses.

Résultats

Taille des cercles (Radius)

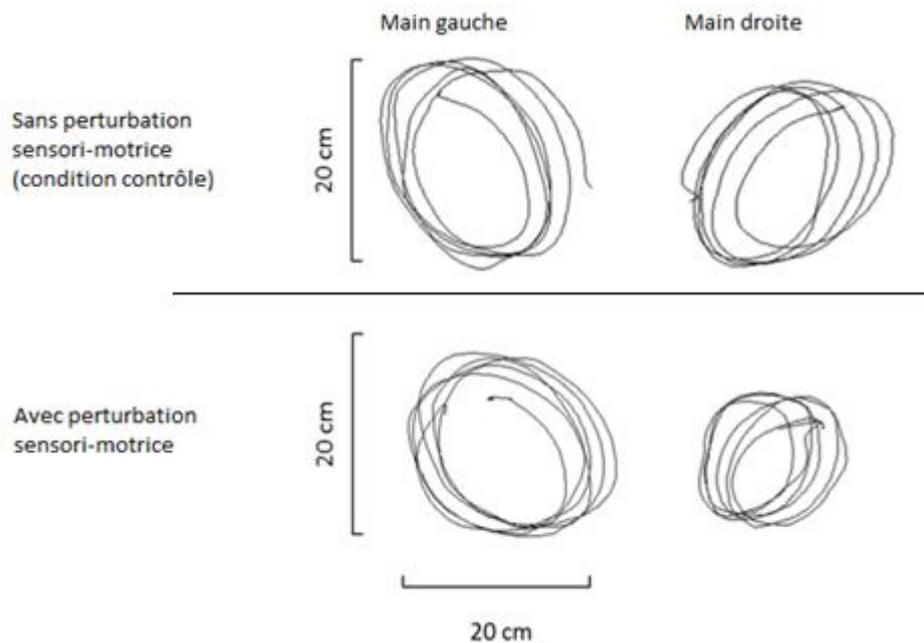


Figure 27. Exemples de dessins de cercles réalisés avec les deux mains, sans co-vibration du bras caché (dessins supérieurs), ou avec perturbation sensori-motrice appliquée sur le bras caché (dessins inférieurs), ceci dans la condition « vision miroir ». Avec perturbation sensori-motrice sur la main droite, le radius du cercle tracé par la main droite est réduit, la coordination bimanuelle est donc moins bonne.

En l'absence de perturbation sensorimotrice, les cercles décrits par la main gauche et la main droite avaient des radius moyens similaires dans toutes les conditions visuelles, exceptée dans la condition où seule la main gauche était visible (test post-hoc par paires, $p = .0001$). Dans cette dernière condition, les radius moyens des cercles décrits par la main droite cachée étaient plus petits que ceux décrits par la main gauche. Cela dénote donc une moins bonne coordination bimanuelle spécifiquement dans la condition où seule une main est visible (Figure 28, ci-après). A l'inverse, la figure 27 ci-dessus (dessins supérieurs) représente un exemple de bonne coordination bimanuelle, ceci lorsqu'il n'y a pas de perturbation sensorimotrice et dans la condition « vision miroir ». Précisons que

lorsqu'aucune des deux mains n'étaient visibles (« absence de vision »), les cercles décrits par les mains gauche et droite avaient des radius moyens plus petits que dans les autres conditions visuelles, mais ceux-ci ne différaient pas les uns des autres ($p = .24$). Par conséquent, la coordination bimanuelle restait bonne dans la condition « absence de vision ».

En présence de perturbation sensorimotrice appliquée au bras cible droit et dans toutes les conditions expérimentales, les radius moyens des cercles décrits par la main droite co-vibrée étaient plus petits que ceux des cercles décrits par la main gauche. La réduction moyenne du radius sur le membre co-vibré était comprise entre 9% et 25%, ceci en fonction de la condition visuelle (e.g. en condition « vision miroir », voir Figure 27, dessins inférieurs). Une analyse de contraste a indiqué que cette diminution de la coordination bimanuelle était moins prononcée dans la condition « vision complète » (9.2%) qu'en condition « absence de vision » (15.5%, $p < .05$), ou « vision miroir » (16.3%, $p < .05$). Toutefois, le pourcentage de réduction des cercles ne différait pas significativement entre ces deux dernières conditions ($F(1,12) = 1.3$, $p = .27$). Ce dernier résultat va donc dans le sens d'une coordination bimanuelle similaire dans les conditions « absence de vision » et « vision miroir ». Enfin, les pourcentages de réduction des cercles dans les conditions « absence de vision » et « vision miroir » étaient plus faibles, que dans la condition « vision main gauche » (24.5%) ($p < .05$). La plus mauvaise coordination bimanuelle est donc, encore une fois, observée lorsque seule une main est visible. Pour plus de clarté, nous présentons dans le même graphique les différences de radius entre la main gauche et la main droite selon les variables « vision » et « perturbation » (Figure 28, ci-après).

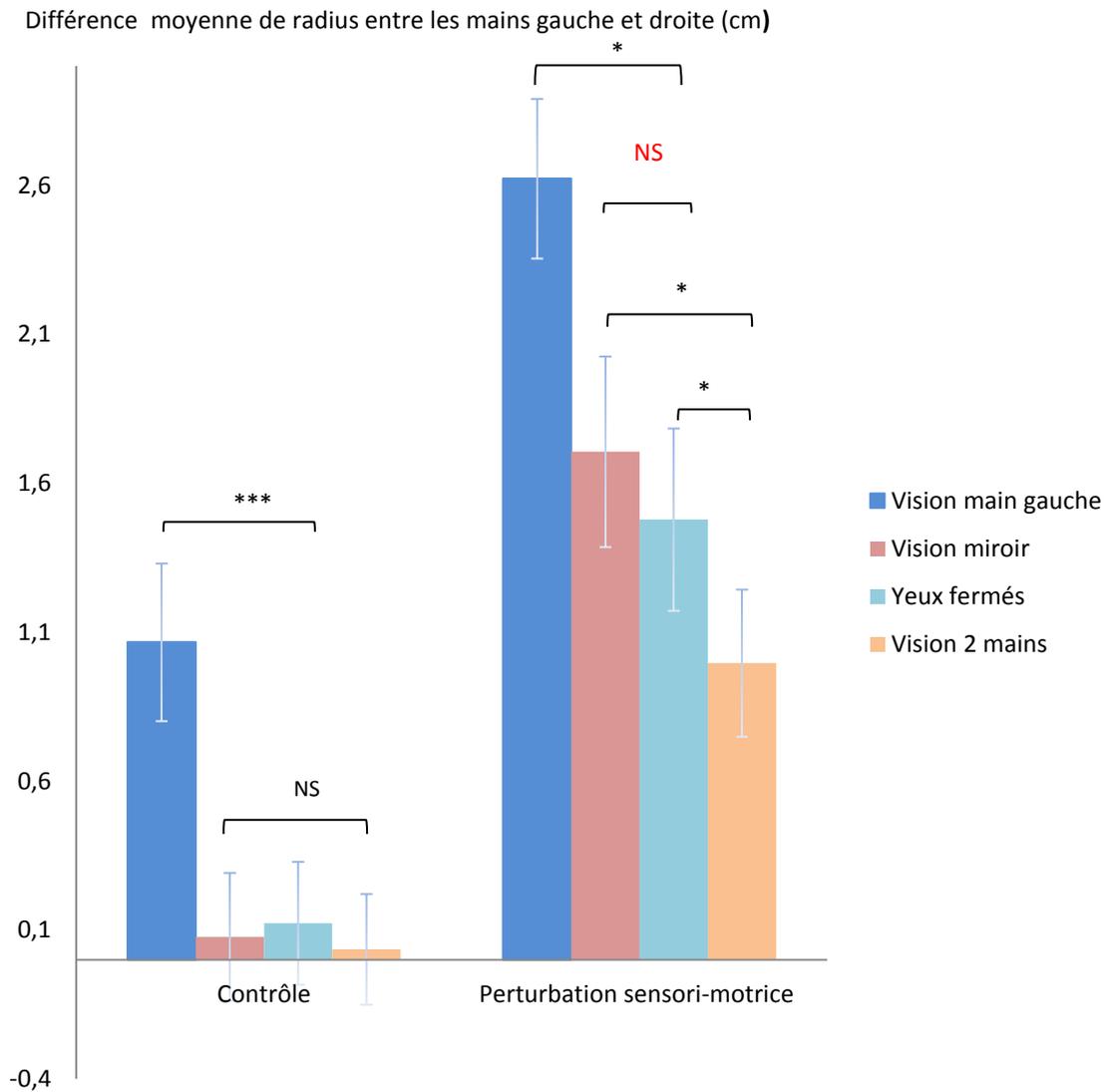


Figure 28. Représentation de la différence moyenne (en cm) entre les radius du cercle produit par la main face au miroir-gauche et ceux de la main cible-droite, dans les quatre conditions visuelles. Une valeur positive indique que les radius des cercles de la main face au miroir étaient supérieurs à ceux des cercles de la main cible cachée et que la coordination bimanuelle était moins bonne. Différence statistique entre les conditions : NS- non significative, * $p < .05$, *** $p < .001$. Les barres d'erreur représentent les erreurs types de la moyenne (standard errors of the mean-SEM).

Décalage temporel entre les cercles.

Indépendamment des conditions visuelles, il y avait un effet significatif de la perturbation sensorimotrice dans le sens d'un changement d'avance de phase d'une main à l'autre. En effet, alors que la main gauche était en avance sur le tracé des cercles en condition contrôle, c'est la main droite qui avançait la gauche lorsqu'une perturbation sensorimotrice était appliquée ($F(1,12) = 6.6$, $p < .024$, $\eta^2_p = .35$). Toutefois, cet effet était limité, avec une avance de phase de 14 ms en moyenne. De plus, les analyses post-hoc

montrent que la différence n'était pas statistiquement significative, ceci pour chacune des quatre conditions visuelles (tous les $p > .06$). L'ANOVA a aussi révélé un effet significatif de la vision ($F(3,36) = 5.6, p < .003, \eta^2_p = .31$) sur le décalage temporel moyen entre les cercles, ceci dans le sens d'une avance de phase (de la main gauche) lorsque seule cette main était visible (50 ms) et dans une moindre mesure dans la condition d'absence de vision (34 ms). L'interaction entre les conditions « vision » et « perturbation » n'était pas statistiquement significative sur cette variable ($F(3,36) = .68, p = .56, \eta^2_p = .06$).

Discussion de l'Etude 3

Dans cette étude, la coordination bimanuelle était meilleure avec le miroir et/ou la vision directe des deux mains que lorsque seule la main gauche était visible. Ces résultats avaient déjà été rapportés par Franz et Packman (2004). De plus, et de manière logique, nous observons une moins bonne coordination bimanuelle lorsqu'une dégradation des informations proprioceptives (co-vibration) était appliquée sur le bras droit, et ce quelle que soit la condition visuelle. Enfin, nous observons que la pire performance, en termes de similarité droite-gauche, apparaît là encore lorsqu'une seule main était visible.

En plus de la réplication des résultats de Franz et Packman (2004), le premier intérêt de cette étude se situe dans l'observation de la coordination bimanuelle dans toutes les conditions visuelles (absence de vision comprise). Le second aspect important de cette étude était également l'observation des performances motrices en appliquant une perturbation sensori-motrice sur le bras caché (vibration des muscles antagonistes), ce qui permettait d'observer une plus grande variabilité de réponses selon les conditions expérimentales.

Dans un premier temps, nous avons observé que la coordination bimanuelle était en réalité meilleure lorsque le participant voyait directement ses deux mains, plutôt que lorsqu'il observait le reflet de sa main dans un miroir. En effet, lorsque les participants pouvaient voir leur deux mains directement, des mécanismes de correction au cours du mouvement (en ligne) ont pu limiter plus facilement l'impact de la perturbation sensori-motrice (Day & Lyon, 2000; Reynolds & Day, 2012). Alors que lorsque les informations visuelles du bras caché consistaient en un reflet du bras controlatéral dans le miroir, la correction visuelle directe du déplacement du bras caché était impossible. Dans ce cas, les

erreurs de trajectoire ne pouvaient donc pas être détectées visuellement (de la même manière que pour la condition les yeux fermés).

Dans un second temps, nous avons observé que la coordination bimanuelle était similaire que le participant voit son avant-bras dans le miroir ou qu'il ferme les yeux, et ce qu'il y ait perturbation sensori-motrice ou non. Ce résultat a aussi été rapporté dans une seconde partie de l'expérience que nous avons réalisée avec une tâche de coordination bimanuelle (de flexion-extension) plus simple d'un point de vue moteur (cf. Expérience 2, article 3 en annexe). Cependant, que la tâche de coordination bimanuelle soit simple ou complexe, l'intégration des informations visuelles via le miroir ne semble pas avoir plus d'effet facilitateur que lorsque les participants ferment les yeux.

Les résultats de cette étude questionnent donc les processus à l'œuvre dans les différentes conditions visuelles de nos études, mais aussi des études sur le paradigme miroir en général. En effet, il semble que l'impact de la distorsion visuelle du schéma corporel à travers le miroir ne puisse pas expliquer en totalité les effets observés sur la motricité. Longtemps pourtant la modulation visuelle du miroir couplée à la sollicitation des neurones miroirs (Buccino *et al.*, 2006; Filimon *et al.*, 2007; Ramachandran & Altschuler, 2009) fut l'hypothèse dominante quant à l'explication des effets positifs observés en réadaptation motrice (Franz & Packman, 2004; Ramachandran & Altschuler, 2009). Pourtant nos résultats, comme d'autres études en électrophysiologie (Funase, Tabira, Higashi, Liang, & Kasai, 2007; Praamstra, Torney, Rawle, & Miall, 2011) et en IRMf (Fink *et al.*, 1999; Michielsen *et al.*, 2011) peinent à montrer l'implication des réseaux perceptifs et moteurs et du schéma corporel sur la modulation de la motricité. De plus, peu d'études comparent la condition miroir à une condition contrôle essentielle : l'absence de vision (pour une revue, voir : Deconnick *et al.*, 2014). D'ailleurs, lorsque la vision est contrôlée, comme c'était le cas dans cette Etude 3, nous insistons sur le fait que les performances de coordination bimanuelle étaient similaires avec le miroir ou avec les yeux fermés.

Le fait que la condition les yeux fermés soit aussi efficace que la vision miroir laisse penser que l'effet du miroir sur la motricité pourrait être lié à une redistribution de l'attention sur les deux membres, plus qu'à un impact de la distorsion du schéma corporel (ajout d'un troisième bras visuel). D'ailleurs, outre le schéma corporel, l'attention spatiale a

aussi une forte influence sur la réalisation de l'action (Daprati *et al.*, 2010). Ainsi, ce pourrait être la symétrie apparente des mouvements bimanuels dans le miroir, avec pour conséquence une redistribution attentionnelle, qui améliorerait le couplage bimanuel, et ceci de manière similaire à l'effet de la vision directe des deux mains (Franz & Packman, 2004). Effectivement, dans le paradigme miroir l'activation des structures supports de la conscience de soi et de l'attention spatiale (précunéus et cortex cingulaire postérieur) a été mise en évidence aussi bien chez les patients cérébraux-lésés (Michielsen *et al.*, 2011) que chez des participants sains (Fink *et al.*, 1999). De plus, on sait que les tâches de coordination bimanuelle volontaire sont sensibles à l'attention prêtée aux deux mains (Buckingham *et al.*, 2011; Franz, 2004; Peters, 1981). En effet, les effets de l'attention visuelle (et non visuelle) sur le couplage bimanuel volontaire ont été testés en dehors du paradigme miroir (Franz, 2004). A cette occasion, Franz (2004) avait déjà utilisé une tâche bimanuelle de dessins de cercles et mesuré les radius de ces cercles selon différentes conditions attentionnelles. Dans cette étude, les participants (12 droitiers, 12 gauchers) devaient prêter attention à une seule main. Soit ils regardaient cette main pendant que l'autre était cachée (condition attention visuelle), soit ils gardaient les yeux fermés (attention non visuelle). La main sur laquelle s'est portée l'attention a toujours produit des cercles avec des radius plus larges que ceux de l'autre main. De plus, l'attention visuelle semble avoir plus d'impact sur la taille des cercles réalisés que l'attention non visuelle.

Outre le comportement moteur volontaire, l'influence des processus attentionnels sur la motricité involontaire et notamment sur le post-effet moteur, bien que peu investiguée, a aussi été mise en évidence par Craske et Craske (1986). Ces auteurs ont montré que, si après avoir exercé une contraction isométrique sur son bras droit, le participant se concentrait sur son bras controlatéral, un post-effet moteur sur le bras gauche était alors observé. Alors même qu'il n'y avait pas eu de contraction isométrique exercée sur ce bras. De même, si suite à la contraction au niveau du bras droit, le participant portait son attention sur sa jambe droite, le post-effet apparaissait sur la jambe droite et inversement après contraction de la jambe droite (Craske & Craske, 1986). De manière tout à fait intéressante, l'attention portée sur un autre segment du corps lors de la post-contraction suffit à transférer le post-effet moteur d'un segment à l'autre. Cela signifie que même une motricité de bas niveau serait modulée par des processus attentionnels.

Dans l'ensemble, nos résultats n'ont donc pas montré l'impact bénéfique d'une distorsion visuelle du schéma corporel (induite dans un but d'alignement du comportement moteur sur la main visuelle) sur la coordination motrice bimanuelle, ceci par rapport à l'absence de vision. Ceci est cohérent avec les revues de littératures récentes qui questionnent l'apport réelle de la thérapie miroir par rapport à l'imagerie mentale ou au couplage bimanuel en ce qui concerne la réadaptation de l'hémiplégie (Moseley *et al.*, 2008; Rothgangel *et al.*, 2011). Toutefois, nous avons voulu compléter notre investigation quant à l'effet du paradigme miroir sur la motricité en général. Nous avons donc étudié si la distorsion du schéma corporel induite par le miroir aurait un impact plus marqué sur une motricité involontaire de bas niveau cette fois-ci, telle que le post effet moteur (Etude 4).

2.2 Le paradigme miroir, schéma corporel et motricité involontaire⁹ (article 4)

Neuroscience 285 (2015) 343–355

PASSIVE OR SIMULATED DISPLACEMENT OF ONE ARM (BUT NOT ITS MIRROR REFLECTION) MODULATES THE INVOLUNTARY MOTOR BEHAVIOR OF THE OTHER ARM

C. BRUN,^a M. METRAL,^{a,b} M. CHANCEL,^{a,c}
A. KAVOUNOUDIAS,^c M. LUJAT^b AND M. GUERRAZ^{a*}

^a Univ. Savoie, LPNC, F-7300 UMR 5105 Chambéry, CNRS, France

^b Univ. Lille 3, Laboratory of Functional Neurosciences and Pathologies, EA 4559, Villeneuve d'Ascq, France

^c Aix-Marseille Univ. CNRS, LNI A UMR 7260, Marseille, France

Abstract—Recent studies of both healthy and patient populations have cast doubt on the mirror paradigm's beneficial effect on motor behavior. Indeed, the voluntary arm displacement that accompanies reflection in the mirror may be the determining factor in terms of the motor behavior of the contralateral arm. The objective of the present study was to assess the respective effects of mirror reflection and arm displacement (whether real or simulated) on involuntary motor behavior of the contralateral arm following sustained, isometric contraction (Kohnstamm phenomenon). Our results revealed that (i) passive displacement of one arm (displacement of the left arm via a motorized manipulandum moving at 4°/s) influenced the velocity of the Kohnstamm phenomenon (forearm flexion occurring shortly after the cessation of muscle contraction) in the contralateral arm and (ii) mirror vision had no effect. Indeed, the velocity of the Kohnstamm phenomenon tended to be adjusted to match the velocity of the passive displacement of the other arm. In a second experiment, arm displacement was simulated by vibrating the triceps at 25, 50 or 75 Hz. Results showed that the velocity of the Kohnstamm phenomenon in one arm increased with the vibration frequency applied to the other arm. Our results revealed the occurrence of bimanual coupling because involuntary displacement of one arm was regulated by muscle-related information generated by the actual or simulated displacement of the other arm. In line with the literature data on voluntary motor behavior, our study failed to evidence an additional impact of mirror vision on involuntary motor behavior. © 2014 IBRO. Published by Elsevier Ltd. All rights reserved.

Key words: mirror paradigm, bimanual coupling, Kohnstamm phenomenon, muscular afferents.

*Corresponding author. Address: Laboratory of Psychology and NeuroCognition, UMR 5105 CNRS – University of Savoie, BP 1104, 73011 Chambéry Cedex, France. Tel: +33-4-79-75-91-86; fax: +33-4-79-75-95-99.

E-mail address: Michel.guerraz@univ-savoie.fr (M. Guerraz).
Abbreviations: ANOVA, analysis of variance; iEMG, integrated EMG values; MVC, maximum voluntary contraction.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroscience.2014.11.036>
0306-4522/© 2014 IBRO. Published by Elsevier Ltd. All rights reserved.

INTRODUCTION

Over the last 10 years, the mirror paradigm has been considered as a treatment option for restoring brain function in general (Rosen and Lundborg, 2005; Dohle et al., 2009; Ramachandran and Altschuler, 2009) and promoting recovery from hemiparesis and hemiplegia in particular. In this mirror paradigm, the participant sits in front of a mirror oriented parallel to the body midline, with its reflective surface facing one limb and blocking the view of the other. When looking into the mirror, the participant sees the reflection of one limb which position coincides with that of the other (unseen) limb. This arrangement can create vivid visual illusions whereby movement of an intact limb in hemiparetic patients may be perceived as affecting the paretic (unseen) limb. However, after early enthusiasm for mirror therapy, the true benefit of this approach (notably when compared with therapies such as bimanual coupling) in recovery from hemiparesis is now being questioned (for a review, see Rothgangel et al., 2011).

Metral et al. (2014) recently assessed the mirror paradigm's role in the motor control of bimanual coordination tasks performed by healthy participants during sensorimotor disturbance in four visual conditions (i) mirror vision (i.e. with the non-dominant arm reflected in a mirror and the dominant arm hidden), (ii) full vision (i.e. both arms visible), (iii) with only the non-dominant arm visible and (iv) with the eyes closed. The participants were required to produce synchronous movements of both arms while sensorimotor disturbance was applied to their dominant arms (co-vibration of antagonistic muscles – the biceps and the triceps). This disturbance substantially decreased the sensitivity of position perception (Roll et al., 1989; Bock et al., 2007) and altered the subject's ability to perform coordinated visuomotor or postural tasks (Gilhodes et al., 1986; Oullier et al., 2009) and bimanual coupling, that is, coupling between the two hands constrained in spatial or temporal terms (Swinen, 2002; Swinnen et al., 2003). Although mirror reflection of one arm can induce consistent, vivid, perceptual illusions (Holmes et al., 2004; Zampini et al., 2004; Mercier and Sirigu, 2009; Ramachandran and Altschuler, 2009; Guerraz et al., 2012; Metral et al., 2013), Metral et al.'s (2014) results confirmed that mirror vision is not highly effective in modulating voluntary motor behavior. Indeed, although performance in synchronous movements was higher in the condition of mirror vision as compared to vision of only

343

⁹ L'article associé à cette étude est disponible dans sa version complète en annexe de ce document.

Cadre théorique

Nous l'avons vu, le paradigme miroir est utilisé pour rééduquer des troubles de la motricité d'origine centrale (Dohle *et al.*, 2008; Ramachandran & Altschuler, 2009; Rosen & Lundborg, 2005; Yavuzer *et al.*, 2008). Cependant, nous avons aussi montré dans notre précédente Etude 3 que la distorsion du schéma corporel induite dans le paradigme miroir n'a pas systématiquement pour conséquences un effet significatif sur la motricité volontaire.

Nous avons donc voulu tester également l'effet du paradigme miroir sur la motricité involontaire. Le mouvement involontaire en question correspond au post effet moteur. Il s'agit d'un mouvement qui peut apparaître consécutivement à une contraction musculaire isométrique intense et soutenue dans le temps (Craske & Craske, 1986; Duclos *et al.*, 2007; Duclos, 2006; Ghafouri *et al.*, 1998; Gurfinkel *et al.*, 1990; Ivanenko *et al.*, 2006). Il a déjà été démontré que la distorsion entre le schéma corporel et les positions segmentaires induite grâce au « phénomène retour » (inclinaison réelle et prolongée de la tête ou simulée par vibration mécanique) pouvait avoir des conséquences sur le post effet moteur de la jambe (Gurfinkel & Levick, 1991). Nous pouvons faire l'hypothèse que la rétroaction miroir et donc la manipulation du schéma corporel (distorsion) pouvait moduler le post effet du bras caché derrière le miroir.

Nous souhaitons tester dans cette quatrième étude si la distorsion induite entre le schéma corporel et les positions segmentaires dans le paradigme miroir avait un effet sur le post effet moteur. Pour ce faire, nous avons manipulé la rétroaction miroir dans le sens d'un déplacement en flexion du bras miroir et nous en avons observé les conséquences sur le post effet moteur du bras caché derrière le miroir. Nous faisons l'hypothèse que s'il y avait un effet direct de la distorsion du schéma corporel sur le mouvement involontaire, alors le déplacement involontaire du bras caché pourrait s'ajuster, notamment en termes de vitesse, sur celui du bras miroir.

Matériel

Le paradigme miroir. Il s'agit d'une large boîte en bois, construite sur mesure (dimensions : 120 cm x 65cm x 65cm) et identique à celle utilisée dans l'Etude 3. Pour rappel, cette boîte est composée de deux compartiments de même dimension, séparés par un cadre positionné verticalement au centre de la boîte (plan sagittal). Les participants s'assoient face à ce dispositif et placent chacun de leur bras de part et d'autre du cadre central. Dans cette Etude 4 et selon les deux conditions expérimentales, soit i) un cache opaque est fixé au cadre central et empêche le participant de visualiser directement son avant-bras droit, soit ii) un miroir est fixé au cadre central, avec la surface réfléchissante orientée vers le bras gauche du participant (Figure 29, ci-après). Les avant-bras des participants, de chaque côté du miroir (ou cache opaque), sont placés sur des supports en bois, dont la position initiale est fixée à 30 degrés par rapport à l'axe horizontal (Figure 29, Phase 1). Les distances entre les supports et le miroir sont ajustées de telle sorte que le reflet du bras gauche coïncide avec la position du bras droit. Le support du bras droit est fixe, alors que le support du bras gauche, face au miroir, est motorisé et peut s'élever (via une télécommande), fléchissant ainsi l'articulation du coude gauche du participant. L'avant-bras gauche du participant a été positionné sur le support motorisé de telle sorte que l'axe de rotation motorisée coïncide exactement avec l'articulation du coude

Une poignée a été ajoutée dans le compartiment droit du dispositif miroir, de sorte que celle-ci puisse être saisie avec la main droite. Cette poignée est fixée à un capteur de force (Digital Analyser, Multi-Myometer, MIE Medical Research Ltd., Leeds, UK) et a été utilisée pour mesurer les forces isométriques développées afin de générer le post effet moteur. La retranscription de la force produite apparaissait sur un moniteur digital placé au fond du compartiment gauche, à la vue du participant (Figure 29, ci-après). Afin d'éviter les mouvements du poignet, les participants portaient des attelles à chaque main.

Les déplacements des deux avant-bras ont été enregistrés par un système de capture du mouvement, identique à celui utilisé pour l'Etude 3 (Polhemus Fastrack®). Un capteur a donc été placé sur chaque attelle, de sorte que les données continues sur les angles des deux

avant-bras soient recueillies. Un troisième capteur a également été placé sur la poignée, installée à proximité du support du bras droit, lors de la période de contraction avec le bras droit. Le capteur placé sur cette poignée permet ainsi de détecter le moment où le participant relâche la poignée, après la période de contraction soutenue. Les données relevées par les trois capteurs ont été échantillonnées à une fréquence de 30 Hertz. Enfin, l'activité du biceps et du triceps brachial droit a été enregistrée grâce à un appareil de mesures physiologiques (Biopac Systems Inc. ; 500 Hertz), ceci afin de contrôler que l'activité musculaire au cours de la phase de contraction isométrique soutenue soit la même selon les différentes conditions expérimentales.

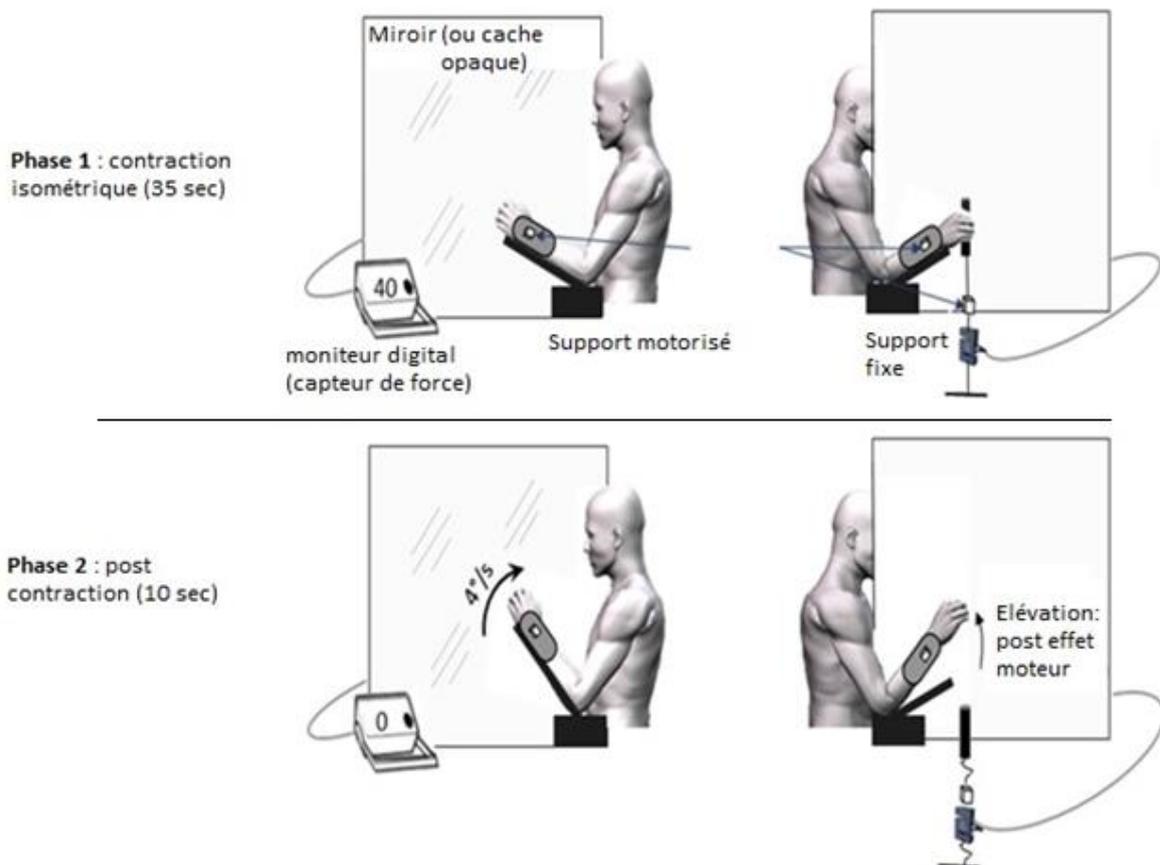


Figure 29. Dispositif expérimental. Avec sa main cible-droite cachée derrière le miroir, le participant tire sur une poignée reliée à un capteur de force, avec une contraction isométrique constante de 40% de sa force maximum volontaire pendant 35 secondes (phase 1). Après cela (phase 2), le participant arrête de tirer, laisse tomber la poignée et est informé qu'il ne doit pas essayer de résister au déplacement de son bras cible-droit si il avait lieu (post effet moteur).

Procédure expérimentale

Etant donné que le post effet moteur n'est pas présent chez tous les individus (Craske & Craske, 1986; Gurfinkel & Levick, 1991; Ivanenko *et al.*, 2006), nous avons réalisé des tests préliminaires auprès de 17 volontaires. Parmi ces volontaires, 12 présentaient un post effet moteur et ont été inclus dans cette étude (11 droitiers, 7 femmes, âge moyen = 22.1, $ET = 2.3$).

Phase 1 : induction du post effet moteur sur le bras droit caché derrière le miroir/cache. Les participants tiraient sur une poignée (fixée à un capteur de force (Digital Analyser)) avec leur main droite cachée derrière le miroir et maintenaient une force constante (environ 40% de leur force maximum volontaire (FMV) évaluée préalablement), ceci pendant 35 secondes (Duclos *et al.*, 2007; Duclos, 2006; Ivanenko *et al.*, 2006). La contraction musculaire était isométrique et aucun déplacement du bras n'apparaissait donc durant cette phase de contraction. La retranscription de la force produite sur le moniteur digital, placé à gauche du dispositif miroir (Figure 29, ci-dessus) permettait aux participants de connaître à tout instant la force exercée sur la poignée avec leur bras droit caché et de la maintenir constante. La force cible à maintenir dans la phase de contraction isométrique (40% de la FMV), était indiquée aux participants au tout début de l'étude et rappelée tout au long des essais.

Phase 2 : déplacement passif du bras face au miroir/cache. Après 35 secondes de contraction du bras droit, le participant devait relâcher la poignée et laisser aller son bras droit caché (Figure 29, ci-dessus). L'enregistrement du post-effet moteur durait 10 secondes, à partir du relâchement. Pendant cette élévation involontaire du bras caché (post effet moteur) et dans la moitié des essais, le bras face au miroir/cache était déplacé passivement en flexion ($\sim 4^\circ$ /seconde) pendant 10 secondes et ce à partir du moment où l'effort sur la poignée droite était arrêté et que le sujet relâchait cette dernière. Deux conditions visuelles ont été prises en compte : i) la vision miroir dans laquelle les participants devaient regarder le reflet de leur avant-bras gauche en déplacement dans le miroir, ii) l'absence de vision miroir dans laquelle un cache opaque était placé entre les deux compartiments et seul le bras gauche face au miroir était visible. Les deux variables (déplacement et vision) ont été

croisées dans un plan factoriel à quatre conditions expérimentales. Chaque condition a été répétée quatre fois dans un ordre pseudo aléatoire, soit un total de 16 essais par participant.

Traitement de la vitesse des deux bras. Dans chaque essai, la vitesse (en°/sec) du déplacement du bras droit caché (vitesse post effet moteur) a été calculée sur une période de huit secondes. Toutefois, si le mouvement du post-effet amenait le bras droit en butée (i.e. à 75° par rapport à l'horizontal) avant huit secondes, la vitesse était calculée sur une amplitude fixe de 45°. C'est-à-dire un calcul de la vitesse entre le point de départ du bras (30°) et une position finale de 75° fixée arbitrairement¹⁰. Le déplacement passif du bras gauche face au miroir a été mesuré sur la même période de temps. La vitesse du post effet moteur a ensuite été normalisée (comme une différence absolue) en fonction de la vitesse du bras face au miroir et déplacé passivement (vitesse normalisée = abs [vitesse du post effet moteur en °/s. - 4°/s.]. La vitesse normalisée était donc nulle lorsque la vitesse du post effet moteur sur le bras droit caché était de 4°/sec (= vitesse déplacement passif du bras face au miroir). La vitesse normalisée a été utilisée parce que, selon les participants, le post effet moteur (niveau de base) peut être plus lent ou plus rapide que le déplacement passif du bras face au miroir (4°/s.).

Analyses statistiques.

Les données de vitesses normalisées issues des paramètres cinématiques ont été analysées à l'aide d'une ANOVA à deux facteurs intra-sujets : 2 (Vision) x 2 (Déplacement). Nos données ne respectant pas la condition de normalité de l'ANOVA, une transformation a été appliquée (i.e. racine carré). Le seuil de significativité statistique a été fixé à $p < .05$.

Résultats

Activité EMG. L'activité iEMG au cours de la période de contraction a été calculée comme un pourcentage de l'activité de force maximum volontaire (FMV) développée en pré test. L'activité des biceps pendant la période de contraction était similaire dans les quatre

¹⁰ Ce calcul alternatif était indispensable pour les participants ayant un post-effet rapide. Cela évitait de prendre en compte une période de repos consécutive au post-effet dans le calcul de la vitesse moyenne.

conditions expérimentales (moyenne (ET) = 38 (2.1)% de la FMV, $F < 1$; $p > .05$), comme pour les triceps (moyenne (ET) = 13 (0.7) % de la FMV, $F < 1$; $p > .05$).

Vitesse du post effet moteur (analyse descriptive). Comme nous pouvons le voir dans un essai représentatif (Figure 30), l'avant-bras caché fléchi lentement et involontairement peu après l'arrêt de la contraction isométrique. Lorsque l'on prend en compte les quatre conditions expérimentales, la vitesse moyenne (ET) du post effet moteur était de 6.7 (6.1) °/seconde.

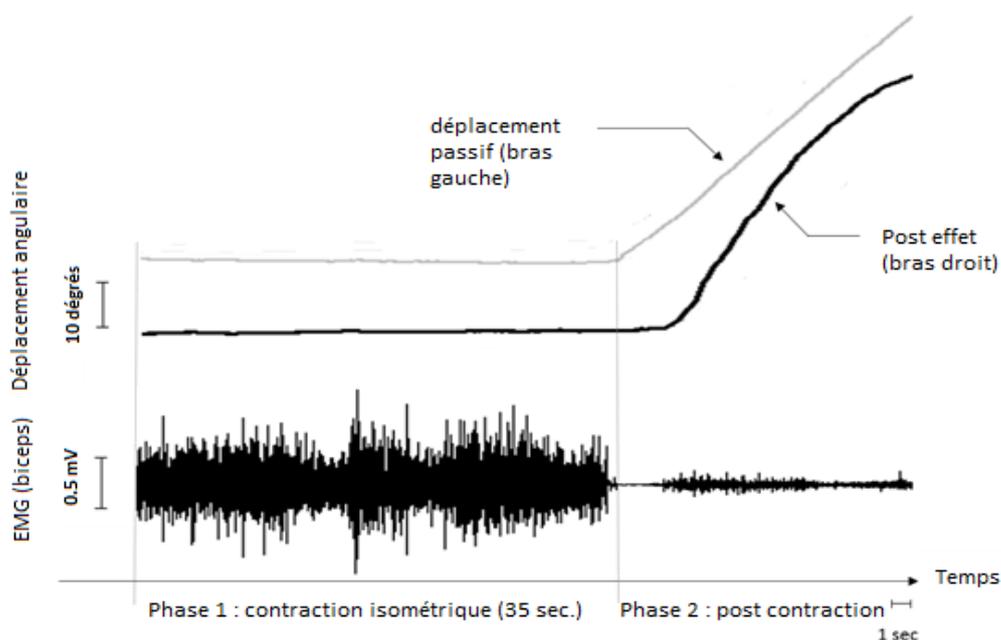


Figure 30. Un essai représentatif. La ligne grise supérieure montre la position angulaire du bras gauche tenue par le support motorisé (déplacement en flexion). La ligne noire médiane montre la position angulaire du bras droit caché et le post effet moteur. L'activité EMG du biceps du bras cible-droit est représentée dans la partie inférieure de la Figure. Une activité EMG de faible intensité se produit ~ deux secondes après la fin de la contraction isométrique.

Comme le montre la Figure 31 ci-après, la vitesse du post effet moteur lorsque le bras miroir restait statique pouvait être soit plus élevée, soit plus basse que 4°/s (vitesse du bras robot). Si la vitesse initiale du post effet moteur était plus supérieure à 4°/s (participants sur le côté gauche de la Figure 31), alors le post effet moteur tendait à ralentir lorsque le bras miroir était déplacé passivement à 4°/s. A l'inverse, si la vitesse initiale du post effet moteur était inférieure à 4°/s (participants sur le côté droit de la Figure 31), alors celle-ci tendait à

augmenter lorsque le bras miroir-gauche était déplacé passivement à 4°/s. En d'autres termes, la vitesse du post effet s'ajustait à la vitesse du bras opposé déplacé passivement. Afin de tester l'effet des variables « mouvements bras miroir » et « vision miroir » sur le post effet moteur, nos analyses statistiques ci-après ont été effectuées à partir de la vitesse normalisée, qui est, pour rappel, la différence absolue entre la vitesse du post effet moteur (niveau de base en condition statique du bras face au miroir) et 4°/s (vitesse du bras robot).

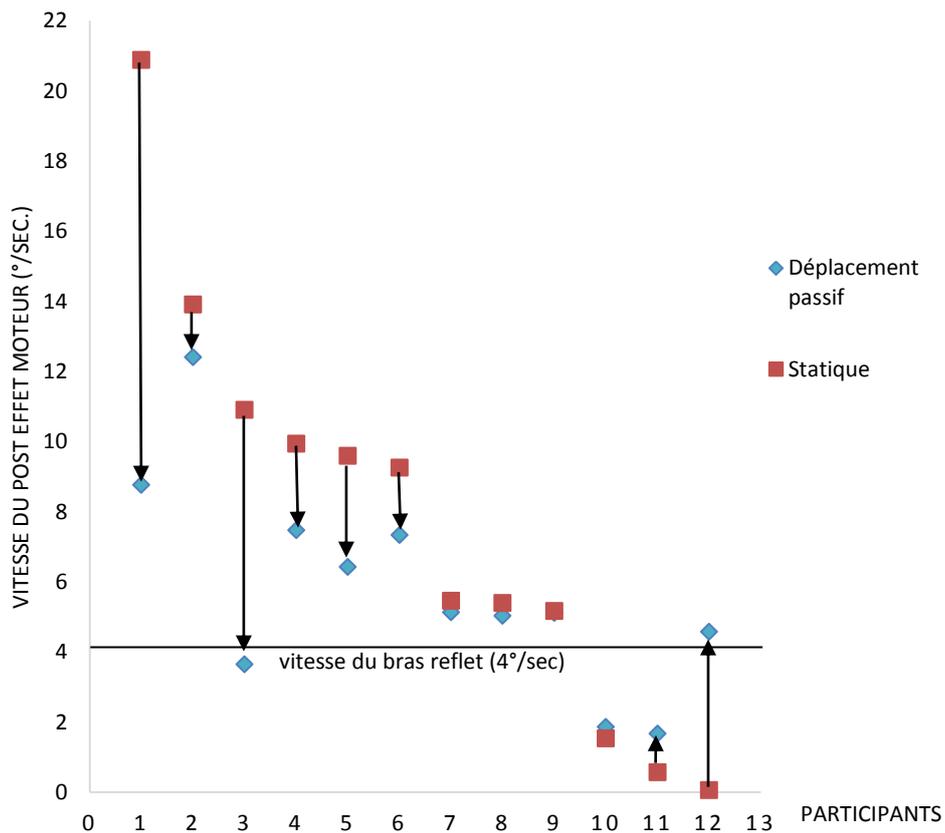


Figure 31. Données individuelles de la vitesse du post effet moteur relevées sur le bras caché-droit. Les données de la condition visuelle (miroir, cache) ont été moyennées. La ligne horizontale représente la vitesse du déplacement passif du bras reflet-gauche (4°/s). Par rapport au niveau de base de la vitesse du post effet (orange-bras reflet statique), la vitesse du post effet lors du déplacement passif (bleue) tend toujours à se rapprocher de celle du bras face au miroir.

Vitesse normalisée du post effet moteur. Pour l'ensemble des participants, la vitesse moyenne normalisée du post effet moteur était significativement plus faible au cours de la condition de déplacement passif du bras face au miroir que lorsque celui-ci était statique. Il y avait donc un effet principal de la condition du déplacement du bras gauche ($F(1,11) = 108.4, p < .01, \eta^2 = .56$). Ainsi, la vitesse du post-effet moteur tendait à s'ajuster à la vitesse du bras controlatéral et déplacé passivement. Cet ajustement prend donc la forme

d'un couplage inter-segmentaire. En revanche, aucun effet significatif de la vision (miroir, cache) n'a pas été observé ($F(1,11) < 1, p = .89$) et il n'y avait aucune interaction significative entre la vision et le déplacement du bras gauche ($F(1,11) < 1, p = .64$). Par conséquent, la vitesse du post effet moteur était similaire avec ou sans le miroir, indépendamment du fait que le bras miroir était statique ou déplacé passivement (Figure 32).

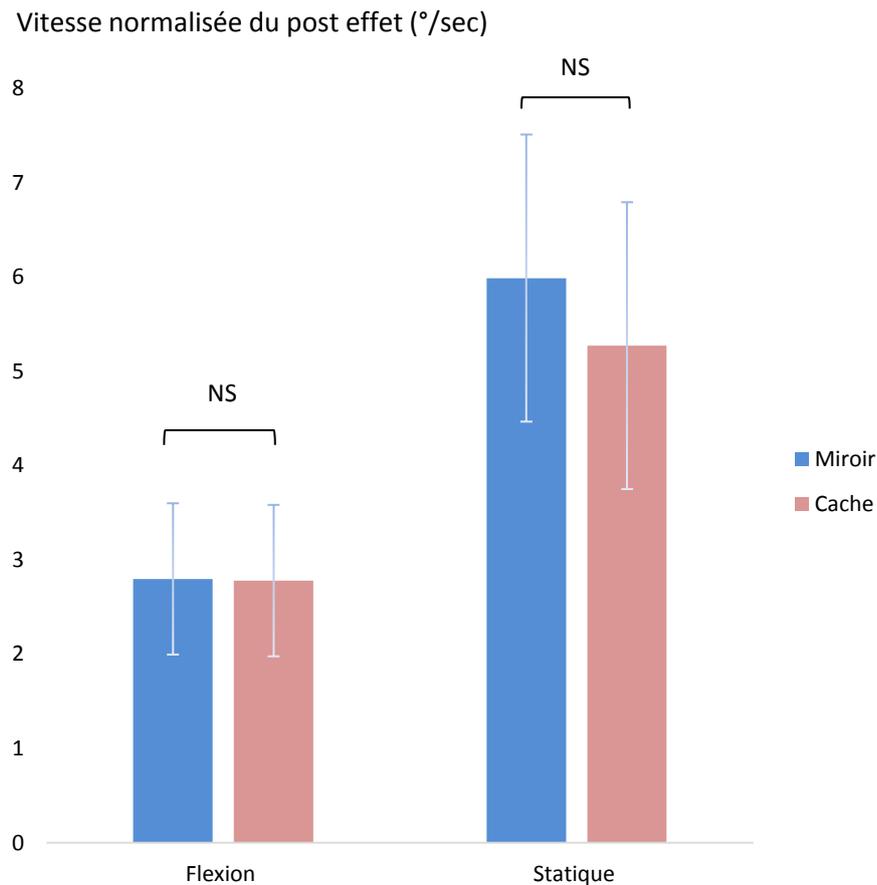


Figure 32. Vitesse moyenne normalisée du post effet moteur selon le mouvement du bras miroir-gauche (déplacement passif, statique) et la condition visuelle (Miroir, cache opaque). Les barres d'erreur représentent les erreurs types de la moyenne (standard errors of the mean-SEM).

Discussion de l'Etude 4

Les résultats de cette quatrième étude ont montré de manière étonnante, et à l'inverse de nos hypothèses, que la vitesse du post effet moteur (bras caché) n'a pas été modulée par la vision du déplacement du bras reflété dans le miroir. En effet, la distorsion du schéma

corporel induite par le miroir ne semblerait pas influencer une motricité involontaire de bas niveau, tel que le post-effet moteur. Bien que contraire à nos hypothèses, cette observation est en accord avec des études récentes (dont notre Etude 3) soulignant les limites de l'impact de la distorsion visuelle du schéma corporel (dans le paradigme miroir) sur des tâches de coordination bimanuelle volontaire, que ce soit chez les sujets sains (Etude 3) ou pathologiques (Rothgangel *et al.*, 2011).

Dans cette quatrième étude, la vitesse du post effet moteur a, au contraire, été largement influencée par le déplacement passif du bras face au miroir (la vitesse du bras robot), ceci de la même manière que le miroir soit présent ou non. Ce résultat suggère donc que ce qui a influencé le post effet moteur ce sont vraisemblablement les afférences proprioceptives du bras face au miroir et non la distorsion visuelle entre le schéma corporel et les positions segmentaires, induite grâce au miroir. En effet, nous savons que le déplacement passif d'un bras est associé à des afférences proprioceptives et tactiles, connues pour être impliquées dans la mise à jour du schéma corporel et le sens du mouvement (Blanchard *et al.*, 2013; Blouin *et al.*, 1995; Collins & Prochazka, 1996; Proske & Gandevia, 2012; Refshauge & Fitzpatrick, 1995; Teasdale *et al.*, 1993). Il se pourrait que ces informations soient intégrées de manière bilatérale et aient influencé le bras controlatéral et son post effet moteur.

Brun et collaborateurs (2015) dans la suite de cette étude 4 (Expérience 2, cf. article 4 en annexe) ont donc isolé les afférences proprioceptives du déplacement passif du bras face au miroir, en vibrant les muscles de ce bras. Lors de l'introduction de ce manuscrit, nous avons vu que la simple stimulation par vibration mécanique des afférences proprioceptives (notamment les afférences primaires des fuseaux neuromusculaires -fibres Ia), sans déplacement réel peut être interprétée par le SNC comme un allongement de ce muscle. Ainsi la vibration des muscles entraîne des illusions perceptives de mouvement, mais sans mouvement réel (Ceyte *et al.*, 2007; Gilhodes *et al.*, 1986; Goodwin *et al.*, 1972b; Guerraz *et al.*, 2012). Dans l'Expérience 2 de Brun et collaborateurs (2015), il s'agissait ainsi de tester si la modulation du post effet moteur était due aux afférences proprioceptives indépendamment du déplacement passif et réel du bras face au miroir. Les résultats de cette Expérience 2 ont mis en évidence que ce sont effectivement les afférences proprioceptives

du bras face au miroir qui influenceraient le post-effet moteur du bras controlatéral (Etude 4, Expérience 2).

3. L'impact de la proprioception sur la motricité dans le paradigme miroir

La distorsion entre le schéma corporel et les positions segmentaires peut entraîner des conséquences sur les comportements moteurs volontaires (Guerraz *et al.*, 2006), mais aussi involontaires (Gurfinkel & Levick, 1991). Cela a été démontré dans des paradigmes illusoire, de type « phénomène retour ». En revanche, dans nos études avec le paradigme miroir, et que ce soit sur la tâche de coordination bimanuelle volontaire (Etude 3) ou sur la tâche motrice involontaire du post effet moteur (Etude 4), le comportement moteur semble plutôt hermétique aux rétroactions miroirs et donc à la distorsion du schéma corporel induite entre les afférences visuelles et les positions segmentaires réelles (correspondant aux afférences proprioceptives). En réalité, il semble que dans ce paradigme la modulation du comportement moteur dans son ensemble dépende d'autres processus que nous allons détailler ici.

3.1 La coordination naturelle

L'activité motrice bilatérale et symétrique peut représenter le mode de fonctionnement par défaut du SNC et du comportement moteur (Swinnen, 2002). Lorsque l'on effectue des mouvements bimanuels volontaires, il y a une tendance naturelle vers un mouvement symétrique des deux bras (Mayston, Harrison, & Stephens, 1999; Swinnen, 2002). Cette fonction symétrique du comportement moteur a également été rapportée pour les mouvements involontaires. En effet, Craske et Craske (1986) mettaient en évidence que lorsque la contraction isométrique est exercée au niveau des deux bras mais dans des directions différentes, le post-effet moteur se manifeste sur les deux bras mais dans une direction intermédiaire à celle de chacun des bras lors de la contraction volontaire.

Le point important de nos travaux tient au fait que ce n'est vraisemblablement pas la manipulation miroir en tant que telle qui serait à l'origine du bénéfice du dispositif miroir sur

le couplage bimanuel, comme pourtant souvent évoquée dans la littérature. L'efficacité du paradigme miroir serait plutôt liée d'une part à une répartition attentionnelle plus équilibrée sur les deux bras (Etude 3) et d'autre part à la proprioception musculaire du bras face au miroir (Etude 4). De plus, *a posteriori* et dans notre Etude 3, l'absence d'amélioration des performances de coordination motrice entre les conditions vision des deux mains, vision miroir et absence de vision, lorsqu'il n'y avait pas de masquage proprioceptif (Metral, Guinot, *et al.*, 2014) laisse à penser (en plus de l'hypothèse attentionnelle) que la performance bimanuelle serait majoritairement guidée par les afférences proprioceptives plus que par les afférences visuelles. Cette hypothèse est d'autant plus pertinente à en juger par la baisse très importante des performances motrices dans la condition de co-vibration. Dans le même sens, les résultats de notre Etude 4 sur le post effet moteur (Brun, Metral, *et al.*, 2015) montrent pour la première fois que le couplage bimanuel semble également fonctionner dans des conditions de déplacement passif réel (Expérience 1 que nous avons détaillée), ou alors de déplacement simulé par vibration (Expérience 2, voir article en annexe). Ces arguments en faveur d'une forte influence des informations proprioceptives sur le couplage bimanuel au niveau moteur peuvent être aussi observés à un niveau perceptif. En effet, il est particulièrement intéressant de noter que les afférences d'un bras peuvent déterminer la position et le mouvement perçu de l'autre bras (Hakuta *et al.*, 2014; Izumizaki, Tsuge, Akai, Proske, & Homma, 2010). Ces derniers auteurs ont montré que les illusions de mouvement générées par les vibrations dans un bras peuvent être modifiées soit par le déplacement passif, soit par la vibration du bras controlatéral. L'ensemble de ces résultats indique que la perception de la position et du mouvement d'un bras ainsi que la motricité dépendent (au moins dans une certaine mesure) des afférences proprioceptives provenant de l'autre bras, plus que de la distorsion visuelle du schéma corporel induite grâce au miroir. La question est de savoir à quel niveau de la représentation du corps et à quel moment cette interaction proprioceptive pourrait se produire. En effet, les afférences proprioceptives associées aux déplacements passifs ou simulés (par vibration) du bras miroir pourraient exercer des effets croisés à un niveau cortical ou sous-cortical, à des niveaux proprio spinaux ou segmentaires.

3.2 Une régulation corticale descendante

L'observation des performances motrices des patients ayant subi une résection du corps calleux (Eliassen, Baynes, & Gazzaniga, 1999; Kennerley, Diedrichsen, Hazeltine, Semjen, & Ivry, 2002; Spencer, Ivry, Cattaert, Semjen, & Rebecca, 2005) suggère que les tâches de coordination bimanuelle relèvent au moins en partie de la communication entre les régions pariétales, à savoir entre les régions qui ont un rôle dans la planification et la représentation de l'action, plutôt que l'exécution motrices de trajectoires spatiales. D'abord Eliassen et collaborateurs (1999), dans une étude de cas ont montré que les performances de coordination du patient chutaient lors de la résection chirurgicale du corps calleux, spécifiquement au niveau pariétal. En 2002, Kennerley et ses collègues ont observé toujours chez des patients « *split-brain* », un couplage temporel sensiblement diminué lors d'une tâche bimanuelle de dessins de cercles réalisée symétriquement ou non. Par la suite, Spencer et collaborateurs (2005) chez des patients désafférentés cette fois-ci et avec une tâche de dessins bimanuels de cercles (proche de la tâche que nous avons proposée dans l'Étude 3) ont observé un couplage bimanuel spatial dégradé (trajectoire du mouvement), alors que le couplage temporel semblait lui se maintenir uniquement par les signaux efférents. L'ensemble de ces études montrent donc que le couplage temporel dans les tâches de motricité volontaire telle que la coordination bimanuelle serait en partie géré à un niveau cortical et pariétal. La communication inter-hémisphérique par le corps calleux serait une voie essentielle pour la coordination bimanuelle, tout du moins lors de mouvements continus.

Ce qui est intéressant c'est que les mouvements que nous faisons avec une seule partie de notre corps (unilatéral) sont en fait gérés par les deux hémisphères, soit une représentation complète du corps (Beaulé, Tremblay, & Théoret, 2012). Par exemple, la stimulation magnétique transcrânienne du cortex pariétal postérieur module l'excitabilité du cortex moteur primaire controlatéral (Koch *et al.*, 2009). À cet égard, les projections vers le cortex pariétal des fuseaux neuromusculaires qui sont stimulés au cours des mouvements passifs et simulés pourraient être suffisantes pour faciliter automatiquement la coordination bimanuelle, ceci par activation du cortex moteur controlatéral. Cependant, le déplacement passif ou simulé d'un seul bras active déjà les aires motrices ainsi que les cortex pariétaux

des deux hémisphères (Formaggio *et al.*, 2013; Kavounoudias *et al.*, 2008; Mima *et al.*, 1999; Naito *et al.*, 2005; Romaguère *et al.*, 2003). Par exemple, Romaguère et collaborateurs (2003) ont montré que la perception de mouvements illusoire, induite par des vibrations, active le cortex moteur primaire controlatéral, les cortex prémoteurs et pariétaux bilatéraux, les aires motrices supplémentaires bilatérales, les aires motrices cingulaires bilatérales et le gyrus frontal médian et inférieur ipsilatéral. De même, Formaggio et collaborateurs (2013) ont mesuré de denses activations bilatérales du cortex sensori-moteur selon le déplacement passif d'un bras (en particulier pour le bras non dominant). En outre des déplacements passifs ou simulés, les mouvements volontaires unilatéraux, bien que principalement contrôlés par le cortex moteur controlatéral entraînent aussi des activations bilatérales du cortex moteur surtout le cortex moteur ipsilatéral gauche lors de mouvement à gauche (van den Berg, Swinnen, & Wenderoth, 2011). Enfin concernant la génération du post effet moteur et en enregistrant l'activité cérébrale en IRMf après 30 secondes de contraction isométrique soutenue des muscles extenseurs du poignet, Duclos et collaborateurs (2007) ont observé l'activation bilatérale d'un vaste réseau sensori-moteur (y compris les cortex somatosensoriels primaires, pré-moteurs, pariétaux inférieurs) ainsi que l'activation controlatérale du cortex moteur primaire. Le couplage bimanuel observé dans nos expériences sur la motricité volontaire et involontaire pourrait donc résulter de l'activation des cortex pariétaux ou des cortex moteurs lors de l'apparition simultanée du post effet moteur dans le bras caché derrière le miroir et lors du mouvement passif ou simulé dans le bras face au miroir. Il faut d'ailleurs noter que dans nos études le déplacement passif ou simulé a été appliqué sur le bras gauche, majoritairement non dominant chez nos participants ce qui aurait pu faciliter l'effet croisé (van den Berg *et al.*, 2011; Formaggio *et al.*, 2013).

3.3 Une régulation sous corticale ascendante

Le déplacement passif ou simulé du bras associé à des afférences proprioceptives pourrait aussi exercer des effets croisés sous-corticaux. Craske et Craske (1986) pour expliquer le couplage du post effet moteur dans leur étude avaient d'ailleurs fait appel à la théorie des « *oscillateurs croisés dynamiques* » (Kelso, Southard, & Goodman, 1979; Turvey,

1990). Selon cette théorie, deux oscillateurs indépendants (dans nos études les bras) se synchroniseraient lorsque ceux-ci sont en mouvement, dans une perspective *bottom up* de la coordination bimanuelle (Cardoso de Oliveira, 2002). Ces effets expliqueraient bien nos résultats sur l'activité motrice involontaire avec une coordination des deux bras sans qu'aucune commande motrice ne soit envoyée au bras face au miroir et seulement sur la base d'informations sensorielles proprioceptives, sans retour visuel (Etude 4). Au niveau de la moelle, plusieurs effets croisés entre les membres droits et gauches du corps via les voies spinales en réponse à la stimulation afférente ont été décrits, mais leurs actions précises (directement sur les motoneurons ou indirectement via les inter-neurons excitateurs ou inhibiteurs) sont souvent débattues (Mezzarane *et al.*, 2012). Par exemple, les mouvements cycliques passifs (Collins, McIlroy, & Brooke, 1993) et des conditionnements de stimulations mécaniques (une tape) sur une jambe (Koceja & Kamen, 1992) inhibent le même réflexe sur la jambe controlatérale. Dans les deux cas, l'inhibition controlatérale est censée être médiatisée par l'activation des terminaisons primaires cutanées (Aggelopoulos & Edgley, 1995) et tendineuses (Frigon & Rossignol, 2008), qui pourraient également être activées par le déplacement soit passif (Expérience 1 de l'Etude 4), soit simulé d'un bras (Expérience 2 de l'Etude 4) et qui seraient également à l'origine d'effets croisés. Bien que spéculatif, l'implication de ces effets croisés qui peuvent favoriser ou entraver la synchronisation des deux bras dans nos études sur la motricité ne peut être entièrement écartée. Finalement et à ce jour, peu de travaux ont été effectués sur l'intégration bilatérale de la proprioception. Au niveau perceptif, une étude très récente démontre que les mouvements bimanuels amélioreraient le sens de la position ceci chez les personnes qui ne savent pas danser. Ce n'est pas le cas des danseurs professionnels qui ont appris à se désynchroniser. La synchronisation bilatérale serait le fonctionnement de base du SNC en ce qui concerne la motricité (Kuehn, Havas, Silkset, Gomi, & Haggard, 2015).

3.4 Questionnements sur les processus à l'œuvre dans le paradigme miroir.

Quel que soit le niveau d'interaction (« *top down* » ou « *bottom up* ») des afférences proprioceptives dans le paradigme miroir, nos résultats appuient l'hypothèse d'une

influence proprioceptive d'un bras sur le bras controlatéral. Cependant, nous ne pouvons exclure que les informations visuelles du miroir n'influenceraient pas les mouvements, si celles-ci existaient de manière indépendante aux informations proprioceptives. D'ailleurs, en l'absence de mouvement et donc d'afférences proprioceptives en ce sens, Holmes et son équipe ont trouvé que la simple observation d'une main statique à travers le miroir pouvait déterminer des biais directionnels sur les mouvements exécutés par la main controlatérale derrière le miroir (Holmes *et al.*, 2004; Holmes, Snijders, & Spence, 2006). Or, dans nos études, nous n'avons pu évaluer l'effet de la vision sur la motricité, indépendamment de celui de la proprioception. En effet, les informations proprioceptives et visuelles du bras reflété dans le miroir ont toujours été dépendantes, comme cela est fréquemment le cas dans le paradigme miroir en général, tant sur des tâches motrices que perceptives. En effet, alors que les entrées proprioceptives peuvent être plus facilement isolées et leur impact sur le contrôle moteur évalué (Expérience 2 de l'Etude 4), les entrées visuelles sont quant à elles plus difficiles à isoler. Bien que non prises en compte pour des raisons techniques ou cliniques, l'évaluation de l'impact des informations visuelles de manière indépendante pourrait présenter un intérêt particulier (e.g. en réalité virtuelle, ou chez des patients privés d'afférences somatosensorielles avec lésions du plexus brachial ou ischémie).

Malgré la limite de notre paradigme expérimental pour évaluer l'impact des afférences visuelles de manière isolée, l'absence d'effet supplémentaire de ces afférences sur le contrôle moteur chez des participants en bonne santé fait écho à des revues de littérature récentes (Guerraz, 2015 ; Rothgangel *et al.*, 2011). Dans ces revues, les auteurs questionnent le bénéfice réel du miroir sur la motricité du participant sain, mais aussi dans la récupération de l'hémiplégie et mettent notamment en avant le rôle possible joué par la proprioception (Guerraz, 2015). En ce sens, une étude pilote souligne la pertinence de la stimulation proprioceptive (par co-vibration) et de l'induction d'illusions de mouvement (bien perçues par les patients souffrant d'hémiplégie), ceci afin d'améliorer les effets des thérapies motrices en réalité virtuelle (Guemann, Duclos, Higgins, & Barthelemy, 2015). Toutefois, cette approche demeure très marginale, en comparaison des nombreuses études sur l'effet positif de la thérapie miroir motrice (Ramachandran & Altschuler, 2009).

C'est d'ailleurs parce que le paradigme miroir est beaucoup utilisé dans le domaine thérapeutique que nos résultats pourraient nous amener à un questionnement plus large

quant aux mécanismes à l'origine de la réadaptation motrice dans la thérapie miroir. Toutefois, il est important de noter que nos études portent uniquement sur le participant sain et n'ont pas été développées avec la préoccupation de s'approcher spécifiquement de la thérapie miroir motrice. En effet, l'objectif du paradigme miroir en réadaptation motrice est d'améliorer le contrôle moteur unimanuel du membre lésé, ceci à long terme et après l'exposition au paradigme miroir. Dans nos études, il s'agissait de promouvoir une amélioration du couplage bimanuel, durant l'exposition au paradigme miroir. D'autre part, il est important de préciser que les patients cérébrolésés présentent des déficits qui ne sont pas reproduits par la co-vibration utilisée dans nos études. Ces patients souffrent d'une lésion centrale et non d'une simple perte des informations afférentes par perturbation sensorimotrice. D'autres expériences devraient donc être réalisées si nous souhaitons aborder plus spécifiquement les mécanismes à l'origine de la modulation du comportement moteur dans la thérapie miroir motrice.

La limite que nous avons observée quant à l'impact du miroir sur le comportement moteur questionne tout de même par rétroaction les mécanismes à l'origine des effets perceptifs observés dans le paradigme miroir (e.g. les illusions de mouvement). Il ne s'agit pas de remettre en cause l'effet significatif du paradigme miroir et de la manipulation visuelle du schéma corporel sur le traitement de la douleur du membre fantôme (Chan *et al.*, 2007 ; MacLachlan *et al.*, 2004; Ramachandran & Hirstein, 1998), de la douleur chronique (Kamarkar & Lieberman, 2006; McCabe *et al.*, 2003; McCabe *et al.*, 2008; Tichelaar *et al.*, 2007), mais aussi sur la kinesthésie (Guerraz *et al.*, 2012; Metral *et al.*, 2015). Toutefois, nous discutons ici le fait que les mécanismes à l'œuvre dans le paradigme miroir et leurs effets sur la perception du corps ne sont peut-être pas toujours ceux auxquels les auteurs font le plus souvent référence (i.e. les afférences visuelles). D'ailleurs, dans le même paradigme miroir que celui que nous avons utilisé dans ce travail doctoral et toujours chez le sujet sain, Chancel, Brun, Kavounoudias et Guerraz (2016) ont montré que de très faibles informations visuelles d'un bras en mouvement dans le miroir suffisent à induire une illusion kinesthésique. Ainsi, lorsque seulement 16% des informations visuelles sont disponibles (filtre apposé sur le miroir), cela suffit à induire une illusion de mouvement sur le bras caché derrière le miroir. Il y a deux explications possibles à cela. Une première explication impliquerait que le mouvement kinesthésique se traiterait comme un mouvement

biologique. En effet, très peu d'informations visuelles permettent d'identifier un mouvement biologique (Johansson, 1973). Une autre explication possible serait que les informations proprioceptives associées au déplacement passif du bras face au miroir jouent en réalité un rôle primordial dans la construction de l'illusion kinesthésique dite visuelle. Ainsi le retour proprioceptif du bras controlatéral face au miroir et déplacé passivement entretiendrait l'illusion, même si les informations visuelles sont très pauvres. D'ailleurs et en ce sens, les auteurs ont montré que la dégradation des informations proprioceptives du bras face au miroir (par co-vibration des muscles antagonistes) diminue l'intensité de l'illusion kinesthésique ressentie (Chancel *et al.*, 2016).

En conclusion, nos travaux font apparaître, de manière surprenante, que la clef de la modulation du comportement moteur dans le paradigme miroir ne serait pas, ou peu, dépendante du miroir, tout du moins chez le sujet sain. Dans le paradigme miroir, l'intégration des informations proprioceptives du bras face au miroir et une meilleure répartition des processus attentionnels joueraient un rôle essentiel sur le comportement moteur.

Partie III. L'influence des comportements moteurs sur le schéma corporel

Dans les deux premières parties de ce travail doctoral, nous avons cherché à comprendre l'influence d'une distorsion entre le schéma corporel et le corps sur les comportements moteurs. La distorsion du schéma corporel pouvait être pathologique, comme dans l'anorexie mentale. En outre, nous nous sommes aussi intéressés à la distorsion visuelle du schéma corporel induite virtuellement dans le paradigme miroir chez les participants sains. Alors que nous avons montré que la distorsion « morphologique » du schéma corporel dans l'anorexie mentale avait des conséquences sur la locomotion des patientes (partie 1), nous avons constaté que la distorsion du schéma corporel quant aux positions et aux « vitesses » segmentaires induite dans le paradigme miroir n'a pas eu d'effet, *per se*, sur le couplage bimanuel tant volontaire, qu'involontaire (partie 2).

Même si le schéma corporel est un support du comportement moteur, celui-ci n'a pas un impact systématique et visible sur les comportements moteurs. Ceci peut notamment s'expliquer parce que le comportement moteur peut être modulé par d'autres facteurs (corrections en cours de mouvement, redistribution attentionnelle). Toutefois, dans cette thèse nous nous intéressons à l'intrication mutuelle entre schéma corporel et comportement moteur et donc à leurs influences respectives. Déjà dans la partie concernant la distorsion du schéma corporel dans l'anorexie mentale, nous avons développé l'idée qu'en manipulant les comportements moteurs des patientes, il serait possible de réadapter leur schéma corporel. L'objectif de cette dernière partie, ne fut pas de tester l'effet d'une thérapie motrice sur le schéma surdimensionné des patientes. Toutefois, nous avons voulu savoir si les comportements moteurs pouvaient avoir un impact sur le schéma corporel, ceci dans un contexte sensoriel riche et chez les participants sains.

1. Les comportements moteurs et le schéma corporel

Nous l'avons vu dans l'introduction théorique, la mise à jour du schéma corporel, le sens des positions et du mouvement sont très largement dérivés des informations afférentes visuelles et proprioceptives et de leur intégration conjointe. Cette intégration s'organise selon un certain nombre de règles telles que la fiabilité des informations, la cohérence spatiale et temporelle. Toutefois, des données cliniques et expérimentales laissent à penser que des informations efférentes, telle que l'intention motrice et donc les comportements moteurs qui en découlent, peuvent aussi jouer un rôle important dans la mise à jour du schéma corporel.

1.1 Théorie et modèles de l'intention motrice

Von Helmholtz (1924), physiologiste et physicien du XIX^{ème} siècle, décrit en premier le rôle de la commande motrice dans la connaissance que nous avons de nos actions. Dans son traité sur la physiologie visuelle, von Helmholtz explique qu'en dépit des mouvements constants de notre œil, la projection du monde sur notre rétine reste stable et, bien heureusement, nous n'avons pas l'impression que notre environnement tourne en permanence à la vitesse de nos déplacements oculaires. Cependant, lorsqu'un déplacement passif est imposé à l'œil par une pression exercée sur le globe oculaire, nous pouvons avoir l'impression que la scène visuelle bouge. Von Helmholtz émet alors l'hypothèse que le SNC, plutôt que de sentir la position du regard de l'œil, prédirait cette position à partir d'une copie de la commande motrice envoyée aux muscles extra-oculaires. C'est cette information qui permettrait au SNC de prédire les flux optiques résultant du mouvement oculaire. Autrement dit, si le mouvement de l'œil est actif, le mouvement de la scène sur la rétine qui en résulte sera interprété par le SNC comme résultant du mouvement oculaire et non d'un déplacement du monde extérieur. En revanche, si l'œil est déplacé passivement par une pression extérieure, le SNC n'ayant émis aucune commande motrice en déduirait donc que puisque ce n'est pas l'œil qui bouge activement, c'est la scène visuelle qui tourne. Ce physiologiste parle à l'époque d'un « sens de l'innervation », parfois aussi de « sensation d'effort » (von Helmholtz, 1924). De nombreuses études, tant chez l'animal que chez

l'Homme ont conforté la pertinence du traitement de la commande motrice à des fins perceptives (Bridgeman, van der Heijden, & Velichkovsky, 1994; Sperry, 1950; von Holst & Mittelstaedt, 1971).

Afin de caractériser le rôle de cette copie de la commande motrice centrale de nombreux termes sont utilisés tels que : « décharge corollaire », « copie d'efférence », « anticipation motrice », « efférences motrices », « sens de l'effort », « intention motrice » (Lafargue & Franck, 2009; Mackay, 1966; Paillard & Brouchon, 1968; Sperry, 1950; Von Holst & Mittelstaedt, 1971). Plusieurs de ces termes sont interchangeables même si ceux-ci ont des acceptions plus ou moins larges. Dans cette thèse, nous avons pris le parti d'employer le terme d'intention motrice comme strictement limité à la copie de la commande motrice centrale.

Basé sur des études théoriques et informatiques, l'intention motrice a été modélisée. L'équipe de Wolpert soutient l'hypothèse que le SNC simulerait le comportement à venir du système moteur et adapterait l'action à partir de cette intention motrice (Wolpert & Flanagan, 2001; Wolpert, Miall, & Kawato, 1998; Wolpert & Ghahramani, 2000; Wolpert & Miall, 1996). Le modèle de l'intention motrice (Wolpert & Miall, 1996) est un modèle de « *feedforward* » (anticipation) qui établit que pour chaque commande motrice, une copie de cette commande est traitée au niveau central pour prédire les conséquences motrices et sensorielles de l'action initiée, ce qui permettrait de prédire l'état moteur à venir. Par exemple, si je décide de diriger mon bras vers un verre afin de le saisir, le SNC peut prédire et anticiper le déplacement de mon bras vers le verre, ainsi que la sensation du verre dans ma main et ceci avant même que le mouvement ne soit réellement réalisé.

L'intention motrice permettrait donc de se construire, à partir de l'état antérieur du corps, une distribution de probabilités de l'état actuel du corps. Cette estimation pourrait être affinée, en comparant la prédiction et les retours sensoriels concernant l'état actuel. Wolpert & Ghahramani (2000) ont d'ailleurs fait évoluer leur modèle en intégrant le gain de Kalman, dérivé du modèle Bayésien (Figure 33). Le gain de Kalman utilise l'erreur entre l'état actuel et l'état prédit afin de mettre à jour l'estimation de l'état actuel, mais également de déterminer l'importance relative à accorder à l'intention motrice et aux afférences sensorielles lors de la prochaine estimation (Wolpert & Ghahramani, 2000; Figure 33).

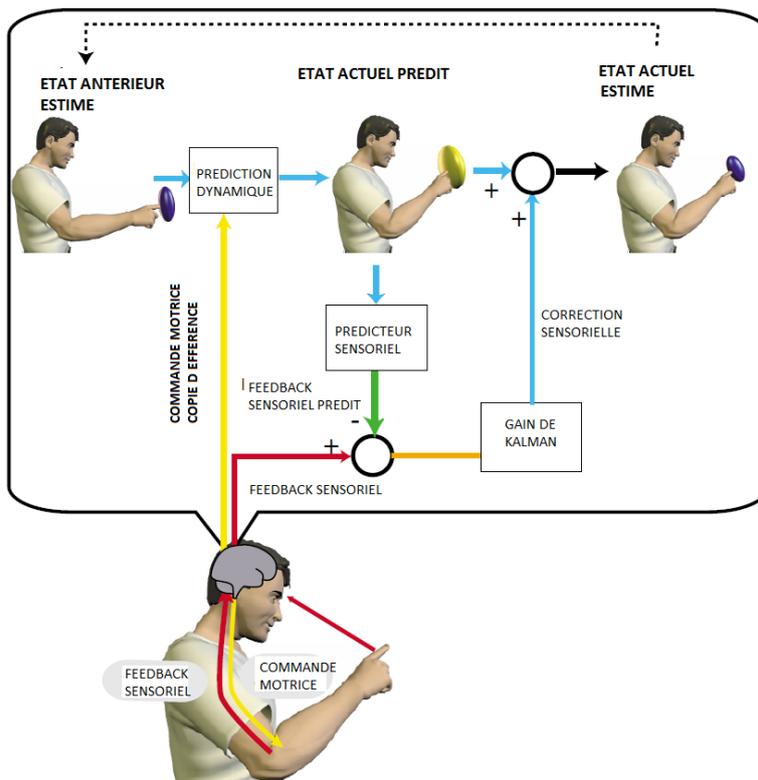


Figure 33. Schéma de l'une des étapes d'un modèle dynamique de la représentation du corps incluant la copie d'Efférence qui permet un gain de la perception de la position d'un doigt au cours d'un mouvement.

D'après Wolpert & Ghahramani (2000).

La modélisation de l'intention motrice et de son rôle d'anticipation, de prédiction a permis de mieux comprendre la motricité, mais aussi la perception.

Concernant la motricité, Libet, Gleason, Wright, et Pearl (1983) montrent que la perception de l'action que l'on va faire est préalable à l'initiation de l'action au niveau musculaire (mesurée par EMG). Egalement lors d'une expérience de poursuite visuelle, les participants sont plus performants (précision, rapidité, réactivité) lorsqu'ils déplacent activement le stimulus visuel. Ces résultats vont dans le sens d'une fonction anticipatoire et d'un modèle interne du contrôle moteur (Vercher, Lazzari, & Gauthier, 1997).

En ce qui concerne la perception, l'anticipation grâce au traitement de l'intention motrice entraînerait l'atténuation des retours sensoriels musculaires (Brooke *et al.*, 1997; Collins, Cameron, Gillard, & Prochazka, 1998), mais aussi tactiles (Blakemore, Wolpert, & Frith, 2000) générés par nos propres actions. En effet, ces informations deviendraient moins importantes car nous en avons une connaissance préalable. Cette propriété explique par exemple le fait qu'on puisse difficilement se « chatouiller » soi-même (Blakemore *et al.*,

2000). Ces mécanismes d'atténuation permettraient aussi de différencier les actions que nous initiions des stimulations extérieures. A l'inverse, une perturbation du traitement de l'intention motrice pourrait entraîner la perte de la conscience de nos actions et de notre volonté d'agir. C'est d'ailleurs une des hypothèses actuelles pour expliquer les troubles d'attribution d'action dont souffrent les patients présentant une schizophrénie, caractérisée par un « syndrome d'influence ». Ces patients entendent des voix, ont l'impression que des pensées leur sont dérobées ou se sont introduites dans leur esprit, ou encore qu'on les force à faire quelque chose (Feinberg, 1978; Ford, Perez, & Mathalon, 2012; Lafargue & Franck, 2009).

1.2 L'influence de l'intention motrice sur le schéma corporel

Comme nous l'avons vu, les fonctions de l'intention motrice sont diverses. Son rôle dans la mise à jour du schéma corporel, le sens de la position et du mouvement est quant à lui sujet à débat (Forest, 2007):

La question posée est : le mouvement nous est-il connu par son résultat, par ses effets comme les sensations liées à la contraction musculaire (comme le veulent les partisans de la théorie de l'afférence), ou par la conscience de l'initiative motrice elle-même (comme l'affirment les partisans de la théorie de l'efférence). (p. 359)

L'intention motrice semble jouer un rôle dans la mise à jour du schéma corporel, au moins en l'absence d'autres informations disponibles. En effet, des preuves cliniques montraient déjà que les patients amputés pouvaient ressentir un mouvement dans leur membre amputé selon l'intention de mouvement émise (Ramachandran & Hirstein, 1998). Cette sensation de mouvement éprouvée ne peut pas être expliquée par l'intégration des informations visuelles et proprioceptives. Ces observations signifieraient donc que le fait de vouloir exécuter un mouvement serait pris en compte pour calculer et anticiper la position de nos membres après l'exécution de chaque commande motrice et donc grâce à cette information, actualiser le schéma corporel. Il s'agissait là d'un premier indice sur le rôle que pouvait jouer l'intention motrice dans la mise à jour du schéma corporel au service de la kinesthésie. Plus récemment, des études expérimentales menées par une équipe

australienne (Allen & Proske, 2006; Ansems, Allen, & Proske, 2006; Gandevia, Smith, Crawford, Proske, & Taylor, 2006; Smith, Crawford, Proske, Taylor, & Gandevia, 2009) ont montré que l'intention motrice joue bien un rôle dans la mise à jour du schéma corporel, ceci dans un contexte sensoriel appauvri.

Allen et Proske (2006) ont étudié chez des participants sains, ayant les yeux bandés, le sens des positions et du mouvement de leurs bras, selon qu'ils aient effectué préalablement un effort intense ou non. L'effort intense consistait à soulever un poids qui nécessitait 30% de la force maximale volontaire du participant, en série de dix essais et ce jusqu'à ce que le participant ne puisse plus soulever la charge. Le sens des positions et du mouvement étaient évalués, avant et après l'effort, grâce à deux tâches classiques d'appariement. Dans la première tâche (sens des positions), l'expérimentateur positionnait le bras « référence » du participant, le seul qui avait produit l'effort, jusqu'à un angle donné. Suite à cela, le participant devait alors appairer son bras controlatéral, non fatigué, avec la nouvelle position occupée par le bras déplacé. Dans une seconde tâche (kinesthésie), l'expérimentateur déplaçait le bras référence du participant et ce dernier devait mimer ce déplacement avec son bras controlatéral non fatigué. Après l'effort, les participants commettaient plus d'erreurs de positionnement, mais avaient des performances similaires quant à l'appariement du mouvement. Sachant que la fatigue musculaire ne modifie pas les signaux afférents des mécanorécepteurs proprioceptifs, comme cela a été démontré chez le chat (Gregory, Brockett, Morgan, Whitehead, & Proske, 2002; Gregory, Morgan, & Proske, 2004), Allen et Proske (2006) soulignent que la seule différence entre les essais réalisés avant ou après l'effort viendrait de l'effet de l'intention motrice sur le sens des positions. C'est-à-dire, qu'après un effort intense, la quantité d'effort nécessaire afin de maintenir le bras fatigué dans la position fixée par l'expérimentateur serait plus importante. L'appariement à cette position avec le bras controlatéral, non fatigué, se fait sur la base d'une intention motrice plus importante que nécessaire, ce qui expliquerait l'erreur d'appariement.

Gandevia et collaborateurs (2006), afin de tester l'implication de l'intention motrice sur le sens des positions, ont neutralisé par ischémie à la fois les retours sensoriels provenant d'un bras (afférences proprioceptives), mais aussi les sorties motrices de ce même bras chez des participants sains. En effet, l'ischémie appliquée au niveau d'un bras a pour

conséquences une paralysie transitoire de la main et du poignet ainsi qu'une perte de la sensibilité de cette même main. De plus les participants avaient les yeux bandés (absence d'afférences visuelles). Ces auteurs ont ensuite testé le sens des positions dans une tâche classique d'appariement du poignet, avant et après ischémie. Les participants devaient juger de la position de leur poignet droit, ceci après avoir exercé (ou tenté d'exercer en situation d'ischémie) une flexion ou une extension avec leur poignet droit. Dans la condition d'ischémie, les auteurs ont observé que la position perçue du poignet changeait au gré de l'intention motrice (flexion ou extension), alors même qu'il n'y avait pas de déplacement réel du poignet (Figure 34).

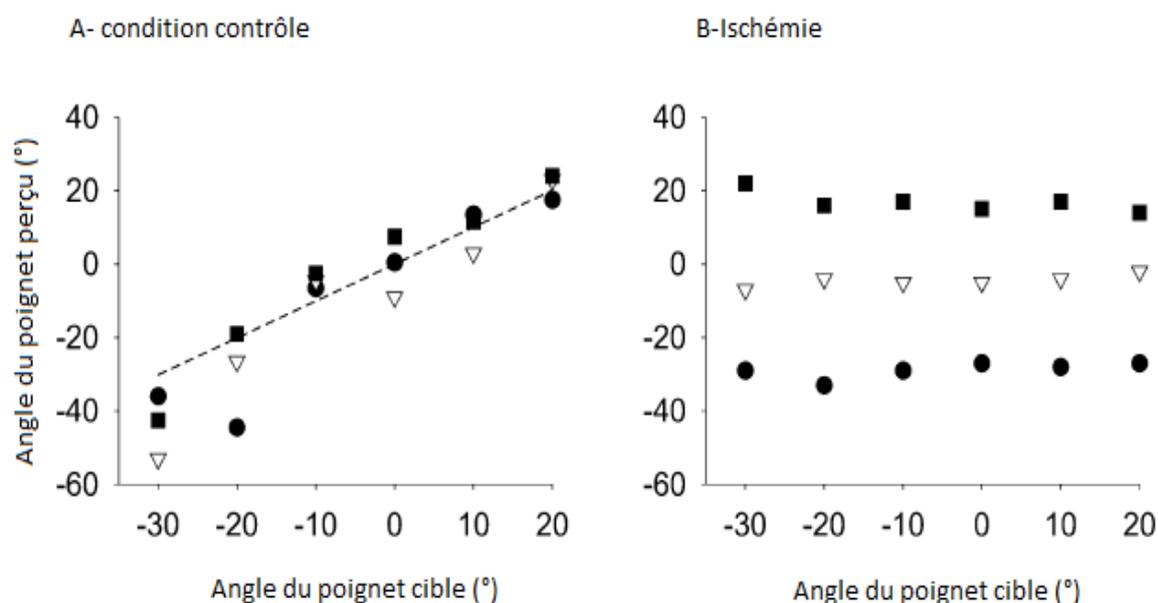


Figure 34. Les intentions de flexion ou d'extension change la position perçue de la main ischémisée (exemple des réponses d'un seul participant). Représentation de la position du poignet (angle perçu), sans efforts (▽), avec un effort de flexion (●), et avec un effort d'extension (□), tracée en fonction de la position angulaire réelle du poignet de -30° à +20°. Les valeurs négatives indiquent une flexion et celles positives une extension. A-condition contrôle avant la paralysie et l'anesthésie («intacte»). B- condition ischémie, après la paralysie et l'ischémie de la main. D'après Gandevia et collaborateurs (2006).

Ces résultats montrent donc que l'intention motrice donne lieu à une sensation de mouvement du bras ischémisé pourtant immobile. En l'absence d'informations visuelles et proprioceptives contradictoires, l'intention motrice serait donc largement prise en compte pour la mise à jour du schéma corporel. Smith et collaborateurs (2009) ont cherché à savoir si cela était toujours le cas lorsque les signaux proprioceptifs afférents restaient disponibles.

Les auteurs ont reproduit l'étude en contrôlant toujours les afférences visuelles (condition aveugle), mais en bloquant cette fois-ci uniquement la sortie motrice (paralysie) par injection de rocuronium. Cette substance bloque les effecteurs tout en préservant les signaux proprioceptifs. Dans cette seconde étude, il apparaît que le percept reste pour partie déterminé par l'intention motrice, mais dans une moindre mesure comparativement à la situation expérimentale dans laquelle les afférences proprioceptives sont elles aussi absentes (ischémie) et donc non contradictoires (Gandevia *et al.*, 2006).

En résumé, le rôle de l'intention motrice dans la mise à jour du schéma corporel a été mis en évidence. Cependant son rôle en condition écologique lorsque tous les signaux afférents sont présents, notamment la vision, n'a pas été démontré. Or, nous l'avons vu la vision est pourtant d'une importance capitale dans l'actualisation du schéma corporel (Guerraz *et al.*, 2012; Hay *et al.*, 1965; Holmes & Spence, 2005). Dans cette troisième partie nous avons donc souhaité tester si l'intention motrice pouvait moduler le schéma corporel dans un contexte sensoriel riche (Etude 5).

2. Expérimentation : l'Impact de l'intention motrice sur le schéma corporel dans un contexte sensoriel riche (article 5) ¹¹

OPEN ACCESS Freely available online

PLOS ONE

Trying to Move Your Unseen Static Arm Modulates Visually-Evoked Kinesthetic Illusion

Morgane Metral^{1,3}, Baptiste Blettery², Jean-Pierre Bresciani⁴, Marion Luyat³, Michel Guerraz^{1,2*}

1 Laboratory of Psychology and NeuroCognition, UMR 5105 CNRS – University of Savoie, Chambéry, France, **2** Department of Psychology, University of Savoie, Chambéry, France, **3** Laboratory of Functional Neurosciences and Pathologies, EA 4558, Lille, France, **4** Department of Medicine, University of Friburg, Friburg, Switzerland

Abstract

Although kinesthesia is known to largely depend on afferent inflow, recent data suggest that central signals originating from volitional control (efferent outflow) could also be involved and interact with the former to build up a coherent percept. Evidence derives from both clinical and experimental observations where vision, which is of primary importance in kinesthesia, was systematically precluded. The purpose of the present experiment was to assess the role of volitional effort in kinesthesia when visual information is available. Participants (n=20) produced isometric contraction (10-20% of maximal voluntary force) of their right arm while their left arm, which image was reflected in a mirror, either was passively moved into flexion/extension by a motorized manipulandum, or remained static. The contraction of the right arm was either congruent with or opposite to the passive displacements of the left arm. Results revealed that in most trials, kinesthetic illusions were visually driven, and their occurrence and intensity were modulated by whether volitional effort was congruent or not with visual signals. These results confirm the impact of volitional effort in kinesthesia and demonstrate for the first time that these signals interact with visual afferents to offer a coherent and unified percept.

Citation: Metral M, Blettery B, Bresciani J-P, Luyat M, Guerraz M (2013) Trying to Move Your Unseen Static Arm Modulates Visually-Evoked Kinesthetic Illusion. *PLoS ONE* 8(11): e80360. doi:10.1371/journal.pone.0080360

Editor: Silvana Allodi, Federal University of Rio de Janeiro, Brazil

Received: August 13, 2013; **Accepted:** October 10, 2013; **Published:** November 11, 2013

Copyright: © 2013 Metral et al. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Funding: The authors have no support or funding to report.

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

* E-mail: Michel.guerraz@univ-savoie.fr

Introduction

For spatial tasks, the central nervous system (CNS) tends to prioritize visual afferents over other signals in the spatial domain [1-3]. The strong weight allocated to visual inputs can mask the involvement of other afferent or efferent signals. For instance, in kinesthesia, the vibration-evoked kinesthetic illusion is abolished by the vision of a static vibrated arm in an illuminated environment [4,5]. The illusion is also suppressed if the reflection of a static arm which occupies the position of the masked vibrated arm is displayed using a mirror positioned in the midsagittal plane [6].

However, interaction between visual and other signals strongly depends on the sensorial context [5,7]. For instance, when the visual and proprioceptive (from muscle receptors) channels both convey signals of a moving arm, the different sensory signals can be combined in an additive way to offer a coherent percept of arm movement. In a series of experiments, Guerraz et al. [6] investigated kinesthetic illusion in both unimodal visual (mirror box paradigm) / proprioceptive stimulation (vibration paradigm) and bimodal conditions. In the unimodal visual condition, the participant's left arm, the image

of which was reflected in a mirror, was passively moved into flexion/extension. Unimodal proprioceptive stimulation consisted of vibration of either the biceps or triceps of the masked right arm. In both unimodal conditions, participants experienced kinesthetic illusions coherent with the sensory stimulation. In bimodal conditions, the visual and proprioceptive stimulations were either congruent (passive displacement of the left arm into extension / right arm biceps vibration) or opposite (eg. passive displacement of the left arm into extension / right arm triceps vibration). Interestingly, predicted illusions computed on the basis of those experienced in each unimodal condition was quite similar to and strongly correlated with the kinesthetic illusion experienced in the combined bimodal conditions, which was later confirmed by Tsuge et al. [8].

Clinical and experimental evidence attests that position sense and kinesthesia is not derived exclusively from afferent inflow (muscle, tactile and visual afferents [9-16]), but also from efferent outflow signals [17-19] originating from volitional efforts. Gandevia et al. [17] investigated the involvement of efferent signals (signal of motor command) in healthy participants transiently deprived of peripheral signal of position

¹¹ L'article associé à cette étude est disponible dans sa version complète en annexe de ce document.

Rappels théoriques

Comme nous l'avons vu dans notre introduction générale, la mise à jour du schéma corporel dépend i) du contexte sensoriel et ii) de la fiabilité de la source d'information selon ce contexte (Lackner & Taublieb, 1984; Mon-Williams *et al.*, 1997; Reichenbach *et al.*, 2009). Selon ces critères, toutes les informations afférentes : visuelles, proprioceptives (incluant les informations tactiles) pourraient donc être combinées de manière additive (Guerraz *et al.*, 2012 ; Tsuge *et al.*, 2012) et permettre la mise à jour du schéma corporel par leur intégration coopérative (Blanchard *et al.*, 2011, 2013; Botvinick & Cohen, 1998; Holmes & Spence, 2004; Kavounoudias *et al.*, 2008; Maravita *et al.*, 2003; Rothwell *et al.*, 1982; Teasdale *et al.*, 1993).

La mise à jour du schéma corporel n'est cependant pas dérivée exclusivement des informations afférentes, mais peut aussi, tout au moins dans des contextes sensoriels appauvris, prendre en compte les signaux efférents liés à l'intention motrice (Ansems *et al.*, 2006; Gandevia *et al.*, 2006; Smith *et al.*, 2009). Pour l'heure, le rôle de l'intention motrice dans la mise à jour du schéma corporel a été uniquement mis en évidence en l'absence d'informations visuelles. Ces études ne permettent donc pas de définir la contribution exacte de l'intention motrice sur la modulation du schéma corporel dans un contexte sensoriel riche, dans lequel de nombreuses informations afférentes sont disponibles.

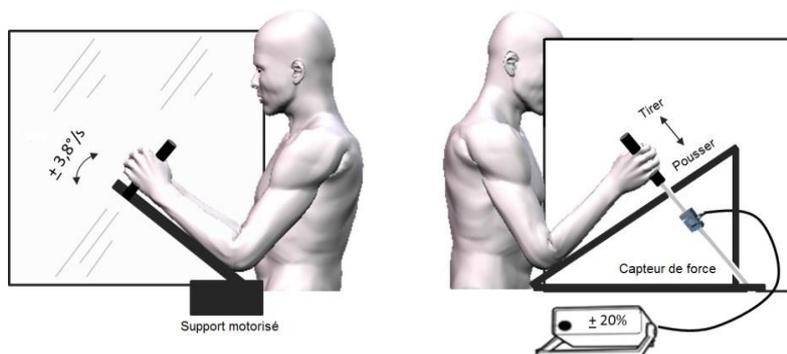
Face à cette problématique, le paradigme miroir offre un cadre expérimental idéal pour évaluer le rôle exact de l'intention motrice dans la mise à jour du schéma corporel. En effet, en règle générale, la vision empêche l'apparition de toute illusion provenant d'autres sources d'informations en environnement lumineux (Goodwin *et al.*, 1972b; Guerraz *et al.*, 2012; Lackner & Taublieb, 1984). Ceci parce que dans ce contexte, la vision est considérée comme fiable et est donc privilégiée. Cependant, l'illusion kinesthésique dans le paradigme miroir est d'origine visuelle. Nous supposons donc qu'il pourrait y avoir cette fois-ci une modulation de cette illusion visuelle par l'intention motrice. Ceci d'autant plus si, comme nous le pensons, il y a une influence des comportements moteurs (et donc de l'intention motrice) sur le schéma corporel.

Matériel

Paradigme miroir. Pour cette Etude 5 et par rapport au dispositif miroir utilisé dans nos études 3 et 4, nous avons placé chacun des bras du participant sur des supports en bois munis d'une poignée et inclinés à 45° (Figure 35). Le support face au miroir pouvait se déplacer (4°/s), de 45° à 90° en flexion et de 45° à 0° en extension. En revanche, le support du bras caché et sa poignée, avec laquelle le participant pouvait exercer une contraction isométrique (tirer ou pousser), restaient immobiles. L'effort du participant avec son bras caché, et l'intention motrice qui en est à l'origine, entraînaient donc une contraction dite isométrique, c'est-à-dire aucun mouvement de l'avant-bras. Dans cette expérience l'intention motrice n'entraîne donc pas de déplacement réel du bras caché. Sur cette poignée, se trouvait le capteur de force (Digital Analyser, Multi-Myometer, MIE Medical Research Ltd., Leeds, UK). De plus, nous avons utilisé l'EMG afin de mesurer l'activité motrice des biceps et triceps du bras droit (pour plus de détails, voir article 5 en annexe).



Figure 35. Photographie et schéma explicatif du dispositif expérimental. Sur le côté gauche du dispositif miroir, le côté du miroir reflétant la main gauche et le support du bras gauche motorisé. Sur le côté droit, le bras droit caché et statique (derrière le miroir) avec lequel les participants exerçaient un effort de flexion, d'extension, ou aucun effort.



Procédure expérimentale

Nous avons demandé à 20 participants (11 femmes, 18 droitiers, âge moyen (ET) = 26.6, (7.8)) de regarder le reflet de leur bras déplacé dans le miroir pendant toute la durée de l'expérience, afin que l'illusion de mouvement sur le bras cible caché derrière le miroir puisse apparaître. Dans cette étude, il y avait trois conditions expérimentales différentes concernant le mouvement passif du bras miroir: 1) flexion, 2) extension ou 3) statique. Ces trois conditions étaient croisées avec les trois conditions d'effort volontaire du bras caché. Le participant devait exercer avec ce bras caché une contraction isométrique équivalente à 20% de sa force maximale volontaire (FMV). Il devait soit 1) tirer (congruent à la condition de flexion), soit 2) pousser (congruent à la condition d'extension) ou soit, 3) rester au repos (congruent à la condition statique). Nous avons mesuré l'activité électromyographique du biceps et du triceps droit du participant afin de vérifier que l'effort qu'il produisait correspondait bien à la condition expérimentale demandée (Figure 36).

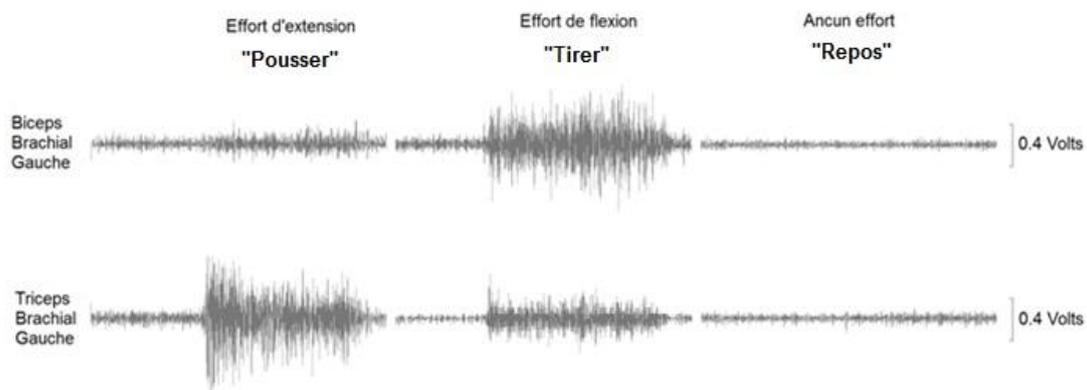


Figure 36. Exemple d'activation électromyographique représentative du biceps et du triceps brachial droit en fonction de la nature de l'effort demandée (pousser, tirer et repos).

Afin d'évaluer l'illusion de mouvement ressentie, le participant devait dire, à la fin de chaque essai, si oui ou non celui-ci avait eu l'impression que son bras caché s'était déplacé. Ceci nous permettait de calculer la fréquence d'apparition de l'illusion (occurrence), par participant et par condition expérimentale. De plus et si une illusion de mouvement avait été ressentie, le participant devait alors déclarer le sens de l'illusion de mouvement (flexion ou

extension) et caractériser la vitesse du mouvement ressenti. Pour ce faire, nous utilisons une échelle subjective allant de 0 à 20, par intervalle de 1. « 0 » correspondait à une absence de sensation de déplacement, « 10 » correspondait à une sensation de déplacement équivalent au déplacement passif du bras gauche et « 20 » correspondait à une sensation de déplacement du bras droit deux fois plus rapide que celui subit réellement par le bras gauche sur le bras motorisé.

Résultats

L'occurrence de l'illusion kinesthésique. Lorsque les participants n'exerçaient aucune force sur leur bras cible caché et que leur bras face au miroir était déplacé passivement, l'illusion kinesthésique apparaissait dans 86% des essais (soit 52/60 essais). Cette occurrence peut être considérée comme un niveau de base de l'illusion de mouvement induite par la modification visuelle du schéma corporel via le miroir. De plus, l'occurrence variait selon l'effort volontaire exercé avec le bras cible caché (tirer ou pousser). Pour caractériser cette influence de l'effort produit sur l'illusion ressentie, la notion de congruence entre l'effort et le mouvement dans le miroir est déterminante. Lorsqu'il y avait congruence entre l'effort volontaire du bras caché et le déplacement du bras miroir : « tirer-flexion miroir » ou « pousser-extension miroir », l'occurrence de l'illusion augmentait par rapport au niveau de base (respectivement 98% ($\chi^2(1) = 4.3, p < .05$) et 93,3% ($\chi^2(1) = 2.2, p = .15$). En revanche, lorsque l'effort volontaire du bras droit était incongruent avec le déplacement du reflet miroir, l'occurrence de l'illusion décroissait (66% dans la condition « tirer- extension bras miroir » ($\chi^2(1) = 3.6, p = .05$); et 60 % dans la condition « pousser-flexion miroir » ($\chi^2(1) = 9.6, p < .01$). L'occurrence de l'illusion kinesthésique (en pourcentage) selon les conditions expérimentales est représentée dans la Figure 37, ci-après. Etant donné qu'aucune illusion n'apparaissait lorsque le bras reflété dans le miroir était statique (condition contrôle), cette condition n'a pas été représentée dans l'histogramme (Figure 37).

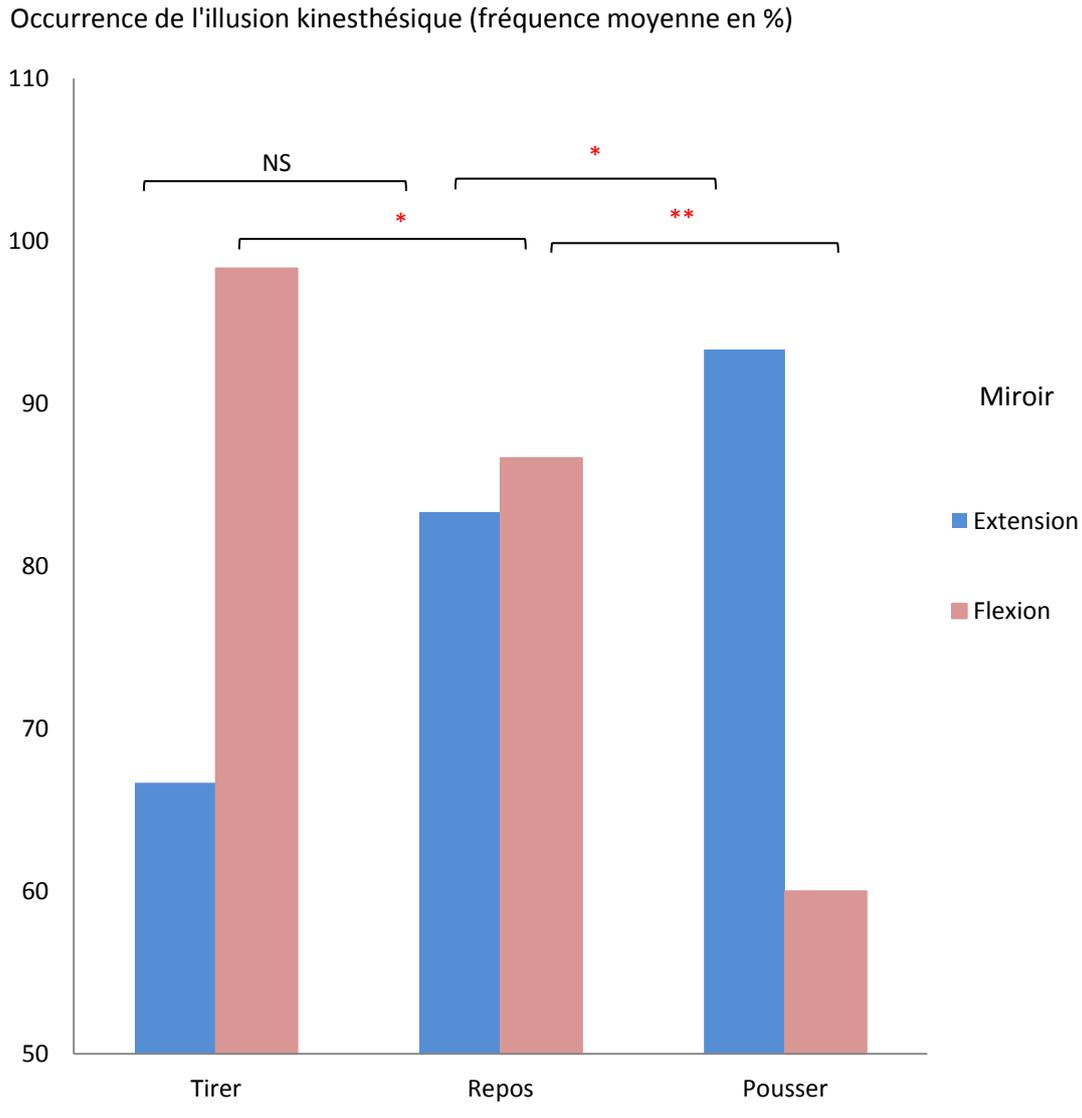


Figure 37. Occurrence de l'illusion kinesthésique induite visuellement (fréquence moyenne en pourcentage), selon le déplacement passif du bras gauche et de son reflet dans le miroir (extension ou flexion) et les trois conditions d'effort (tirer, repos et pousser). Différence statistique entre les conditions par rapport à la même condition miroir en situation de repos: NS- non significative, * = $p < .05$; ** = $p < .01$.

Vitesse de l'illusion kinesthésique. Nous constatons un effet principal du mouvement du bras gauche dans le miroir ($F(1,19) = 99, p < .01, \eta_G^2 = .73$). Ainsi, le feedback miroir a engendré une illusion de mouvement du bras cible pourtant immobile, ceci dans le même sens que le déplacement imposé au bras miroir. Bien que la vision domine le percept quelle que soit la condition expérimentale, cette illusion de déplacement est néanmoins modulée par la variable d'effort volontaire ($F(2,38) = 16.9, p < .01, \eta_G^2 = 0.15$). En effet, par rapport à la condition de repos, le bras droit est perçu comme allant plus vite lorsque l'effort produit par le bras cible était congruent avec le reflet du bras miroir en mouvement. En revanche, la

vitesse de déplacement du bras cible était perçue comme plus lente, lorsque l'effort exercé sur le bras cible était incongruent avec le déplacement du reflet du bras miroir (Figure 38). Aucune interaction significative n'apparaissait entre les deux facteurs « mouvement bras miroir » et « effort bras cible » ($F(2, 38) = 1.14, p > .05, \eta_G^2 = .01$).

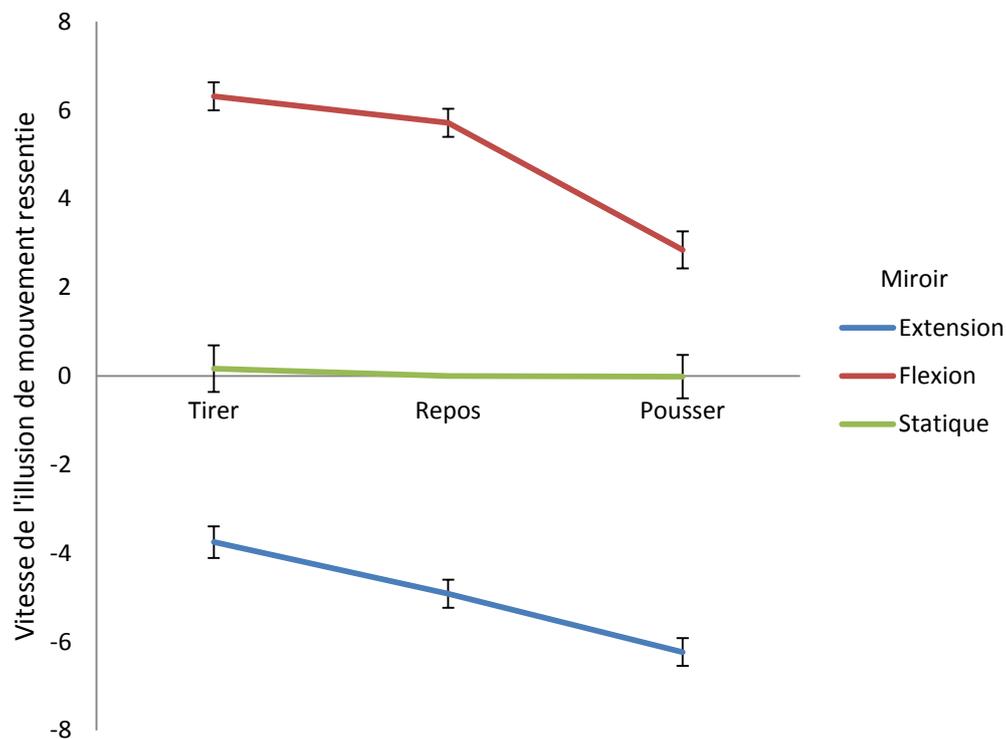


Figure 38. Vitesse de l'illusion : vitesse moyenne ressentie selon le déplacement du reflet du bras miroir (flexion, extension ou statique) et selon les trois conditions d'effort du bras cible (tirer, repos, pousser). Les illusions sont cotées positivement lorsque le déplacement était dans la direction d'une flexion, et négativement quand le sentiment de déplacement était dans la direction d'une extension. Les barres d'erreur représentent les erreurs types de la moyenne (standard errors of the mean-SEM).

Discussion de l'Etude 5

Le rôle de l'intention motrice dans la mise à jour du schéma corporel a déjà été mis en évidence mais uniquement lorsque les afférences visuelles n'étaient pas disponibles (Gandevia *et al.*, 2006; Smith *et al.*, 2009). Les résultats de cette Etude 5 montrent que lorsque les signaux visuels et de l'intention motrice sont disponibles et congruents, l'occurrence de l'illusion miroir et son intensité augmentent, ceci par rapport à la condition où seules les informations visuelles sont disponibles. Au contraire, lorsque ces informations sont non congruentes, l'occurrence et l'intensité de l'illusion kinesthésique miroir diminuent.

L'information efférente d'intention motrice est donc intégrée au même titre que les informations afférentes (visuelles et proprioceptives) au service de la mise à jour du schéma corporel et ce même lorsque le contexte sensoriel est riche.

Nous constatons également que quelle que soit l'intention motrice, celle-ci ne permet pas d'induire une illusion de mouvement si le canal visuel renvoie l'image d'un membre statique dans le miroir. Le reflet du membre statique empêche l'apparition de l'illusion de mouvement et ce quelle que soit l'intention motrice sur le bras caché derrière le miroir. Des résultats similaires sont observés dans les études sur la co-intégration des informations proprioceptives et visuelles. Nous avons vu que la vision directe d'un membre vibré immobile (Goodwin *et al.*, 1972b; Lackner & Taublieb, 1984) ou la réflexion visuelle d'un bras statique occupant la position du bras caché vibré (Guerraz *et al.*, 2012) empêche l'apparition de l'illusion de mouvement induite par la stimulation des afférences proprioceptives. En effet, dans certains contextes, les informations visuelles sont considérées plus fiables pour la mise à jour du schéma corporel que les informations émanant de la proprioception et/ou de l'intention motrice. Par exemple, et comme c'est le cas dans cette Etude 5, l'intention motrice n'est pas nécessairement synonyme d'un déplacement réel. Parce que les informations visuelles sont priorisées dans un environnement lumineux, il est quasiment impossible d'induire une illusion de mouvement si le canal visuel renvoie l'image d'un segment statique (Goodwin *et al.*, 1972b; Guerraz *et al.*, 2012; Lackner & Taublieb, 1984). C'est la raison pour laquelle la vision est bien souvent exclue dans les études portant sur la kinesthésie lorsqu'il est question d'évaluer l'implication d'autres informations afférentes ou efférentes, telle que l'intention motrice (Ansems *et al.*, 2006; Gandevia *et al.*, 2006; Smith *et al.*, 2009).

L'originalité de notre étude (Metral, Blettery, Bresciani, Luyat, & Guerraz, 2013) a donc été d'étudier l'impact de l'intention motrice sur la modulation d'une illusion visuelle de mouvement. Ainsi, le canal visuel renvoie l'image d'un membre en mouvement, et non pas statique, ce qui aurait alors eu pour effet d'annihiler toute tentative d'induction d'illusion via un autre canal. Cette différence est extrêmement importante et a certainement été l'élément clé nous ayant permis la mise en évidence de l'influence de l'intention motrice sur le schéma corporel dans un contexte sensoriel riche (vision, proprioception).

Un point important à discuter est au sujet de l'effet que nous attribuons aux informations liées à l'intention motrice (d'origine centrale) dans cette Etude 5, qui pourrait être difficilement dissociable des conséquences de l'intention motrice au niveau périphérique (retours proprioceptifs et cutanés). En effet, l'intention motrice était accompagnée d'une contraction isométrique (sans mouvement) du bras droit. Cette contraction a elle-même pu engendrer i) un rétrécissement (minime) des fibres musculaires (Griffiths, 1991) accompagné d'une implication possible du fuseau neuromusculaire et des fibres Ia (Burke, Hagbarth, & Skuse, 1978), ii) une augmentation de la pression au niveau du tendon et de l'organe de Golgi et enfin iii) une pression cutanée au niveau de la main. Nous pourrions donc penser que la modulation de l'illusion par l'intention motrice était en réalité due aux afférences proprioceptives et cutanées résultant de cette contraction musculaire. Néanmoins, les propriétés physiologiques de ces différentes afférences ne correspondent pas aux perceptions de mouvements relevées chez les participants. En effet, en condition de contraction isométrique, les changements de pression cutanée devraient plutôt être interprétés par le SNC comme une résistance au mouvement et non comme un mouvement. Par ailleurs, l'implication des fibres Ia semble peu probable dans cette Etude. En effet, Burke et collaborateurs (1978) rapportent que lors d'une contraction isométrique, l'activité des terminaisons fusales peut être une conséquence de l'activité du fuseau neuromusculaire (si la force est supérieure à 1.5 Nm) mais seulement sur le muscle contracté (Burke *et al.*, 1978; Edin & Valbo, 1990). Or, l'augmentation de la réponse du fuseau neuromusculaire est associée à un étirement du muscle. Donc, si ces afférences étaient prises en compte dans le percept kinesthésique, les afférences proprioceptives qui accompagnent la contraction musculaire seraient non congruentes avec les rétroactions miroir, ce qui est opposé à nos résultats. Enfin, les organes tendineux déchargent aussi durant la contraction (Edin & Valbo, 1990) mais sont plus impliqués dans la perception de l'effort et du poids que le sens de la position et du mouvement (pour une revue, voir: Proske & Gandevia, 2012).

En conclusion, et pour la première fois l'influence de l'intention motrice sur le schéma corporel a été démontrée alors même que les informations visuelles restaient disponibles. Ces résultats confortent ainsi l'idée que les comportements moteurs, ou tout du moins l'intention motrice qui en est à l'origine, contribuent à moduler le schéma corporel.

Synthèse

Ce travail de thèse avait pour objectif d'étudier l'intrication entre le schéma corporel et les comportements moteurs. Nous souhaitions savoir si une distorsion entre le schéma corporel et le corps, que ce soit concernant les positions segmentaires ou bien la morphologie, avait un impact sur les comportements moteurs. Nous souhaitions également savoir si les comportements moteurs, ou tout du moins l'intention motrice qui en est à l'origine, avait un impact à son tour sur le schéma corporel.

Dans une première partie, nous avons donc étudié les conséquences de la distorsion pathologique entre le schéma corporel et la morphologie sur les comportements moteurs dans l'anorexie mentale. En effet, des déficits dans la simulation d'action (imagerie motrice) chez ces patientes, reportés récemment par Guardia et collaborateurs (2010, 2012), suggéraient, qu'en plus d'une distorsion de l'image consciente de son corps, il y aurait aussi un surdimensionnement du schéma corporel dans cette pathologie. Ainsi, dans l'Etude 1 (Metral, Guardia, *et al.*, 2014), nous avons évalué les comportements moteurs des patientes anorexiques dans une tâche locomotrice de passabilité d'ouvertures de largeur variable. Nos résultats font apparaître que ces patientes tournent leurs épaules pour des largeurs d'ouvertures qui, compte tenu de leur nouvelle morphologie, ne nécessitent pas une telle contorsion. Ainsi, en plus de se sentir rondes malgré une maigreur excessive, les patientes agissent comme si tel était le cas. Ces résultats nous renseignent sur l'importance de l'influence du schéma corporel « surdimensionné » sur les comportements moteurs dans l'anorexie mentale. L'objectif de l'Etude 2 (Guardia, Metral, *et al.*, 2013) était de déterminer si ces comportements moteurs atypiques étaient spécifiquement liés à la perte de poids rapide et inhérente à cette pathologie (Etude 2), plus qu'à la pathologie psychiatrique en tant que telle. Pour ce faire, nous avons évalué dans notre tâche locomotrice de passabilité une patiente ayant perdu massivement du poids (60kg/1 an), mais ne souffrant pas d'anorexie mentale. Les résultats mettent en évidence que les comportements moteurs de cette patiente étaient semblables à ceux observés précédemment chez les patientes souffrant d'anorexie mentale. Dans leur ensemble, les résultats de ces deux premières études suggèrent que le surdimensionnement du schéma corporel dans l'anorexie mentale

et ses conséquences sur les comportements moteurs serait plus lié à la perte de poids massive inhérente à la pathologie, plutôt qu'au trouble mental en tant que tel.

Dans une deuxième partie, nous souhaitions savoir dans quelle mesure la distorsion entre le schéma corporel et les positions segmentaires, induite cette fois-ci dans le paradigme miroir (miroir disposé dans le plan sagittal du corps) chez le sujet sain, pouvait influencer les comportements moteurs. En effet, le paradigme miroir, bien que souvent proposé dans le cadre de la rééducation motrice chez les patients hémiparétiques ou dans la perspective de soulager la douleur chez les patients amputés ou souffrant de douleurs chroniques, reste controversé. Dans l'Étude 3 (Metral, Guinot, *et al.*, 2014), nous avons donc testé l'effet de cette distorsion visuelle du schéma corporel induite dans le paradigme miroir sur la coordination bimanuelle volontaire chez le sujet sain, avec ou sans trouble sensori-moteur unilatéral (trouble transitoire induit par la co-vibration des muscles antagonistes de l'un des deux bras). La tâche consistait à dessiner avec les deux mains des cercles en symétrie. Dans la condition expérimentale « miroir », le participant voyait son bras sain et son reflet dans le miroir. L'autre bras, soumis aux perturbations sensori-motrices, était caché derrière le miroir. Nos résultats révèlent que les performances bimanuelles ne sont pas meilleures en condition de distorsion visuelle du schéma corporel, qu'en condition les yeux fermés. Seule la vision directe des deux mains réduit l'impact du trouble sensorimoteur sur la production motrice. Dans la même logique, nous avons évalué dans l'Étude 4 (Brun, Metral, *et al.*, 2015), l'effet des réafférences miroirs sur un comportement moteur involontaire, tel que le post effet moteur (qui se caractérise par une élévation involontaire du bras consécutivement à une contraction isométrique soutenue). Le bras soumis à ce post-effet moteur était celui caché derrière le miroir. L'autre bras se reflétait dans le miroir et pouvait être déplacé passivement dans la même direction que le post effet moteur (en flexion). Nos résultats font apparaître que la vitesse du post effet moteur n'est pas influencée par la distorsion du schéma corporel induite par le miroir. Celle-ci est toutefois grandement modulée par le déplacement passif de l'autre bras, indépendamment de la condition visuelle. Ainsi, ce serait l'intégration bilatérale des informations proprioceptives associées au déplacement du bras face au miroir qui modulerait le comportement moteur du bras caché, plus que la distorsion visuelle entre le bras en mouvement dans le miroir et le bras caché.

Enfin dans une dernière partie nous nous sommes intéressés à l'influence de la motricité sur le schéma corporel cette fois-ci. Différents éléments cliniques et expérimentaux laissent à penser que les comportements moteurs, ou tout au moins l'intention motrice qui en est à l'origine, pouvaient en retour moduler ce schéma corporel. Nous souhaitons tester l'impact de l'intention motrice sur une dimension particulière du schéma corporel, le sens du mouvement (kinesthésie). L'Etude 5 (Metral *et al.*, 2013) visait donc à tester le rôle de l'intention motrice sur le sens du mouvement dans un contexte sensoriel riche, où les informations proprioceptives et visuelles sont présentes. Le paradigme miroir qui permet d'induire des illusions kinesthésiques fortes a été utilisé dans ce contexte. Dans cette dernière étude, il était demandé aux participants (ne présentant pas de pathologie) d'accompagner l'illusion de mouvement du bras, induite par le miroir, par une contraction isométrique (sans mouvement) congruente ou non congruente avec le déplacement illusoire. Les résultats font apparaître que l'illusion, d'origine visuelle (et proprioceptive), est fortement modulée par l'intention motrice. Ainsi, l'intention motrice et les comportements moteurs qui en découlent pourraient s'avérer intéressants dans une perspective de réadaptation des troubles du schéma corporel.

L'ensemble de nos études met en lumière différentes perspectives thérapeutiques. En ce qui concerne l'anorexie mentale, nous avons montré que le surdimensionnement du schéma corporel était assez important pour perturber le corps dans l'action. Bien que notre dernier objectif ne fût pas d'évaluer l'impact des comportements moteurs et de la commande motrice sur le schéma corporel dans un but thérapeutique, nous avons montré que l'intention motrice, ou les comportements moteurs associés, peut moduler le schéma corporel. Nous soulignons donc ici, comme d'autres auteurs, la pertinence d'utiliser la motricité comme un moyen de réadapter progressivement le schéma corporel dans l'anorexie mentale. En ce qui concerne la prise en charge de l'hémiplégie et/ou de l'hémiplésie dans le paradigme miroir, nous avons montré que les comportements moteurs étaient modulés grâce au déplacement passif (et tout particulièrement par la stimulation des afférences proprioceptives) plus que par la rétroaction miroir (vision). La stimulation des afférences proprioceptives du membre controlatéral à la lésion serait donc à prioriser afin d'améliorer la rééducation de la motricité dans ce type de pathologie.

Références

- Abbate-Daga, G., Buzzichelli, S., Amianto, F., Rocca, G., Marzola, E., McClintock, S. M., & Fassino, S. (2011). Cognitive flexibility in verbal and nonverbal domains and decision making in anorexia nervosa patients: a pilot study. *BMC Psychiatry, 11*(1), 162. doi:10.1186/1471-244X-11-162
- Aggelopoulos, N. C., & Edgley, S. A. (1995). Segmental localisation of the relays mediating crossed inhibition of hindlimb motoneurons from group II afferents in the anaesthetized cat spinal cord. *Neuroscience Letters, 185*(1), 60–64. doi:10.1016/0304-3940(94)11225-8
- Aimonetti, J.-M., Hospod, V., Roll, J.-P., & Ribot-Ciscar, E. (2007). Cutaneous afferents provide a neuronal population vector that encodes the orientation of human ankle movements. *The Journal of Physiology, 580*(2), 649–658. doi:10.1113/jphysiol.2006.123075
- Albert, F., Bergenheim, M., Ribot-Ciscar, E., & Roll, J. P. (2006). The Ia afferent feedback of a given movement evokes the illusion of the same movement when returned to the subject via muscle tendon vibration. *Experimental Brain Research, 172*(2), 163–174. doi:10.1007/s00221-005-0325-2
- Allen, T. J., & Proske, U. (2006). Effect of muscle fatigue on the sense of limb position and movement. *Experimental Brain Research, 170*(1), 30–38. doi:10.1007/s00221-005-0174-z
- Almeida, Q. J., & Lebold, C. A. (2010). Freezing of gait in Parkinson's disease: a perceptual cause for a motor impairment? *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry, 81*(5), 513–518. doi:10.1136/jnnp.2008.160580
- American Psychiatric Association. (2013). *The diagnostic and statistical manual of mental disorders (5th ed.)*. Arlington, USA: American Psychiatric Publishing.
- Anderson, D. A., Lundgren, J. D., Shapiro, J. R., & Paulosky, C. (2004). Assessment of eating disorders: review and recommendations for clinical use. *Behavior Modification, 28*(6), 763–782. doi:10.1177/0145445503259851
- Anema, H. A., van Zandvoort, M. J. E., de Haan, E. H. F., Kappelle, L. J., de Kort, P. L. M., Jansen, B. P. W., & Dijkerman, H. C. (2009). A double dissociation between somatosensory processing for perception and action. *Neuropsychologia, 47*(6), 1615–1620. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2008.11.001
- Angelaki, D. E., & Cullen, K. E. (2008). Vestibular system: The Many facets of a multimodal sense. *Annual Review of Neuroscience, 31*(1), 125–150. doi:10.1146/annurev.neuro.31.060407.125555
- Ansems, G. E., Allen, T. J., & Proske, U. (2006). Position sense at the human forearm in the horizontal plane during loading and vibration of elbow muscles. *The Journal of Physiology, 576*(2), 445–455. doi:10.1113/jphysiol.2006.115097
- Armel, K. C., & Ramachandran, V. S. (2003). Projecting sensations to external objects: evidence from skin conductance response. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 270*(1523), 1499–1506. doi:10.1098/rspb.2003.2364

- Assaiante, C. (2012). Action and representation of action during childhood and adolescence: A functional approach. *Clinical Neurophysiology*, 42(1), 43–51. doi:10.1016/j.neucli.2011.09.002
- Assaiante, C., Barlaam, F., Cignetti, F., & Vaugoyeau, M. (2014). Body schema building during childhood and adolescence: a neurosensory approach. *Clinical Neurophysiology*, 44, 3–12. doi:10.1016/j.neucli.2013.10.125
- Austen, E. L., Soto-Faraco, S., Enns, J. T., & Kingstone, A. (2004). Mislocalizations of touch to a fake hand. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 4(2), 170–181. doi:10.3758/CABN.4.2.170
- Avillac, M., Ben Hamed, S., & Duhamel, J.-R. (2007). Multisensory integration in the ventral intraparietal area of the macaque monkey. *The Journal of Neuroscience*, 27(8), 1922–1932. doi:10.1523/JNEUROSCI.2646-06.2007
- Avillac, M., Denève, S., Olivier, E., Pouget, A., & Duhamel, J. R. (2005). Reference frames for representing visual and tactile locations in parietal cortex. *Nature Neuroscience*, 8(7), 941–949. doi:10.1038/nn1480
- Bakker, M., de Lange, F. P., Stevens, J. A., Toni, I., & Bloem, B. R. (2007). Motor imagery of gait: A quantitative approach. *Experimental Brain Research*, 179(3), 497–504. doi:10.1007/s00221-006-0807-x
- Banati, R. B., Goerres, G. W., Tjoa, C., Aggleton, J. P., & Grasby, P. (2000). The functional anatomy of visual-tactile integration in man: A study using positron emission tomography. *Neuropsychologia*, 38(2), 115–124. doi:10.1016/S0028-3932(99)00074-3
- Barlaam, F., Fortin, C., Vaugoyeau, M., Schmitz, C., & Assaiante, C. (2012). Development of action representation during adolescence as assessed from anticipatory control in a bimanual load-lifting task. *Neuroscience*, 221, 56–68. doi:10.1016/j.neuroscience.2012.06.062
- Bastiani, A. M., Rao, R., Weltzin, T., & Kaye, W. H. (1995). Perfectionism in anorexia nervosa. *International Journal of Eating Disorders*, 17(2), 147–152. doi:10.1002/1098-108X(199503)17:2<147
- Beato-Fernández, L., Rodríguez-Cano, T., Belmonte-Llario, A., & Martínez-Delgado, C. (2004). Risk factors for eating disorders in adolescents. A Spanish community-based longitudinal study. *European Child & Adolescent Psychiatry*, 13(5), 287–294. doi:10.1007/s00787-004-0407-x
- Beaulé, V., Tremblay, S., & Théoret, H. (2012). Interhemispheric control of unilateral movement. *Neural Plasticity*, 2012. doi:10.1155/2012/627816
- Benninghoven, D., Raykowski, L., Solzbacher, S., Kunzendorf, S., & Jantschek, G. (2007). Body images of patients with anorexia nervosa, bulimia nervosa and female control subjects: a comparison with male ideals of female attractiveness. *Body Image*, 4(1), 51–59. doi:10.1016/j.bodyim.2006.12.002
- Bensmaia, S. J., Killebrew, J. H., & Craig, J. C. (2006). Influence of visual motion on tactile motion perception. *Journal of Neurophysiology*, 96(3), 1625–1637. doi:10.1152/jn.00192.2006
- Beppu, H., Suda, M., & Tanaka, R. (1984). Analysis of cerebellar motor disorders by visually guided elbow tracking movement. *Brain: A Journal of Neurology*, 107(3), 787–809. doi:10.1093/brain/107.3.787

- Berlucchi, G., & Aglioti, S. (1997). The body in the brain: neural bases of corporeal awareness. *Trends in Neurosciences*, 20(12), 560–564. doi:10.1016/S0166-2236(97)01136-3
- Berlucchi, G., & Aglioti, S. M. (2010). The body in the brain revisited. *Experimental Brain Research*, 200(1), 25–35. doi:10.1007/s00221-009-1970-7
- Berthoz, A. (1978). Rôle de la proprioception dans le contrôle de la posture et du geste. In H. Hecaen & M. Jeannerod (Eds.), *Du Contrôle Moteur à l'Organisation du Geste* (pp. 187–224). Paris: Masson.
- Bianconi, R., & van der Meulen, J. P. (1963). The response to vibration of the end organs of mammalian muscle spindles. *Journal of Neurophysiology*, 26(1), 177–190. doi:10.1113/jphysiol.1976.sp011580
- Birznieks, I., Macefield, V. G., Westling, G., & Johansson, R. S. (2009). Slowly adapting mechanoreceptors in the borders of the human fingernail encode fingertip forces. *The Journal of Neuroscience*, 29(29), 9370–9379. doi:10.1523/JNEUROSCI.0143-09.2009
- Blakemore, S. J., Wolpert, D., & Frith, C. (2000). Why can't you tickle yourself? *Neuroreport*, 11(11), R11–R16. doi:10.1586/14737175.7.10.1337
- Blakemore, S. J., Wolpert, D. M., & Frith, C. D. (2002). Abnormalities in the awareness of action. *Trends in Cognitive Sciences*, 6(6), 237–242. doi:10.1098%2Frstb.2000.0734
- Blanchard, C. (2013). *Multisensorialité et kinesthésie: Règles et substrats cérébraux de l'intégration multimodale*. Thèse de doctorat, Université Aix Marseille, France.
- Blanchard, C., Roll, R., Roll, J.-P., & Kavounoudias, A. (2011). Combined contribution of tactile and proprioceptive feedback to hand movement perception. *Brain Research*, 1382, 219–229. doi:10.1016/j.brainres.2011.01.066
- Blanchard, C., Roll, R., Roll, J.-P., & Kavounoudias, A. (2013). Differential contributions of vision, touch and muscle proprioception to the coding of hand movements. *PLoS One*, 8(4), e62475. doi:10.1371/journal.pone.0062475
- Blouin, J., Vercher, J. L., Gauthier, G. M., Paillard, J., Bard, C., & Lamarre, Y. (1995). Perception of passive whole-body rotations in the absence of neck and body proprioception. *Journal of Neurophysiology*, 74(5), 2216–2219.
- Bock, O., Pipereit, K., & Mierau, A. (2007). A method to reversibly degrade proprioceptive feedback in research on human motor control. *Journal of Neuroscience Methods*, 160(2), 246–250. doi:10.1016/j.jneumeth.2006.09.010
- Boeren, A. (2013). *Perfectionism in anorexia nervosa : a literature review*. Thèse de maîtrise, Tilburg University, Pays-Bas.
- Bossom, J. (1974). Movement without proprioception. *Brain Research*, 71(226), 285–296.
- Botvinick, M. (2004). Probing the neural basis of body ownership. *Science*, 305(5685), 782–783. doi:10.1126/science.1101836
- Botvinick, M., & Cohen, J. (1998). Rubber hands “feel” touch that eyes see. *Nature*, 391(6669), 756. doi:10.1038/35784

- Bourgeois, M. L., Bourgeois, J. P., & Demotes-Mainard, J. (2001). Les mutations cérébrales (structurales et fonctionnelles) pendant l'adolescence. *Annales Medico-Psychologiques*, *159*(10), 697–699. doi:10.1016/S0003-4487(01)00120-2
- Bourrelly, A., McIntyre, J., & Luyat, M. (2015). Perception of affordances during long-term exposure to weightlessness in the International Space station. *Cognitive Processing*, *16*(1), 171–174. doi:10.1007/s10339-015-0692-y
- Bouvard, M., & Cottraux, J. (2010). *Protocoles et échelles d'évaluation en psychiatrie et psychologie*. Paris: Masson.
- Bowditch, H. P., & Southard, W. F. (1880). A comparison of sight and touch. *Journal of Physiology*, *3*(3-4), 232–245.
- Bracero, L. A., & Byrne, D. W. (1998). Optimal maternal weight gain during singleton pregnancy. *Gynecologic and Obstetric Investigation*, *46*(1), 9–16. doi:10.1159/000009988
- Bradley, S. J., Taylor, M. J., Rovet, J. F., Goldberg, E., Hood, J., Wachsmuh, R., ... Pencharz, P. B. (1997). Assessment of brain function in adolescent anorexia nervosa before and after weight gain. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, *19*(1), 20–33. doi:10.1080/01688639708403833
- Brandt, T., Dichgans, J., & Koenig, E. (1972). Perception of self-rotation (circularvection) induced by optokinetic stimuli. *Pflugers Archiv : European Journal of Physiology*, *332*(R98).
- Brandt, T., Dichgans, J., & Koenig, E. (1973). Differential effects of central versus peripheral vision on egocentric and exocentric motion perception. *Experimental Brain Research*, *16*(5), 476–491. doi:10.1007/BF00234474
- Bremmer, F., Schlack, A., Shah, N. J., Zafiris, O., Kubischik, M., Hoffmann, K.-P., ... Fink, G. R. (2001). Polymodal motion processing in posterior parietal and premotor cortex. *Neuron*, *29*(1), 287–296. doi:10.1016/S0896-6273(01)00198-2
- Bresciani, J.-P., Drewing, K., & Ernst, M. O. (2008). Human haptic perception and the design of haptic-enhanced virtual environments. In *The Sense of Touch and its Rendering* (pp. 61–106). Springer Berlin Heidelberg. doi:10.1007/978-3-540-79035-8_5
- Breugnot, C., Bueno, M.-A., Renner, M., Ribot-Ciscar, E., Aimonetti, J.-M., & Roll, J.-P. (2006). Mechanical discrimination of hairy fabrics from neurosensorial criteria. *Textile Research Journal*, *76*(11), 835–846. doi:10.1177/0040517506069349
- Bridgeman, B., Van der Heijden, A. H. C., & Velichkovsky, B. M. (1994). A theory of visual stability across saccadic eye movements. *Behavioral and Brain Sciences*, *17*(2), 247. doi:10.1017/S0140525X00034361
- Brooke, J. D., Cheng, J., Collins, D. F., McIlroy, W. E., Misiaszek, J. E., & Staines, W. R. (1997). Sensorimotor afferent conditioning with leg movement: gain control in spinal reflex and ascending paths. *Progress in Neurobiology*, *51*(4), 393–421. doi:10.1016/S0301-0082(96)00061-5
- Brown, L. E., Rosenbaum, D. A., & Sainburg, R. L. (2003). Limb position drift: implications for control of posture and movement. *Journal of Neurophysiology*, *90*(5), 3105–3118. doi:10.1152/jn.00013.2003

- Brozzoli, C., Makin, T. R., Cardinali, L., Holmes, N. P., & Farnè, A. (2005). Peripersonal space. A multisensory interface for body-object interactions. In M. M. Murray & M. T. Wallace (Eds.), *The neural bases of multisensory processes* (pp. 449–466). London: CRC Press.
- Brun, C., Metral, M., Chancel, M., Kavounoudias, A., Luyat, M., & Guerraz, M. (2015). Passive or simulated displacement of one arm (but not its mirror reflection) modulates the involuntary motor behaviour of the other arm. *Neuroscience*, *285*, 343–355. doi:10.1016/j.neuroscience.2014.11.036
- Buccino, G., Solodkin, A., & Small, S. (2006). Functions of the mirror neuron system: implications for neurorehabilitation. *Cognitive Behavioral Neurology*, *19*(1), 55–63. doi:10.1097/00146965-200603000-00007
- Buckingham, G., Main, J. C., & Carey, D. P. (2011). Asymmetries in motor attention during a cued bimanual reaching task: left and right handers compared. *Cortex; a Journal Devoted to the Study of the Nervous System and Behavior*, *47*(4), 432–440. doi:10.1016/j.cortex.2009.11.003
- Burke, D., Hagbarth, K., & Skuse, N. (1978). Recruitment order of human spindle endings in isometric voluntary contractions. *Journal of Physiology*, *285*(1), 101–112. doi:10.1113/jphysiol.1978.sp012560
- Cafri, G., Yamamiya, Y., Brannick, M., & Thompson, J. K. (2005). The influence of sociocultural factors on body image: A meta-analysis. *Clinical Psychology: Science and Practice*, *12*(4), 421–433. doi:10.1093/clipsy.bpi053
- Calvin-Figuère, S., Romaguère, P., Gilhodes, J. C., & Roll, J. P. (1999). Antagonist motor responses correlate with kinesthetic illusions induced by tendon vibration. *Experimental Brain Research*, *124*(3), 342–350. doi:10.1007/s002210050631
- Cardinali, L., Brozzoli, C., & Farnè, A. (2009). Peripersonal space and body schema: Two labels for the same concept? *Brain Topography*, *21*(3-4), 252–260. doi:10.1007/s10548-009-0092-7
- Cardinali, L., Brozzoli, C., Urquizar, C., Salemme, R., Roy, A. C., & Farnè, A. (2011). When action is not enough: tool-use reveals tactile-dependent access to body schema. *Neuropsychologia*, *49*(13), 3750–3757. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2011.09.033
- Cardoso de Oliveira, S. (2002). The neuronal basis of bimanual coordination: recent neurophysiological evidence and functional models. *Acta Psychologica*, *110*(2-3), 139–159. doi:10.1016/S0001-6918(02)00031-8
- Carlson, T. A., Alvarez, G., Wu, D.-A., & Verstraten, F. A. J. (2010). Rapid assimilation of external objects into the body schema. *Psychological Science*, *21*(7), 1000–1005. doi:10.1177/0956797610371962
- Carmichael, S., Abrams, B., & Selvin, S. (1997). The pattern of maternal weight gain in women with good pregnancy outcomes. *American Journal of Public Health*, *87*(12), 1984–1988. doi:10.2105/AJPH.87.12.1984
- Cash, T. E., & Deagle, E. A. (1997). The nature and the extent of body-image disturbances in anorexia nervosa and bulimia nervosa: a meta-analysis. *The International Journal of Eating Disorders*, *22*(2), 107–126. doi:10.1002/(SICI)1098-108X(199709)22:2%3C107
- Cash, T. F., Counts, B., Hangen, J., & Huffine, C. (1989). How much do you weigh?: determinant of validity of self reported body weight. *Perceptual and Motor Skills*, *69*(1), 248–250. doi:10.2466/pms.1989.69.1.248

- Casini, L., Romaiguère, P., Ducorps, A., Schwartz, D., Anton, J. L., & Roll, J. P. (2006). Cortical correlates of illusory hand movement perception in humans: A MEG study. *Brain Research*, *1121*(1), 200–206. doi:10.1016/j.brainres.2006.08.124
- Castellini, G., Polito, C., Bolognesi, E., D'Argenio, A., Ginestroni, A., Mascalchi, M., ... Ricca, V. (2012). Looking at my body. Similarities and differences between anorexia nervosa patients and controls in body image visual processing. *European Psychiatry*, *28*(7), 427–435. doi:10.1016/j.eurpsy.2012.06.006
- Ceyte, H., Cian, C., Zory, R., Barraud, P.-A., Roux, A., & Guerraz, M. (2007). Effect of Achilles tendon vibration on postural orientation. *Neuroscience Letters*, *416*(1), 71–75. doi:10.1016/j.neulet.2007.01.044
- Chan, B. L., Witt, R., Charrow, A. P., Magee, A., Howard, R., Pasquina, P. F., ... Tsao, J. W. (2007). Mirror therapy for phantom limb pain. *The New England Journal of Medicine*, *357*(21), 2206–2207. doi:10.1056/NEJMc071927
- Chancel, M., Brun, C., Kavounoudias, A., & Guerraz, M. (2016). The kinaesthetic mirror illusion : how much does the mirror matter ? *Experimental Brain Research*. doi:10.1007/s00221-015-4549-5
- Cignetti, F., Chabeauti, P.-Y., Sveistrup, H., Vaugoyeau, M., & Assaiante, C. (2013). Updating process of internal models of action as assessed from motor and postural strategies in children. *Neuroscience*, *233*, 127–138. doi:10.1016/j.neuroscience.2012.12.040
- Clark, F. J., Burgess, R. C., Chapin, J. W., & Lipscomb, W. T. (1985). Role of intramuscular receptors in the awareness of limb position. *Journal of Neurophysiology*, *54*(6), 1529–1540.
- Cohen, R. G., Chao, A., Nutt, J. G., & Horak, F. B. (2011). Freezing of gait is associated with a mismatch between motor imagery and motor execution in narrow doorways, not with failure to judge doorway passability. *Neuropsychologia*, *49*(14), 3981–3988. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2011.10.014
- Colby, C. L., Duhamel, J. R., & Goldberg, M. E. (1993). Ventral intraparietal area of the macaque: anatomic location and visual response properties. *Journal of Neurophysiology*, *69*(3), 902–914.
- Colby, C. L., & Duhamel, J.-R. (1991). Heterogeneity of extrastriate visual areas and multiple parietal areas in the Macaque monkey. *Neuropsychologia*, *29*(6), 517–537. doi:10.1016/0028-3932(91)90008-V
- Cole, J., & Paillard, J. (1995). Living without touch and peripheral information about body position and movement: Studies with deafferented subjects. In J. L. Bermudez, M. A. J., & N. M. Eilan (Eds.), *The body and the self* (pp. 245–266). MIT Press Cambridge, USA.
- Collins, D. F., Cameron, T., Gillard, D. M., & Prochazka, a. (1998). Muscular sense is attenuated when humans move. *Journal of Physiology*, *508*(2), 635–643. doi:10.1111/j.1469-7793.1998.00635.x
- Collins, D. F., Mclroy, W. E., & Brooke, J. D. (1993). Contralateral inhibition of soleus H reflexes with different velocities of passive movement of the opposite leg. *Brain Research*, *603*(1), 96–101. doi:10.1016/0006-8993(93)91303-A
- Collins, D. F., & Prochazka, A. (1996). Movement illusions evoked by ensemble cutaneous input from the dorsum of the human hand. *Journal of Physiology*, *496*(3), 857–871. doi:10.1113/jphysiol.1996.sp021733

- Collins, D. F., Refshauge, K. M., Todd, G., & Gandevia, S. C. (2005). Cutaneous receptors contribute to kinesthesia at the index finger, elbow, and knee. *Journal of Neurophysiology*, *94*(3), 1699–1706. doi:10.1152/jn.00191.2005
- Cooper, P. J., Taylor, M. J., Cooper, Z., & Fairburn, C. G. (1987). The Development and Validation of the Body Shape Questionnaire. *International Journal of Eating Disorders*, *6*(4), 485–494. doi:10.1002/1098-108x(198707)6:4%3C485::aid-eat2260060405%3E3.0.co;2-o
- Cordo, P., Gurfinkel, V. S., Bevan, L., & Kerr, G. K. (1995). Proprioceptive consequences of tendon vibration during movement. *Journal of Neurophysiology*, *74*(4), 1675–1688.
- Corradi-Dell'Acqua, C., Tomasino, B., & Fink, G. R. (2009). What is the position of an arm relative to the body? Neural correlates of body schema and body structural description. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *29*(13), 4162–4171. doi:10.1523/JNEUROSCI.4861-08.2009
- Costantini, M., & Haggard, P. (2007). The rubber hand illusion: Sensitivity and reference frame for body ownership. *Consciousness and Cognition*, *16*(2), 229–240. doi:10.1016/j.concog.2007.01.001
- Craske, B., & Craske, J. D. (1986). Oscillator mechanisms in the human motor system. *Journal of Motor Behavior*, *18*(2), 117–145. doi:10.1080/00222895.1986.10735374
- Critchley, M. (1953). *The parietal lobes*. Londres, UK: Arnold.
- Crutcher, M. D., & DeLong, M. R. (1984). Single cell studies of the primate putamen. *Experimental Brain Research*, *53*(2), 233–243. doi:10.1007/BF00238154
- Daprati, E., Sirigu, A., & Nico, D. (2010). Body and movement: consciousness in the parietal lobes. *Neuropsychologia*, *48*(3), 756–762. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2009.10.008
- Day, B. L., & Lyon, I. N. (2000). Voluntary modification of automatic arm movements evoked by motion of a visual target. *Experimental Brain Research*, *130*(2), 159–168. doi:10.1007/s002219900218
- De Berardis, D., Carano, A., Gambi, F., Campanella, D., Giannetti, P., Ceci, A., ... Ferro, F. M. (2007). Alexithymia and its relationships with body checking and body image in a non-clinical female sample. *Eating Behaviors*, *8*(3), 296–304. doi:10.1016/j.eatbeh.2006.11.005
- De Lange, F. P., Helmich, R. C., & Toni, I. (2006). Posture influences motor imagery: An fMRI study. *NeuroImage*, *33*(2), 609–617. doi:10.1016/j.neuroimage.2006.07.017
- De Vignemont, F. (2006). A review of Shaun Gallagher, how the body shapes the mind. *Psyche*, *12*(1), 1–7.
- De Vignemont, F. (2010). Body schema and body image- Pros and cons. *Neuropsychologia*, *48*(3), 669–680. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2009.09.022
- Decety, J. (1996). Do imagined and executed actions share the same neural substrate? *Cognitive Brain Research*, *3*(2), 87–93. doi:10.1016/0926-6410(95)00033-X
- Decety, J., Jeannerod, M., & Prablanc, C. (1989). The timing of mentally represented actions. *Behavioural Brain Research*, *34*(1–2), 35–42. doi:http://dx.doi.org/10.1016/S0166-4328(89)80088-9

- Deconinck, F. J. A., Smorenburg, A. R. P., Benham, A., Ledebt, A., Feltham, M. G., & Savelsbergh, G. J. P. (2014). Reflections on mirror therapy: A systematic review of the effect of mirror visual feedback on the brain. *Neurorehabilitation and Neural Repair*, *29*(4), 349–361. doi:10.1177/1545968314546134
- Deiber, M.-P., Ibañez, V., Honda, M., Sadato, N., Raman, R., & Hallett, M. (1998). Cerebral processes related to visuomotor imagery and generation of simple finger movements studied with positron emission tomography. *NeuroImage*, *7*(2), 73–85. doi:10.1006/nimg.1997.0314
- Delmas, P., Hao, J., & Rodat-Despoix, L. (2011). Molecular mechanisms of mechanotransduction in mammalian sensory neurons. *Nature Reviews Neuroscience*, *12*(3), 139–153. doi:10.1038/nrn2993
- Desmurget, M., & Sirigu, A. (2009). A parietal-premotor network for movement intention and motor awareness. *Trends in Cognitive Sciences*, *13*(10), 411–419. doi:10.1016/j.tics.2009.08.001
- Di Pellegrino, G., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., & Rizzolatti, G. (1992). Understanding motor events: a neurophysiological study. *Experimental Brain Research*, *91*, 176–180. doi:10.1007/bf00230027
- Dijkerman, H. C., & De Haan, E. H. F. (2007). Somatosensory processes subserving perception and action. *Behavioral and Brain Sciences*, *30*(2), 189–239. doi:10.1017/s0140525x07001392
- Dizio, P., Lathan, C., & Lackner, J. (1993). The role of brachial muscle spindle signals in assignment of visual direction. *Journal of Neurophysiology*, *70*(4), 1578–1584.
- Dohle, C., Püllen, J., Nakaten, A., Küst, J., Rietz, C., & Karbe, H. (2008). Mirror therapy promotes recovery from severe hemiparesis: a randomized controlled trial. *Neurorehabilitation and Neural Repair*, *23*(3), 209–217. doi:10.1177/1545968308324786
- Dominici, N., Daprati, E., Nico, D., Cappellini, G., Ivanenko, Y. P., & Lacquaniti, F. (2009). Changes in the limb kinematics and walking-distance estimation after shank elongation: evidence for a locomotor body schema? *Journal of Neurophysiology*, *101*(3), 1419–1429. doi:10.1152/jn.91165.2008
- Driver, J., & Spence, C. (1998). Cross-modal links in spatial attention. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, *353*(1373), 1319–1331. doi:10.1098/rstb.1998.0286
- Duclos, C. (2006). *Les posteffets moteurs posturaux : mécanismes sous-jacents et exploitation thérapeutique chez les personnes amputées*. Thèse de doctorat, Université de Montréal, Canada.
- Duclos, C., Roll, R., Kavounoudias, A., & Roll, J.-P. (2007). Cerebral correlates of the “Kohnstamm phenomenon”: An fMRI study. *NeuroImage*, *34*(2), 774–783. doi:10.1016/j.neuroimage.2006.06.050
- Duhamel, J. R., Colby, C. L., & Goldberg, M. E. (1998). Ventral intraparietal area of the macaque: congruent visual and somatic response properties. *Journal of Neurophysiology*, *79*(1), 126–136. doi:10.1234/12345678
- Edin, B. B. (2001). Cutaneous afferents provide information about knee joint movements in humans. *Journal of Physiology*, *531*(1), 289–297. doi:10.1111/j.1469-7793.2001.0289j.x

- Edin, B. B. (2004). Quantitative analyses of dynamic strain sensitivity in human skin mechanoreceptors. *Journal of Neurophysiology*, 92(6), 3233–3243. doi:10.1152/jn.00628.2004.
- Edin, B., & Johansson, N. (1995). Skin strain patterns provide kinaesthetic information to the human central nervous system. *The Journal of Physiology*, 487(1), 243–251. doi:10.1113/jphysiol.1995.sp020875
- Edin, B., & Valbo, A. (1990). Muscle afferent responses to isometric contractions and relaxations in humans. *Journal of Neurophysiology*, 63(6), 1307–1313.
- Ehrsson, H. H. (2007). The experimental induction of out-of-body experiences. *Science*, 317(5841), 1048–1048. doi:10.1126/science.1142175
- Ehrsson, H. H., Ehrsson, H. H., Spence, C., & Passingham, R. E. (2004). That 's My Hand ! Activity in Premotor Cortex Reflects Feeling of Ownership of a Limb. *Science*, 305(5685), 875–877. doi:10.1126/science.1097011
- Ehrsson, H. H., Holmes, N. P., & Passingham, R. E. (2005). Touching a rubber hand: feeling of body ownership is associated with activity in multisensory brain areas. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 25(45), 10564–10573. doi:10.1523/JNEUROSCI.0800-05.2005
- Eklund, G. (1972). Position and state of contraction ; the effects of vibration. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, 35(5), 606–611.
- Eliassen, J. C., Baynes, K., & Gazzaniga, M. S. (1999). Direction information coordinated via the posterior third of the corpus callosum during bimanual movements. *Experimental Brain Research*, 128(4), 573–577. doi:10.1007/s002210050884
- Eng, K., Siekierka, E., Pyk, P., Chevrier, E., Hauser, Y., Cameirao, M., ... Kiper, D. (2007). Interactive visuo-motor therapy system for stroke rehabilitation. *Medical and Biological Engineering and Computing*, 45(9), 901–907. doi:10.1007/s11517-007-0239-1
- Epstein, J., Wiseman, C. V., Sunday, S. R., Klapper, F., Alkalay, L., & Halmi, K. A. (2001). Neurocognitive evidence favors “top down” over “bottom up” mechanisms in the pathogenesis of body size distortions in anorexia nervosa. *Eating and Weight Disorders - Studies on Anorexia, Bulimia and Obesity*, 6(3), 140–147. doi:10.1007/BF03339763
- Eshkevari, E., Rieger, E., Longo, M. R., Haggard, P., & Treasure, J. (2012). Increased plasticity of the bodily self in eating disorders. *Psychological Medicine*, 42(4), 819–828. doi:10.1017/S0033291711002091
- Eshkevari, E., Rieger, E., Longo, M. R., Haggard, P., & Treasure, J. (2014). Persistent body image disturbance following recovery from eating disorders. *International Journal of Eating Disorders*, 47(4), 400–409. doi:10.1002/eat.22219
- Fairburn, C. G. (2008). *Cognitive behavior therapy and eating disorders*. New York, USA: Guilford Press.
- Faisal, A. A., Selen, L. P. J., & Wolpert, D. M. (2008). Noise in the nervous system. *Nature Reviews Neuroscience*, 9(4), 292–303. doi:10.1038/nrn2258
- Farnè, A., Pavani, F., Meneghello, F., & Làdavas, E. (2000). Left tactile extinction following visual stimulation of a rubber hand. *Brain : A Journal of Neurology*, 123(11), 2350–2360. doi:10.1093/brain/123.11.2350

- Feinberg, I. (1978). Efference copy and corollary discharge: implications for thinking and its disorders. *Schizophrenia Bulletin*, 4(4), 636–640. doi:10.1093/schbul/4.4.636
- Fessard, A., & Tournay, A. (1949). XI. - Quelques données et réflexions sur le phénomène de la post-contraction involontaire. *L'année Psychologique*, 50(1), 217–235. doi:10.3406/psy.1949.8445
- Filimon, F., Nelson, J. D., Hagler, D. J., & Sereno, M. I. (2007). Human cortical representations for reaching: Mirror neurons for execution, observation, and imagery. *NeuroImage*, 37(4), 1315–1328. doi:10.1016/j.neuroimage.2007.06.008
- Filimon, F., Nelson, J. D., Huang, R.-S., & Sereno, M. I. (2009). Multiple parietal reach regions in humans: cortical representations for visual and proprioceptive feedback during on-line reaching. *The Journal of Neuroscience*, 29(9), 2961–2971. doi:10.1523/JNEUROSCI.3211-08.2009
- Fine, K. S. (2008). Normal Growth and development. In *Pediatric Board Recertification Review* (p. 574). Philadelphia, USA: Lippincott Williams & Wilkins.
- Fink, G. R., Marshall, J. C., Halligan, P. W., Frith, C. D., Driver, J., Frackowiak, R. S., & Dolan, R. J. (1999). The neural consequences of conflict between intention and the senses. *Brain : A Journal of Neurology*, 122(3), 497–512. doi:10.1093/brain/122.3.497
- Flor, H., Mühlnickel, W., Karl, A., Denke, C., Grüsser, S., Kurth, R., & Taub, E. (2000). A neural substrate for nonpainful phantom limb phenomena. *Neuroreport*, 11(7), 1407–1411. doi:10.1097/00001756-200005150-00011
- Fogassi, L., Gallese, V., Fadiga, L., Luppino, G., Matelli, M., & Rizzolatti, G. (1996). Coding of peripersonal space in inferior premotor cortex (area F4). *Journal of Neurophysiology*, 76(1), 141–157.
- Fogassi, L., Raos, V., Franchi, G., Gallese, V., Luppino, G., & Matelli, M. (1999). Visual responses in the dorsal premotor area F2 of the macaque monkey. *Experimental Brain Research*, 128(1-2), 194–199. doi:10.1007/s002210050835
- Ford, J. M., Perez, V. B., & Mathalon, D. H. (2012). Neurophysiology of a possible fundamental deficit in schizophrenia. *World Psychiatry*, 11(1), 58–60. doi:10.1016/j.wpsyc.2012.01.010
- Forest, D. (2007). Bain et les théories centralistes de l'action et de la conscience d'agir. *Revue D'histoire Des Sciences*, 60(2), 357–374. doi:10.3917/rhs.602.0357
- Forget, R., & Lamarre, Y. (1987). Rapid elbow flexion in the absence of proprioceptive and cutaneous feedback. *Human Neurobiology*, 6(1), 27–37.
- Formaggio, E., Storti, S. F., Boscolo Galazzo, I., Gandolfi, M., Geroïn, C., Smania, N., ... Manganotti, P. (2013). Modulation of event-related desynchronization in robot-assisted hand performance: brain oscillatory changes in active, passive and imagined movements. *Journal of Neuroengineering and Rehabilitation*, 10(1), 24. doi:10.1186/1743-0003-10-24
- Fournier, P., & Jeannerod, M. (1998). Limited conscious monitoring of motor performance in normal subjects. *Neuropsychologia*, 36(11), 1133–1140. doi:10.1016/S0028-3932(98)00006-2
- Franchak, J., & Adolph, K. (2007). Perceiving changing affordances for action: Pregnant women walking through doorways. *Journal of Vision*, 7(9), 116–116. doi:10.1167/7.9.116

- Franchak, J. M., & Adolph, K. E. (2014). Gut estimates: Pregnant women adapt to changing possibilities for squeezing through doorways. *Attention, Perception & Psychophysics*, *76*(2), 460–472. doi:10.3758/s13414-013-0578-y
- Franchak, J. M., van der Zalm, D. J., & Adolph, K. E. (2010). Learning by doing: action performance facilitates affordance perception. *Vision Research*, *50*(24), 2758–2765. doi:10.1016/j.visres.2010.09.019
- Franz, E. A. (2004). Attentional distribution of task parameters to the two hands during bimanual performance of right- and left-handers. *Journal of Motor Behavior*, *36*(1), 71–81. doi:10.3200/JMBR.36.1.71-81
- Franz, E. A., & Packman, T. (2004). Fooling the brain into thinking it sees both hands moving enhances bimanual spatial coupling. *Experimental Brain Research*, *157*(2), 174–180. doi:10.1007/s00221-004-1831-3
- Freeman, H. (2015). I had anorexia but not because I wanted to look like a fashioned model. *The guardian*. Retrieved August 21, 2015, from En ligne: <http://www.theguardian.com/commentisfree/2015/mar/19/eating-model-french-skinny-anorexia>
- Freeman, M. A. R., & Wyke, B. (1967). The innervation of the knee joint . An anatomical and histological study in the cat. *Journal of Anatomy*, *101*(3), 505–532.
- Frigon, A., & Rossignol, S. (2008). Short-latency crossed inhibitory responses in extensor muscles during locomotion in the cat. *Journal of Neurophysiology*, *99*(2), 989–998. doi:10.1152/jn.01274.2007
- Frith, C. D., Blakemore, S., & Wolpert, D. M. (2000). Explaining the symptoms of schizophrenia: abnormalities in the awareness of action. *Brain Research Reviews*, *31*(2-3), 357–363. doi:10.1016/s0165-0173(99)00052-1
- Funase, K., Tabira, T., Higashi, T., Liang, N., & Kasai, T. (2007). Increased corticospinal excitability during direct observation of self-movement and indirect observation with a mirror box. *Neuroscience Letters*, *419*(2), 108–112. doi:10.1016/j.neulet.2007.04.025
- Gallace, A., & Spence, C. (2005). Visual capture of apparent limb position influences tactile temporal order judgments. *Neuroscience Letters*, *379*(1), 63–68. doi:10.1016/j.neulet.2004.12.052
- Gallagher, S. (1986). Body image and body schema: A conceptual clarification. *Journal of Mind and Behavior*, *7*(4), 541–554.
- Gallagher, S. (2005). *How the body shapes the mind*. Oxford: Clarendon Press.
- Galsworthy-Francis, L., & Allan, S. (2014). Cognitive Behavioural Therapy for anorexia nervosa: a systematic review. *Clinical Psychology Review*, *34*(1), 54–72. doi:10.1016/j.cpr.2013.11.001
- Gandevia, S. C., & Burke, D. (1992). Does the nervous system depend on kinesthetic information to control natural limb movements? *Behavioral and Brain Sciences*, *15*(04), 614–632.
- Gandevia, S. C., Hall, L. A., McCloskey, D. I., & Potter, E. K. (1983). Proprioceptive sensation at the terminal joint of the middle finger. *Journal of Physiology*, *335*(1), 507–517. doi:10.1113/jphysiol.1983.sp014547

- Gandevia, S. C., Smith, J. L., Crawford, M., Proske, U., & Taylor, J. L. (2006). Motor commands contribute to human position sense. *The Journal of Physiology*, *571*(3), 703–710. doi:10.1113/jphysiol.2005.103093
- Gardner, R. M., & Brown, D. L. (2010). Comparison of video distortion and figural drawing scale for measuring and predicting body image dissatisfaction and distortion. *Personality and Individual Differences*, *49*(7), 794–798. doi:10.1016/j.paid.2010.07.001
- Gardner, R. M., Jappe, L. M., & Gardner, L. (2009). Development and validation of a new figural drawing scale for body-image assessment : The BIAS-BD. *Journal of Clinical Psychology*, *65*(1), 113–123. doi:10.1002/jclp
- Garner, D. M., & Bemis, K. M. (1982). A cognitive-behavioral approach to anorexia nervosa. *Cognitive Therapy and Research*, *6*(2), 123–150. doi:10.1007/BF01183887
- Garner, D. M., Olmstead, M. P., & Polivy, J. (1983). Development and validation of a multidimensional eating disorder inventory for anorexia nervosa and bulimia. *International Journal of Eating Disorders*, *2*(2), 15–34. doi:10.1002/1098-108x(198321)2:2%3C15::aid-eat2260020203%3E3.0.co;2-6
- Gaudio, S., Brooks, S. J., & Riva, G. (2014). Nonvisual Multisensory Impairment of Body Perception in Anorexia Nervosa: A Systematic Review of Neuropsychological Studies. *PLoS One*, *9*(10), e110087. doi:10.1371/journal.pone.0110087
- Gaudio, S., & Quattrocchi, C. C. (2012). Neural basis of a multidimensional model of body image distortion in anorexia nervosa. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *36*(8), 1839–1847. doi:10.1016/j.neubiorev.2012.05.003
- Gentile, G., Petkova, V. I., & Ehrsson, H. H. (2011). Integration of visual and tactile signals from the hand in the human brain: an fMRI study. *Journal of Neurophysiology*, *105*(2), 910–922. doi:10.1152/jn.00840.2010
- Ghafouri, M., Thullier, F., Gurfinkel, V. S., & Lestienne, F. G. (1998). Muscular after-contraction and ongoing postural reactions in standing and sitting humans. *Neuroscience Letters*, *250*(1), 61–65. doi:10.1016/S0304-3940(98)00335-8
- Gibson, J. (1958). Visually controlled locomotion and visual orientation in animals. *British Journal of Psychology*, *49*, 182–194.
- Gibson, J. (1979). *The Ecological Approach to visual perception*. Boston, USA: Houghton Mifflin.
- Gilhodes, J. C., Roll, J. P., & Tardy-Gervet, M. F. (1986). Perceptual and motor effects of agonist-antagonist muscle vibration in man. *Experimental Brain Research*, *61*(2), 395–402. doi:10.1007/BF00239528
- Goble, D. J., Coxon, J. P., Van Impe, A., Geurts, M., Dumas, M., Wenderoth, N., & Swinnen, S. P. (2011). Brain Activity during Ankle Proprioceptive Stimulation Predicts Balance Performance in Young and Older Adults. *Journal of Neuroscience*, *31*(45), 16344–16352. doi:10.1523/JNEUROSCI.4159-11.2011
- Goodwin, G., McCloskey, D., & Matthews, P. (1972a). Proprioceptive illusions induced by muscle vibration: contribution by muscle spindles to perception? *Science*, *175*(28), 1382–1384. doi:10.1126/science.175.4028.1382

- Goodwin, G., McCloskey, D., & Matthews, P. (1972b). The contribution of muscle afferents to kinaesthesia shown by vibration induced illusions of movement and by the effects of paralysing joint afferents. *Brain*, *95*(4), 705–748. doi:10.1093/brain/95.4.705
- Goodwin, G., McCloskey, D., & Matthews, P. (1972c). The persistence of appreciable kinesthesia after paralysing joint afferents but preserving muscle afferents. *Brain Research*, *37*(2), 326–329. doi:10.1016/0006-8993(72)90679-8
- Gray, R., & Tan, H. Z. (2002). Dynamic and predictive links between touch and vision. *Experimental Brain Research*, *145*(1), 50–55. doi:10.1007/s00221-002-1085-x
- Graziano, M., & Botvinick, M. (2002). How the brain represents the body: insights from neurophysiology and psychology. *Common Mechanisms in Perception and Action: Attention and Performance XIX*, 136–157.
- Graziano, M., & Gross, C. (1993). A bimodal map of space: somatosensory receptive fields in the macaque putamen with corresponding visual receptive fields. *Experimental Brain Research*, *97*(1), 96–109. doi:10.1007/bf00228820
- Graziano, M. S. (1999). Where is my arm? The relative role of vision and proprioception in the neuronal representation of limb position. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *96*(18), 10418–10421. doi:10.1073/pnas.96.18.10418
- Graziano, M. S., Cooke, D. F., & Taylor, C. S. (2000). Coding the location of the arm by sight. *Science*, *290*(5497), 1782–1786. doi:10.1126/science.290.5497.1782
- Graziano, M. S., & Gross, C. G. (1994). The representation of extrapersonal space: A possible role for bimodal, visual-tactile neurons. In M. Gazzaniga (Ed.), *The cognitive neurosciences* (pp. 1021–1034). Cambridge, USA: MIT Press.
- Graziano, M. S., Hu, X. T., & Gross, C. G. (1997). Visuospatial properties of ventral premotor cortex. *Journal of Neurophysiology*, *77*(5), 2268–2292.
- Gregory, J. E., Brockett, C. L., Morgan, D. L., Whitehead, N. P., & Proske, U. (2002). Effect of eccentric muscle contractions on Golgi tendon organ responses to passive and active tension in the cat. *The Journal of Physiology*, *538*(1), 209–218. doi:10.1113/jphysiol.2001.012785
- Gregory, J. E., Morgan, D. L., & Proske, U. (2004). Responses of muscle spindles following a series of eccentric contractions. *Experimental Brain Research*, *157*(2), 234–240. doi:10.1007/s00221-004-1838-9
- Gregory, J., Morgan, D., & Proske, U. (1987). Aftereffects in the responses of cat muscle spindles and errors of limb position sense in man. *J Neurophysiol*, *59*(4), 1220–1230.
- Griffiths, R. I. (1991). Shortening of muscle fibres during stretch of the active cat medial gastrocnemius muscle: the role of tendon compliance. *Journal of Physiology*, *436*(1), 219–236. doi:10.1113/jphysiol.1991.sp018547
- Grigg, P., Finerman, G. A., & Riley, L. H. (1973). Joint-position sense after total hip replacement. *The Journal of Bone and Joint Surgery. American Volume*, *55*(5), 1016–1025.
- Grigg, P., Hoffman, A., & Forgarty, K. (1982). Properties of Golgi-Mazzoni afferents in cat knee joint capsule, as revealed by mechanical studies of isolated joint capsule. *Journal of Neurophysiology*, *47*(1), 31–40.

- Grill, S. E., & Hallett, M. (1995). Velocity sensitivity of human muscle spindle afferents and slowly adapting type II cutaneous mechanoreceptors. *The Journal of Physiology*, *489*(2), 593–602. doi:10.1113/jphysiol.1995.sp021075
- Grunwald, M., Ettrich, C., Assmann, B., Dähne, A., Krause, W., Busse, F., & Gertz, H. (2001). Deficits in haptic perception and right parietal Theta power changes in patients with anorexia nervosa before and after weight gain. *International Journal of Eating Disorders*, *29*(4), 417–428. doi:10.1002/eat.1038
- Grunwald, M., Ettrich, C., Busse, F., Assmann, B., Dähne, A., & Gertz, H.-J. (2001). Angle paradigm: a new method to measure right parietal dysfunctions in anorexia nervosa. *Archives of Clinical Neuropsychology : The Official Journal of the National Academy of Neuropsychologists*, *17*(5), 485–496. doi:10.1016/s0887-6177(01)00131-7
- Grüsser, S. M., Winter, C., Mühlnickel, W., Denke, C., Karl, A., Villringer, K., & Flor, H. (2001). The relationship of perceptual phenomena and cortical reorganization in upper extremity amputees. *Neuroscience*, *102*(2), 263–72. doi:10.1016/s0306-4522(00)00491-7
- Guardia, D. (2012). *Représentation du corps et Anorexie Mentale : de l'intégration sensorielle à l'action. Approche neurocognitive du phénomène de distorsion corporelle*. Thèse de doctorat, Université Lille 2.
- Guardia, D., Conversy, L., Jardri, R., Lafargue, G., Thomas, P., Dodin, V., ... Luyat, M. (2012). Imagining one's own and someone else's body actions: dissociation in anorexia nervosa. *PLoS One*, *7*(8), e43241. doi:10.1371/journal.pone.0043241
- Guardia, D., Lafargue, G., Thomas, P., Dodin, V., Cottencin, O., & Luyat, M. (2010). Anticipation of body-scaled action is modified in anorexia nervosa. *Neuropsychologia*, *48*(13), 3961–3966. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2010.09.004
- Guardia, D., Metral, M., Pigeyre, M., Bauwens, I., Cottencin, O., & Luyat, M. (2013). Body distortions after massive weight loss: lack of updating of the body schema hypothesis. *Eating and Weight Disorders - Studies on Anorexia, Bulimia and Obesity*, *18*(3), 333–336. doi:10.1007/s40519-013-0032-0
- Guelfi, J. D., Gaillac, V., & Dardennes, R. (1995). *psychopathologie quantitative*. Paris: Masson.
- Guemann, M., Duclos, C., Higgins, J., & Barthelemy, A. (2015). The perception of illusory movement induced by muscle vibration in healthy and hemiparetic individuals: a pilot study. *Physiotherapy*, *101*, e491–e492. doi:10.1016/j.physio.2015.03.3287
- Guerraz, M. (2015). The mirror paradigm and mirror therapy : does the “ virtual hand ” have a beneficial impact on motor behavior ? *Therapeutic Targets for Neurological Diseases*, *2*. doi:10.14800/ttnd.517
- Guerraz, M., Caudron, S., Thomassin, N., & Blouin, J. (2011). Influence of head orientation on visually and memory-guided arm movements. *Acta Psychologica*, *136*(3), 390–398. doi:10.1016/j.actpsy.2011.01.004
- Guerraz, M., Navarro, J., Ferrero, F., Cremieux, J., & Blouin, J. (2006). Perceived versus actual head-on-trunk orientation during arm movement control. *Experimental Brain Research*, *172*(2), 221–229. doi:10.1007/s00221-005-0316-3

- Guerraz, M., Provost, S., Narison, R., Brugnion, A., Virolle, S., & Bresciani, J.-P. (2012). Integration of visual and proprioceptive afferents in kinesthesia. *Neuroscience*, *223*, 258–268. doi:10.1016/j.neuroscience.2012.07.059
- Gurfinkel, V. S., & Levick, Y. S. (1991). Perceptual and automatic aspects of the postural body scheme. In *Brain and space* (pp. 147–162). New York, NY, US: Oxford University Press.
- Gurfinkel, V. S., Levick, Y. S., & Lebedev, M. A. (1990). Immediate and remote postactivation effects in the human motor system. *Neurophysiology*, *21*(3), 247–253. doi:10.1007/bf01058224
- Guterstam, A., Abdulkarim, Z., & Ehrsson, H. H. (2015). Illusory ownership of an invisible body reduces autonomic and subjective social anxiety responses. *Scientific Reports*, *5*(9831). doi:10.1038/srep09831
- Hagbarth, K. E., & Nordin, M. (1998). Postural after-contractions in man attributed to muscle spindle thixotropy. *Journal of Physiology*, *506*(3), 875–883. doi:10.1111/j.1469-7793.1998.875bv.x
- Hagbarth, K.-E., & Eklund, G. (1966). Tonic vibration reflexes (TVR) in spasticity. *Brain Research*, *2*(2), 201–203. doi:10.1016/0006-8993(66)90029-1
- Haggard, P., & Wolpert, D. M. (2005). Disorders of Body Scheme. In H. Freund, M. Jeannerod, M. Hallett, & R. Leiguarda (Eds.), *Higher-order motor disorders* (pp. 261–271). New York, USA: Oxford University Press.
- Hagura, N., Oouchida, Y., Aramaki, Y., Okada, T., Matsumura, M., Sadato, N., & Naito, E. (2009). Visuokinesthetic perception of hand movement is mediated by cerebro-cerebellar interaction between the left cerebellum and right parietal cortex. *Cerebral Cortex*, *19*(1), 176–186. doi:10.1093/cercor/bhn068
- Hagura, N., Takeji, T., Hirose, S., Aramaki, Y., Matsumura, M., Sadato, N., & Naito, E. (2007). Activity in the posterior parietal cortex mediates visual dominance over kinesthesia. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *27*(26), 7047–7053. doi:10.1523/JNEUROSCI.0970-07.2007
- Hakuta, N., Izumizaki, M., Kigawa, K., Murai, N., Atsumi, T., & Homma, I. (2014). Proprioceptive illusions created by vibration of one arm are altered by vibrating the other arm. *Experimental Brain Research*, *232*(7), 2197–2206. doi:10.1007/s00221-014-3911-3
- Hall, L. A., & McCloskey, D. I. (1983). Detections of movements imposed on finger, elbow and shoulder joints. *Journal of Physiology*, *335*(1), 519–533. doi:10.1113/jphysiol.1983.sp014548
- Hay, J. C., Pick, H. L., & Ikeda, K. (1965). Visual capture produced by prism spectacles. *Psychonomic Science*, *2*(1-12), 215–216. doi:10.3758/BF03343413 Print ISSN
- Head, H., & Holmes, G. (1911). Sensory disturbances from cerebeal lesions. *Brain*, *34*, 102–254.
- Heilbrun, A., & Friedberg, L. (1990). Distorted body image in normal college women: possible implications for the development of Anorexia Nervosa. *Journal of Clinical Psychology*, *46*(4), 398–401. doi:10.1002/1097-4679(199007)46:4%3C398::aid-jclp2270460404%3E3.0.co;2-5
- Held, R., Dichgans, J., & Bauer, J. (1975). Characteristics of moving visual scenes influencing spatial orientation. *Vision Research*, *15*(3), 357–365. doi:10.1016/0042-6989(75)90083-8
- Hesslow, G. (2002). Conscious thought as simulation of behaviour and perception. *Trends in Cognitive Sciences*, *6*(6), 242–247. doi:10.1016/s1364-6613(02)01913-7

- Hirtz, P., & Starosta, W. (2002). Sensitive and critical periods of motor co-ordination development and its relation to motor learning. *Journal of Human Kinetics*, 7, 19–28.
- Holmes, N., Crozier, G., & Spence, C. (2004). When mirrors lie: “Visual capture” of arm position impairs reaching performance. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 4(2), 193–200. doi:10.3758/CABN.4.2.193
- Holmes, N. P., Snijders, H. J., & Spence, C. (2006). Reaching with alien limbs: visual exposure to prosthetic hands in a mirror biases proprioception without accompanying illusions of ownership. *Perception & Psychophysics*, 68(4), 685–701. doi:10.3758/BF03208768
- Holmes, N. P., & Spence, C. (2004). The body schema and multisensory representation(s) of peripersonal space. *Cognitive Processing*, 5(2), 94–105. doi:10.1007/s10339-004-0013-3
- Holmes, N., & Spence, C. (2005). Visual bias of unseen hand position with a mirror: spatial and temporal factors. *Experimental Brain Research*, 166(3-4), 489–497. doi:10.1007/s00221-005-2389-4
- Hudson, J. I., Hiripi, E., Pope, H. G., & Kessler, R. C. (2007). The prevalence and correlates of eating disorders in the National Comorbidity Survey Replication. *Biological Psychiatry*, 61(3), 348–358. doi:10.1016/j.biopsych.2006.03.040
- Hwang, E. J., & Schadmehr, R. (2005). Internal Models of limb Dynamics and the Encoding of Limb State. *Journal of Neural Engineering*, 2(3), 266–278. doi:10.1088/1741-2560/2/3/S09
- Hyvärinen, J. (1981). Regional distribution of functions in parietal association area 7 of the monkey. *Brain Research*, 206(2), 287–303. doi:10.1016/0006-8993(81)90533-3
- Hyvärinen, J., & Poranen, A. (1974). Function of the parietal associative area 7 as revealed from cellular discharges in alert monkeys. *Brain*, 97(4), 673–692. doi:10.1093/brain/97.1.673
- Hyvärinen, J., & Shelepin, Y. (1979). Distribution of visual and somatic functions in the parietal associative area 7 of the monkey. *Brain Research*, 169(3), 561–564. doi:10.1016/0006-8993(79)90404-9
- Imamizu, H., Miyauchi, S., Tamada, T., Sasaki, Y., Takino, R., Pütz, B., ... Kawato, M. (2000). Human cerebellar activity reflecting an acquired internal model of a new tool. *Nature*, 403(6766), 192–195. doi:10.1038/35003194
- Ivanenko, Y. P., Dominici, N., Daprati, E., Nico, D., Cappellini, G., & Lacquaniti, F. (2011). Locomotor body scheme. *Human Movement Science*, 30(2), 341–351. doi:10.1016/j.humov.2010.04.001
- Ivanenko, Y. P., Wright, W. G., Gurfinkel, V. S., Horak, F., & Cordo, P. (2006). Interaction of involuntary post-contraction activity with locomotor movements. *Experimental Brain Research*, 169(2), 255–260. doi:10.1007/s00221-005-0324-3
- Izumizaki, M., Tsuge, M., Akai, L., Proske, U., & Homma, I. (2010). The illusion of changed position and movement from vibrating one arm is altered by vision or movement of the other arm. *The Journal of Physiology*, 588(15), 2789–2800. doi:10.1113/jphysiol.2010.192336
- James, W. (1890). The consciousness of self. In W. James (Ed.), *The Principles of Psychology* (p. 292). New York, USA: Henry Holt and company.
- Jansen, J. K. S., & Matthews, P. B. C. (1962). The central control of the dynamic response of muscle spindle receptors. *Journal of Physiology*, 161(2), 357–378.

- Jeannerod, M. (2006). *Motor Cognition What Actions Tell the Self*. Oxford: Oxford University Press.
- Jensen, R. K., Doucet, S., & Treitz, T. (1996). Changes in segment mass and mass distribution during pregnancy. *Journal of Biomechanics*, *29*(2), 251–256. doi:10.1016/0021-9290(95)00042-9
- Johansson, G. (1973). Visual perception of biological motion and a model for its analysis. *Perception & Psychophysics*, *14*(2), 1–2. doi:10.3758/BF03212378
- Johansson, R. S., & Vallbo, A. B. (1979). Tactile sensibility in the human hand: relative and absolute densities of four types of mechanoreceptive units in glabrous skin. *Journal of Physiology*, *286*(1), 283–300. doi:10.1113/jphysiol.1979.sp012619
- Kadunce, D. C., Vaughan, J. W., Wallace, M. T., Benedek, G., & Stein, B. E. (1997). Mechanisms of within- and cross-modality suppression in the superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, *78*(6), 2834–2847.
- Kamarkar, A., & Lieberman, I. (2006). Mirror box therapy for complex pain syndrome. *Anaesthesia*, *61*(4), 412–413. doi:10.1111/j.1365-2044.2006.04605.x
- Kammers, M., de Vignemont, F., Verhagen, L., & Dijkerman, H. (2009). The rubber hand illusion in action. *Neuropsychologia*, *47*(1), 204–211. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2008.07.028
- Kavounoudias, A., Roll, J. P., Anton, J. L., Nazarian, B., Roth, M., & Roll, R. (2008). Proprio-tactile integration for kinesthetic perception: an fMRI study. *Neuropsychologia*, *46*(2), 567–575. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2007.10.002
- Kavounoudias, A., Roll, R., & Roll, J. P. (1998). The plantar sole is a “dynamometric map” for human balance control. *Neuroreport*, *9*(14), 3247–3252. doi:10.1097/00001756-199810050-00021
- Keizer, A., Smeets, M. A. M., Dijkerman, H. C., Uzunbajakau, S. A., van Elburg, A., & Postma, A. (2013). Too fat to fit through the door: First evidence for disturbed body-scaled action in anorexia nervosa during locomotion. *PloS One*, *8*(5), e64602. doi:10.1371/journal.pone.0064602
- Keizer, A., Smeets, M. A. M., Dijkerman, H. C., van den Hout, M., Klugkist, I., van Elburg, A., & Postma, A. (2011). Tactile body image disturbance in anorexia nervosa. *Psychiatry Research*, *190*(1), 115–120. doi:10.1016/j.psychres.2011.04.031
- Keizer, A., Smeets, M. A. M., Dijkerman, H. C., van Elburg, A., & Postma, A. (2012). Aberrant somatosensory perception in Anorexia Nervosa. *Psychiatry Research*, *200*(2-3), 530–537. doi:10.1016/j.psychres.2012.05.001
- Keizer, A., Smeets, M. A. M., Postma, A., van Elburg, A., & Dijkerman, H. C. (2014). Does the experience of ownership over a rubber hand change body size perception in anorexia nervosa patients? *Neuropsychologia*, *62*, 26–37. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2014.07.003
- Kelso, S. J. A., Holt, K. G., & Flatt, A. E. (1980). The role of proprioception in the perception and control of human movement: Toward a theoretical reassessment. *Perception & Psychophysics*, *28*(1), 45–52. doi:10.3758/bf03204314
- Kelso, S., Southard, D. L., & Goodman, D. (1979). On the coordination of the two-handed movements. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *5*(2), 229–238. doi:10.1037/0096-1523.5.2.229

- Kennerley, S. W., Diedrichsen, J., Hazeltine, E., Semjen, A., & Ivry, R. B. (2002). Callosotomy patients exhibit temporal uncoupling during continuous bimanual movements. *Nature Neuroscience*, *5*(4), 376–381. doi:10.1038/nn822
- Kennett, S., Taylor-Clarke, M., & Haggard, P. (2001). Noninformative vision improves the spatial resolution of touch in humans. *Current Biology*, *11*(15), 1188–1191. doi:10.1016/S0960-9822(01)00327-X
- Kessler, K., & Thomson, L. A. (2010). The embodied nature of spatial perspective taking: embodied transformation versus sensorimotor interference. *Cognition*, *114*(1), 72–88. doi:10.1016/j.cognition.2009.08.015
- Koceja, D. M., & Kamen, G. (1992). Contralateral influences on triceps surae motoneuron excitability. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *85*(3), 177–182. doi:10.1016/0168-5597(92)90130-4
- Koch, G., Ruge, D., Cheeran, B., Fernandez Del Olmo, M., Pecchioli, C., Marconi, B., ... Rothwell, J. C. (2009). TMS activation of interhemispheric pathways between the posterior parietal cortex and the contralateral motor cortex. *The Journal of Physiology*, *587*(17), 4281–4292. doi:10.1113/jphysiol.2009.174086
- Kuehn, E., Havas, J. De, Silkoset, E., Gomi, H., & Haggard, P. (2015). On the bimanual integration of proprioceptive information. *Experimental Brain Research*, *233*(4), 1273–1288. doi:10.1007/s00221-015-4205-0
- Kurtzer, I., Herter, T. M., & Scott, S. H. (2005). Random change in cortical load representation suggests distinct control of posture and movement. *Nature Neuroscience*, *8*(4), 498–504. doi:10.1038/nn1420
- Lackner, J. R. (1988). Some proprioceptive influences on the perceptual representation of body shape and orientation. *Brain*, *111*(2), 281–297. doi:10.1093/brain/111.2.281
- Lackner, J. R. (1992). Spatial orientation in weightless environments. *Perception*, *21*(6), 803–812. doi:10.1068/p210803
- Lackner, J. R., & Taublieb, A. B. (1984). Influence of vision on vibration-induced illusions of limb movement. *Experimental Neurology*, *85*(1), 97–106. doi:10.1016/0014-4886(84)90164-x
- Lafargue, G., & Franck, N. (2009). Effort awareness and sense of volition in schizophrenia. *Consciousness and Cognition*, *18*(1), 277–289. doi:10.1016/j.concog.2008.05.004
- Lang, W., Petit, L., Hollinger, P., Pietrzyk, U., Tzourio, N., Mazoyer, B., & Berthoz, A. (1994). A positron emission tomography study of oculomotor imagery. *Neuroreport*, *5*(8), 921–924. doi:10.1097/00001756-199404000-00017
- Leinonen, L., Hyvarinen, J., Nyman, G., & Linnankoski, I. (1979). I. Functional properties of neurons in lateral part of associative area 7 in awake monkeys. *Experimental Brain Research*, *34*(2), 299–320. doi:10.1007/bf00235675
- Leinonen, L., & Nyman, G. (1979). II. Functional properties of cells in anterolateral part of area 7 associative face area of awake monkeys. *Experimental Brain Research*, *34*(2), 321–333. doi:10.1007/bf00235676
- Léonard, T. (2007). Thérapies comportementales et cognitives de l'anorexie mentale. *Nutrition Clinique et Métabolisme*, *21*(4), 172–178. doi:10.1016/j.nupar.2007.10.005

- Libet, B., Gleason, C. a, Wright, E. W., & Pearl, D. K. (1983). Time of conscious intention to act in relation to onset of cerebral activity (readiness-potential). The unconscious initiation of a freely voluntary act. *Brain*, *106*(3), 623–642. doi:10.1093/brain/106.3.623
- Liu, X., Ingram, H. A., Palace, J. A., & Miall, R. C. (1999). Dissociation of “on-line” and “off-line” visuomotor control of the arm by focal lesions in the cerebellum and brainstem. *Neuroscience Letters*, *264*(1-3), 121–124. doi:10.1016/S0304-3940(99)00165-2
- Liu, X., Robertson, E., & Miall, R. C. (2003). Neuronal activity related to the visual representation of arm movements in the lateral cerebellar cortex. *Journal of Neurophysiology*, *89*(3), 1223–1237. doi:10.1152/jn.00817.2002
- Lloyd, D., Morrison, I., & Roberts, N. (2006). Role for human posterior parietal cortex in visual processing of aversive objects in peripersonal space. *Journal of Neurophysiology*, *95*(1), 205–214. doi:10.1152/jn.00614.2005
- Longo, M. R. (2015). Implicit and Explicit Body Representations. *European Psychologist*, *20*(1), 6–15. doi:10.1027/1016-9040/a000198
- Longo, M. R., Azañón, E., & Haggard, P. (2010). More than skin deep: body representation beyond primary somatosensory cortex. *Neuropsychologia*, *48*(3), 655–668. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2009.08.022
- Lopez, C., Halje, P., & Blanke, O. (2008). Body ownership and embodiment: Vestibular and multisensory mechanisms. *Neurophysiologie Clinique*, *38*(3), 149–161. doi:10.1016/j.neucli.2007.12.006
- Lopez, C., Lenggenhager, B., & Blanke, O. (2010). How vestibular stimulation interacts with illusory hand ownership. *Consciousness and Cognition*, *19*(1), 33–47. doi:10.1016/j.concog.2009.12.003
- Lopez, C., Schreyer, H.-M., Preuss, N., & Mast, F. W. (2012). Vestibular stimulation modifies the body schema. *Neuropsychologia*, *50*(8), 1830–1837. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2012.04.008
- Lotze, M., & Halsband, U. (2006). Motor imagery. *Journal of Physiology-Paris*, *99*(4), 386–395. doi:10.1016/j.jphysparis.2006.03.012
- Luyat, M. (2014). Les apports de la psychologie cognitive et de la neuropsychologie dans la compréhension de l’anorexie mentale. *Journal de Thérapie Comportementale et Cognitive*, *24*(3), 114–121. doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.jtcc.2014.06.002
- Macefield, G., Gandevia, S. C., & Burke, D. (1990). Perceptual responses to microstimulation of single afferents innervating joints, muscles and skin of the human hand. *Journal of Physiology*, *429*(1), 113–129. doi:10.1113/jphysiol.1990.sp018247
- Mackay, D. (1966). Cerebral Organization and the Conscious Control of Action. In J. C. Eccles (Ed.), *Brain and Conscious Experience* (pp. 422–445). New York, USA: Springer Berlin Heidelberg.
- MacLachlan, M., McDonald, D., & Waloch, J. (2004). Mirror treatment of lower limb phantom pain: a case study. *Disability and Rehabilitation*, *26*(14-15), 901–904. doi:10.1080/09638280410001708913
- Madsen, S. K., Bohon, C., & Feusner, J. D. (2013). Visual processing in anorexia nervosa and body dysmorphic disorder: Similarities, differences, and future research directions. *Journal of Psychiatric Research*, *47*(10), 1483–91. doi:10.1016/j.jpsychires.2013.06.003

- Maggia, G., & Bianchi, B. (1998). Differential hemispheric involvement in anorexia nervosa. *Eating and Weight Disorders*, 3(3), 100–109.
- Makin, T. R., Holmes, N. P., & Zohary, E. (2007). Is that near my hand? Multisensory representation of peripersonal space in human intraparietal sulcus. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 27(4), 731–740. doi:10.1523/JNEUROSCI.3653-06.2007
- Maravita, A., Spence, C., & Driver, J. (2003). Multisensory integration and the body schema: close to hand and within reach. *Current Biology*, 13(13), R531–R539. doi:10.1016/S0960-9822(03)00449-4
- Marco, J. H., Perpiñá, C., & Botella, C. (2013). Effectiveness of cognitive behavioral therapy supported by virtual reality in the treatment of body image in eating disorders: one year follow-up. *Psychiatry Research*, 209(3), 619–625. doi:10.1016/j.psychres.2013.02.023
- Mars, F., Honoré, J., Richard, C., & Coquery, J. (1998). Effect of an illusory orientation of the head on straight-ahead pointing movements. *Current Psychology of Cognition*, 17, 749–762.
- Matthews, P. B. C., & Stein, R. B. (1969). The sensitivity of muscle spindle afferents to small sinusoidal changes of length. *Journal of Physiology*, 200(3), 723–743.
- Mayston, M. J., Harrison, L. M., & Stephens, J. A. (1999). A neurophysiological study of mirror movements in adults and children. *Annals of Neurology*, 45(5), 583–594. doi:10.1002/1531-8249(199905)45:5<583::AID-ANA6>3.0.CO;2-W
- McCabe, C., Haigh, R. C., Halligan, P. W., & Blake, D. R. (2005). Simulating sensory-motor incongruence in healthy volunteers: Implications for a cortical model of pain. *Rheumatology*, 44(4), 509–516. doi:10.1093/rheumatology/keh529
- McCabe, C. S., Haigh, R. C., & Blake, D. R. (2008). Mirror visual feedback for the treatment of complex regional pain syndrome (type 1). *Current Pain and Headache Reports*, 12(2), 103–107. doi:10.1007/s11916-008-0020-7
- McCabe, C. S., Haigh, R. C., Ring, E. F. J., Halligan, P. W., Wall, P. D., & Blake, D. R. (2003). A controlled pilot study of the utility of mirror visual feedback in the treatment of complex regional pain syndrome (type 1). *Rheumatology*, 42(1), 97–101. doi:10.1093/rheumatology/keg041
- McCloskey, D. I. (1973). Differences between the senses of movement and position shown by the effects of loading and vibration of muscles in man. *Brain Research*, 61, 119–131. doi:10.1016/0006-8993(73)90521-0
- Melzack, R. (1990). Phantom limbs and the concept of a neuromatrix. *Viewpoint*, 13(3), 88–92. doi:10.1016/0166-2236(90)90179-e
- Mercier, C., & Sirigu, A. (2009). Training with virtual visual feedback to alleviate phantom limb pain. *Neurorehabilitation and Neural Repair*, 23(6), 587–594. doi:10.1177/1545968308328717
- Meredith, M. A., Nemitz, J. W., & Stein, B. E. (1987). Determinants of multisensory integration in superior colliculus neurons. I. Temporal factors. *The Journal of Neuroscience*, 7(10), 3215–29.
- Meredith, M. A., & Stein, B. E. (1986a). Spatial factors determine the activity of multisensory neurons in cat superior colliculus. *Brain Research*, 365(2), 350–354. doi:10.1016/0006-8993(86)91648-3

- Meredith, M. A., & Stein, B. E. (1986b). Visual, auditory, and somatosensory convergence on cells in superior colliculus results in multisensory integration. *Journal of Neurophysiology*, *56*(3), 640–662. doi:10.1007/bf02259139
- Meredith, M. A., & Stein, B. E. (1996). Spatial determinants of multisensory integration in cat superior colliculus neurons. *Journal of Neurophysiology*, *75*(5), 1843–1857.
- Metral, M., Blettery, B., Bresciani, J.-P., Luyat, M., & Guerraz, M. (2013). Trying to move your unseen static arm modulates visually-evoked kinesthetic illusion. *PLoS ONE*, *8*(11), e80360. doi:10.1371/journal.pone.0080360
- Metral, M., Chancel, M., Brun, C., Luyat, M., Kavounoudias, A., & Guerraz, M. (2015). Kinaesthetic mirror illusions and spatial congruence. *Experimental Brain Research*, *233*(5), 1463–1470. doi:DOI 10.1007/s00221-015-4220-1
- Metral, M., Guardia, D., Bauwens, I., Guerraz, M., Lafargue, G., Cottencin, O., & Luyat, M. (2014). Painfully thin but locked inside a fatter body: abnormalities in both anticipation and execution of action in anorexia nervosa. *BMC Research Notes*, *7*(1), 707. doi:10.1186/1756-0500-7-707
- Metral, M., Guinot, M., Bresciani, J.-P., Luyat, M., Roulin, J.-L., & Guerraz, M. (2014). Bimanual coordination with three hands: Is the mirror hand of any help? *Neuropsychologia*, *52*, 11–18. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2013.10.027
- Meyer, S. (2013). Le corps...parlons-en! Retrieved January 1, 2013, from En ligne : <http://association-lanotebleue.fr/corps-anorexie-boulimie/>
- Mezzarane, R. A., Kohn, A. F., Couto-Roldan, E., Martinez, L., Flores, A., & Manjarrez, E. (2012). Absence of effects of contralateral group I muscle afferents on presynaptic inhibition of Ia terminals in humans and cats. *Journal of Neurophysiology*, *108*(4), 1176–1185. doi:10.1152/jn.00831.2011
- Michielsen, M. E., Smits, M., Ribbers, G. M., Stam, H. J., van der Geest, J. N., Bussmann, J. B. J., & Selles, R. W. (2011). The neuronal correlates of mirror therapy: an fMRI study on mirror induced visual illusions in patients with stroke. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, *82*(4), 393–398. doi:10.1136/jnnp.2009.194134
- Mima, T., Sadato, N., Yazawa, S., Hanakawa, T., Fukuyama, H., Yonekura, Y., & Shibasaki, H. (1999). Brain structures related to active and passive finger movements in man. *Brain: A Journal of Neurology*, *122*(1), 1989–1997. doi:10.1093/brain/122.10.1989
- Mohr, H. M., Zimmermann, J., Röder, C., Lenz, C., Overbeck, G., & Grabhorn, R. (2010). Separating two components of body image in anorexia nervosa using fMRI. *Psychological Medicine*, *40*(9), 1519–1529. doi:10.1017/S0033291709991826
- Mon-Williams, M., R. Tresilian, J., & Wann, J. P. (1999). Perceiving limb position in normal and abnormal control: An equilibrium point perspective. *Human Movement Science*, *18*(2-3), 397–419. doi:10.1016/S0167-9457(99)00016-0
- Mon-Williams, M., Wann, J. P., Jenkinson, M., & Rushton, K. (1997). Synaesthesia in the normal limb. *Proceedings. Biological Sciences*, *264*(1384), 1007–1010. doi:10.1098/rspb.1997.0139
- Morasso, P., Casadio, M., Mohan, V., Rea, F., & Zenzeri, J. (2015). Revisiting the Body-Schema Concept in the Context of Whole-Body Postural-Focal Dynamics. *Frontiers in Human Neuroscience*, *9*, 1–16. doi:10.3389/fnhum.2015.00083

- Morgado, N., Muller, D., Gentaz, E., & Palluel-Germain, R. (2011). Close to me? The influence of affective closeness on space perception. *Perception, 40*(7), 877–879. doi:10.1068/p6830
- Moseley, G. L., Gallace, A., & Spence, C. (2008). Is mirror therapy all it is cracked up to be? Current evidence and future directions. *Pain, 138*(1), 7–10. doi:10.1016/j.pain.2008.06.026
- Mountcastle, V. B., Lynch, J. C., Georgopoulos, A., Sakata, H., & Acuna, C. (1975). Posterior parietal association cortex of the monkey: command functions for operations within extrapersonal space. *Journal of Neurophysiology, 38*(4), 871–908.
- Mountcastle, V. B., & Powell, T. P. (1959). Central nervous mechanisms subserving position sense and kinesthesia. *Bulletin of the Johns Hopkins Hospital, 105*, 173–200.
- Mukamel, R., Ekstrom, A. D., Kaplan, J., Iacoboni, M., & Fried, I. (2010). Single-Neuron Responses in Humans during Execution and Observation of Actions. *Current Biology, 20*(8), 750–756. doi:10.1016/j.cub.2010.02.045
- Murkoff, H., & Mazel, S. (2008). *What to Expect When You're Expecting (4th Edition)*. New York, USA: Workman Publishing Company.
- Naito, E., Ehrsson, H. H., Geyer, S., Zilles, K., & Roland, P. E. (1999). Illusory arm movements activate cortical motor areas: a positron emission tomography study. *The Journal of Neuroscience, 19*(14), 6134–6144.
- Naito, E., Kochiyama, T., Kitada, R., Nakamura, S., Matsumura, M., Yonekura, Y., & Sadato, N. (2002). Internally simulated movement sensations during motor imagery activate cortical motor areas and the cerebellum. *The Journal of Neuroscience, 22*(9), 3683–3691. doi:20026282
- Naito, E., Roland, P. E., Grefkes, C., Choi, H. J., Eickhoff, S., Geyer, S., ... Ehrsson, H. H. (2005). Dominance of the right hemisphere and role of area 2 in human kinesthesia. *Journal of Neurophysiology, 93*(2), 1020–1034. doi:10.1152/jn.00637.2004
- Nandrino, J.-L., Antoine, P., Chauveau, C., Doba, K., Ferran, A., Grimaldi, M.-A., ... Viltart, O. (2015). *L'anorexie mentale*. Paris: Dunod.
- Navon, D. (1977). Forest before trees: The precedence of global features in visual perception. *Cognitive Psychology, 9*(3), 353–383. doi:10.1016/0010-0285(77)90012-3
- Nico, E., Daprati, E., Nighoghossian, N., Carrier, E., Duhamel, J.-R., & Sirigu, A. (2010). The role of the right parietal lobe in anorexia nervosa. *Psychological Medicine, 40*(9), 1531–1539. doi:10.1017/S0033291709991851
- Normand, J.-M., Giannopoulos, E., Spanlang, B., & Slater, M. (2011). Multisensory stimulation can induce an illusion of larger belly size in immersive virtual reality. *PloS One, 6*(1), e16128. doi:10.1371/journal.pone.0016128
- Paillard, J. (1991). Motor and representation framing of space. In J. Paillard (Ed.), *Brain and Space* (Vol. 182, pp. 147–162). Oxford, England: Oxford University Press. Retrieved from <http://jacquespaillard.apinc.org/pdf/207-framing-of-space-91.pdf>
- Paillard, J. (1999). Body schema and body image - A double dissociation in deafferented patients. In G. Gantchev, S. Mori, & J. Massion (Eds.), *Motor Control, Today and Tomorrow* (pp. 198–213). Sofia, Bulgaria: Marin Drinov Academic Publishing House.

- Paillard, J., & Brouchon, M. (1968). Active and passive movements in the calibration of position sense. In *The neuropsychology of spatially oriented behavior* (Vol. 11, pp. 37–56). Homewood, USA: Dorsey Press.
- Parsons, L. M. (1994). Temporal and kinematic properties of motor behavior reflected in mentally simulated action. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 20(4), 709–730. doi:10.1037/0096-1523.20.4.709
- Pasalar, S., Ro, T., & Beauchamp, M. S. (2010). TMS of posterior parietal cortex disrupts visual tactile multisensory integration. *European Journal of Neuroscience*, 31(10), 1783–1790. doi:10.1111/j.1460-9568.2010.07193.x
- Pavani, F., Spence, C., & Driver, J. (2000). Visual capture of touch: out-of-the-body experiences with rubber gloves. *Psychological Science : A Journal of the American Psychological Society*, 11(5), 353–359. doi:10.1111/1467-9280.00270
- Pellijeff, A., Bonilha, L., Morgan, P. S., McKenzie, K., & Jackson, S. R. (2006). Parietal updating of limb posture: an event-related fMRI study. *Neuropsychologia*, 44(13), 2685–2690. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2006.01.009
- Perpina, C., Botella, C., & Ban, R. M. (2003). Virtual reality in eating disorders. *European Eating Disorders Review*, 11(3), 261–278. doi:10.1002/erv.520
- Perroud, A. (2009). *Faire face à l'anorexie - Une démarche efficace pour guérir*. Paris: Retz.
- Peters, M. (1981). Attentional asymmetries during concurrent bimanual performance. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, 33(1), 95–103. doi:10.1080/14640748108400772
- Petkova, V. I., & Ehrsson, H. H. (2008). If I were you: Perceptual illusion of body swapping. *PLoS ONE*, 3(12), e3832. doi:10.1371/journal.pone.0003832
- Phillips, K., Didie, E. R., Feusner, J., & Wilhelm, S. (2008). Body dysmorphic disorder: treating an underrecognized disorder. *The American Journal of Psychiatry*, 165(9), 1111–1118. doi:10.1176/appi.ajp.2008.08040500
- Plooy, A., Tresilian, J. R., Mon-Williams, M., & Wann, J. P. (1998). The contribution of vision and proprioception to judgements of finger proximity. *Experimental Brain Research*, 118(3), 415–420. doi:10.1007/s002210050295
- Poeck, K., & Orgass, B. (1971). The concept of the body schema: A critical review and some experimental results. *Cortex*, 7(3), 254–277. doi:10.1016/S0010-9452(71)80005-9
- Porro, C. A., Francescato, M. P., Cettolo, V., Diamond, M. E., Baraldi, P., Zuiani, C., ... di Prampero, P. E. (1996). Primary motor and sensory cortex activation during motor performance and motor imagery: a functional magnetic resonance imaging study. *The Journal of Neuroscience*, 16(23), 7688–7698. doi:8922425
- Praamstra, P., Torney, L., Rawle, C. J., & Miall, R. C. (2011). Misconceptions about mirror-induced motor cortex activation. *Cerebral Cortex*, 21(8), 1935–1940. doi:10.1093/cercor/bhq270
- Prochazka, A., & Gorassini, M. (1998). Models of ensemble firing of muscle spindle afferents recorded during normal locomotion in cats. *Journal of Physiology*, 507(1), 277–291. doi:10.1111/j.1469-7793.1998.277bu.x

- Proske, U. (2015). The role of muscle proprioceptors in human limb position sense: a hypothesis. *Journal of Anatomy*, 227, 178–183. doi:10.1111/joa.12289
- Proske, U., & Gandevia, S. C. (2009). The kinaesthetic senses. *The Journal of Physiology*, 587(17), 4139–4146. doi:10.1113/jphysiol.2009.175372
- Proske, U., & Gandevia, S. C. (2012). The proprioceptive senses: their roles in signaling body shape, body position and movement, and muscle force. *Physiological Reviews*, 92(4), 1651–1697. doi:10.1152/physrev.00048.2011
- Purves, D., Augustine, G. J., Fitzpatrick, D., Hall, W. C., LaMantia, A.-S., McNamara, J. O., & White, L. E. (2011). Le système vestibulaire. In *Neuroscience* (pp. 343–362). Bruxelles: De Boeck.
- Radovanovic, S., Korotkov, A., Ljubisavljevic, M., Lyskov, E., Thunberg, J., Kataeva, G., ... Johansson, H. (2002). Comparison of brain activity during different types of proprioceptive inputs: a positron emission tomography study. *Experimental Brain Research*, 143(3), 276–285. doi:10.1007/s00221-001-0994-4
- Raffin, E. (2011). *Les mouvements de membre fantôme : relations entre perceptions motrices et neuro-anatomie fonctionnelle étudiée en IRM fonctionnelle*. Thèse de doctorat, Université Jean Monnet, Saint Etienne.
- Ramachandran, V., & Hirstein, W. (1998). The perception of phantom limbs The D. O. Hebb lecture. *Brain*, 121(9), 1603–1630. doi:10.1093/brain/121.9.1603
- Ramachandran, V. S., & Altschuler, E. L. (2009). The use of visual feedback, in particular mirror visual feedback, in restoring brain function. *Brain*, 132(7), 1693–1710. doi:10.1093/brain/awp135
- Ramachandran, V. S., Rogers-Ramachandran, D., & Cobb, S. (1995). Touching the phantom limb. *Nature*, 377(6549), 489–490. doi:10.1097/MRR.0b013e328336388d
- Refshauge, K. M., & Fitzpatrick, R. C. (1995). Perception of movement at the human ankle: effects of leg position. *The Journal of Physiology*, 488(1), 243–248. doi:10.1113/jphysiol.1995.sp020962
- Reichenbach, A., Thielscher, A., Peer, A., Bühlhoff, H. H., & Bresciani, J.-P. (2009). Seeing the hand while reaching speeds up on-line responses to a sudden change in target position. *The Journal of Physiology*, 587(19), 4605–4616.
- Reynolds, R. F., & Day, B. L. (2012). Direct visuomotor mapping for fast visually-evoked arm movements. *Neuropsychologia*, 50(14), 3169–3173. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2012.10.006
- Riva, G. (2012). Neuroscience and eating disorders: the allocentric lock hypothesis. *Medical Hypotheses*, 78(2), 254–257. doi:10.1016/j.mehy.2011.10.039
- Riva, G., & Gaudio, S. (2012). Allocentric lock in anorexia nervosa : New evidences from neuroimaging studies. *Medical Hypothesis*, 79(1), 113–117. doi:10.1016/j.mehy.2012.03.036
- Riva, G., Morganti, F., & Villamira, M. (2004). Immersive Virtual Telepresence: virtual reality meets eHealth. *Studies in Health Technology and Informatics*, 99, 255–262.
- Rizzolatti, G., Fabbri-destro, M., & Cattaneo, L. (2009). Mirror neurons and their clinical relevance. *Neurology*, 5(1), 24–34. doi:10.1038/ncpneuro

- Rizzolatti, G., Scandolara, C., Gentilucci, M., & Camarda, R. (1981). Response properties and behavioral modulation of “mouth” neurons of the postarcuate cortex (area 6) in macaque monkeys. *Brain Research*, 225(2), 421–424. doi:http://dx.doi.org/10.1016/0006-8993(81)90847-7
- Rizzolatti, G., Scandolara, C., Matelli, M., & Gentilucci, M. (1981). Afferent properties of periarculate neurons in macaque monkeys. II. Visual responses. *Behavioural Brain Research*, 2(2), 147–163.
- Rizzolatti, G., & Sinigaglia, C. (2008). *Les neurones miroirs*. Paris: Odile Jacob Sciences.
- Robinson, C. J., & Burton, H. (1980a). Organization of somatosensory receptive fields in cortical areas 7b, retroinsula, postauditory and granular insula of M. fascicularis. *The Journal of Comparative Neurology*, 192(1), 69–92. doi:10.1002/cne.901920105
- Robinson, C. J., & Burton, H. (1980b). Somatic submodality distribution within the second somatosensory (SII), 7b, retroinsular, postauditory, and granular insular cortical areas of M. fascicularis. *The Journal of Comparative Neurology*, 192(1), 93–108. doi:10.1002/cne.901920106
- Robinson, D. L., Goldberg, M. E., & Stanton, G. B. (1978). Parietal association cortex in the primate: sensory mechanisms and behavioral modulations. *Journal of Neurophysiology*, 41(4), 910–932.
- Rochat, P. (1998). Self Perception and Action in Infancy. *Experimental Brain Research*, 123, 102–109.
- Roll, J. (2003). Physiologie de la kinesthèse La proprioception musculaire : sixième sens ou sens premier ? *Intellectica*, 36, 49–66.
- Roll, J. P., & Vedel, J. P. (1982). Kinaesthetic role of muscle afferents in man, studied by tendon vibration and microneurography. *Experimental Brain Research*, 47(2), 177–190.
- Roll, J. P., Vedel, J. P., & Ribot, E. (1989). Alteration of proprioceptive messages induced by tendon vibration in man: a microneurographic study. *Experimental Brain Research*, 76(1), 213–222.
- Roll, J.-P. (1998). Les muscles organes de la perception. *Pour La Science*, 248, 92–99.
- Roll, J.-P., Albert, F., Thyron, C., Ribot-Ciscar, E., Bergenheim, M., & Mattei, B. (2009). Inducing any virtual two-dimensional movement in humans by applying muscle tendon vibration. *Journal of Neurophysiology*, 101(2), 816–823. doi:10.1152/jn.91075.2008
- Roll, R., Velay, J. L., & Roll, J. P. (1991). Eye and neck proprioceptive messages contribute to the spatial coding of retinal input in visually oriented activities. *Experimental Brain Research*, 85(2), 423–431. doi:10.1007/BF00229419
- Romaiguère, P., Anton, J. L., Roth, M., Casini, L., & Roll, J. P. (2003). Motor and parietal cortical areas both underlie kinaesthesia. *Cognitive Brain Research*, 16(1), 74–82. doi:10.1016/S0926-6410(02)00221-5
- Romano, D., Bottini, G., & Maravita, A. (2013). Perceptual effects of the mirror box training in normal subjects. *Restorative Neurology and Neuroscience*, 31(4), 373–86. doi:10.3233/RNN-120273
- Rosen, B., & Lundborg, G. (2005). Training with a mirror in rehabilitation of the hand. *Scandinavian Journal of Plastic and Reconstructive Surgery and Hand Surgery*, 39, 104–108.
- Roth, M., Decety, J., Raybaudi, M., Massarelli, R., Delon-Martin, C., Segebarth, C., ... Jeannerod, M. (1996). Possible involvement of primary motor cortex in mentally simulated movement: a functional magnetic resonance imaging study. *Neuroreport*, 7(7), 1280–1284.

- Rothgangel, A. S., Braun, S. M., Beurskens, A. J., Seitz, R. J., & Wade, D. T. (2011). The clinical aspects of mirror therapy in rehabilitation: a systematic review of the literature. *International Journal of Rehabilitation Research*, 34(1), 1–13. doi:10.1097/mrr.0b013e3283441e98
- Rothwell, J., Traub, M., Day, B., Obeso, J., Thomas, P., & Marsden, C. (1982). Manual Motor Performance in a Deafferented Man. *Brain*, 105(3), 515–542.
- Rousseau, A., Knotter, R.-M., Barbe, R.-M., Raich, R.-M., & Chabrol, H. (2005). Étude de validation de la version française du Body Shape Questionnaire. *L'Encéphale*, 31(2), 162–173. doi:10.1016/S0013-7006(05)82383-8
- Rousseau, A., Valls, M., & La Roque, S. (2012). Influences médiatiques et insatisfaction corporelle chez les étudiantes à l'université. *Journal de Thérapie Comportementale et Cognitive*, 22(2), 53–59. doi:10.1016/j.jtcc.2012.03.003
- Roux, H., Chapelon, E., & Godart, N. (2013). Epidemiology of anorexia nervosa: a review. *L'Encéphale*, 39(2), 85–93. doi:10.1016/j.encep.2012.06.001
- Ruggieri, V., Milizia, M., & Romano, M. F. (1979). Effects of body image on tactile sensitivity to a tickle: a study of pregnancy. *Perceptual and Motor Skills*, 49(2), 555–563. doi:10.2466/pms.1979.49.2.555
- Saggini, R., Iodice, P., Saggini, A., Scuderi, N., & Bellomo, R. G. (2012). Biomechanical modification and sense motor control of body posture after plastic surgery. *International Journal of Immunopathology and Pharmacology*, 25(1), 1–8.
- Sang, F. Y. P., Jáuregui-Renaud, K., Green, D. A., Bronstein, A. M., & Gresty, M. A. (2006). Depersonalisation/derealisation symptoms in vestibular disease. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, 77(6), 760–766. doi:10.1136/jnnp.2005.075473
- Schilder, P. (1935). *The image and appearance of the human body*. New York: International Universities Press.
- Schlegl, S., Quadflieg, N., Löwe, B., Cuntz, U., & Voderholzer, U. (2014). Specialized inpatient treatment of adult anorexia nervosa: effectiveness and clinical significance of changes. *BMC Psychiatry*, 14(1), 258–260. doi:10.1186/s12888-014-0258-z
- Schütz-Bosbach, S., Tausche, P., & Weiss, C. (2009). Roughness perception during the rubber hand illusion. *Brain and Cognition*, 70(1), 136–144. doi:10.1016/j.bandc.2009.01.006
- Schwoebel, J., & Coslett, H. B. (2005). Evidence for multiple, distinct representations of the human body. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17(4), 543–553. doi:10.1162/0898929053467587
- Scott, S. H., & Loeb, G. E. (1994). The Computation of Position Multiarticular Muscles Sense from Spindles in Mono- and Multiarticular Muscles. *The Journal of Neuroscience*, 14(12), 7529–7540.
- Senna, I., Maravita, A., Bolognini, N., & Parise, C. V. (2014). The Marble-Hand Illusion. *PloS One*, 9(3), e91688. doi:10.1371/journal.pone.0091688
- Sepúlveda, A. R., Botella, J., & León, J. A. (2001). Body-image disturbance in eating disorders : a meta-analysis. *Psicothema*, 13(1), 7–16.
- Sereno, M. I., & Huang, R.-S. (2006). A human parietal face area contains aligned head-centered visual and tactile maps. *Nature Neuroscience*, 9(10), 1337–1343. doi:10.1038/nn1777

- Serino, S., Pedroli, E., Keizer, A., Triberti, S., Dakanalis, A., Pallavicini, F., ... Riva, G. (2015). Virtual reality body swapping: A tool for modifying the allocentric memory of the body. *Cyberpsychology, Behavior, and Social Networking*. doi:10.1089/cyber.2015.0229
- Serpell, L., Serpell, L., Treasure, J., Teasdale, J., & Sullivan, V. (1999). Anorexia : Friend or foe ? *International Journal of Eating Disorders*, 25(2), 177–186. doi:10.1002/(SICI)1098-108X(199903)25
- Sharma, N., Pomeroy, V. M., & Baron, J. C. (2006). Motor imagery: A backdoor to the motor system after stroke? *Stroke*, 37(7), 1941–1952. doi:10.1161/01.STR.0000226902.43357.fc
- Shenton, J. T., Schwoebel, J., & Coslett, H. B. (2004). Mental motor imagery and the body schema: Evidence for proprioceptive dominance. *Neuroscience Letters*, 370(1), 19–24. doi:10.1016/j.neulet.2004.07.053
- Shimojo, S., & Shams, L. (2001). Sensory modalities are not separate modalities: Plasticity and interactions. *Current Opinion in Neurobiology*, 11(4), 505–509. doi:10.1016/S0959-4388(00)00241-5
- Simon, S. A. (2009). Merging of the senses. *Frontiers in Neuroscience*, 2(1), 13–14. doi:10.3389/neuro.01.019.2008
- Sirigu, A., & Duhamel, J. R. (2001). Motor and visual imagery as two complementary but neurally dissociable mental processes. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 13(7), 910–919. doi:10.1162/089892901753165827
- Skoglund, S. (1956). Anatomical and physiological studies of knee joint innervation in the cat. *Acta Physiologica Scandinavica*, 36(124), 1–101.
- Skrzypek, S., Wehmeier, P. M., & Remschmidt, H. (2001). Body image assessment using body size estimation in recent studies on anorexia nervosa. A brief review. *European Child & Adolescent Psychiatry*, 10(4), 215–221. doi:10.1007/s007870170010
- Smeets, M., Smit, F., Panhuysen, G. E., & Ingleby, J. D. (1997). The influence of methodological differences on the outcome of body size estimation studies in anorexia nervosa. *The British Journal of Clinical Psychology*, 36(2), 263–277. doi:10.1111/j.2044-8260.1997.tb01412.x
- Smith, J. L., Crawford, M., Proske, U., Taylor, J. L., & Gandevia, S. C. (2009). Signals of motor command bias joint position sense in the presence of feedback from proprioceptors. *Journal of Applied Physiology*, 106(3), 950–958. doi:10.1152/jappphysiol.91365.2008.
- Spencer, R. M. C., Ivry, R. B., Cattaert, D., Semjen, A., & Rebecq, M. C. (2005). Bimanual Coordination During Rhythmic Movements in the Absence of Somatosensory Feedback. *Journal of Neurophysiology*, 94(4), 2901–2910. doi:10.1152/jn.00363.2005.
- Sperry, R. W. (1950). Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual inversion. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 43(6), 482–489.
- Stein, B., Calvert, G., & Spence, C. (2004). *Handbook of multisensory processing*. Cambridge, USA: MIT Press Cambridge.
- Stein, B. E., & Stanford, T. R. (2008). Multisensory integration: current issues from the perspective of the single neuron. *Nature Reviews. Neuroscience*, 9(4), 255–266. doi:10.1038/nrn2377

- Stein, B. E., Stanford, T. R., Ramachandran, R., Thomas, P., & Rowland, B. (2009). Challenges in Quantifying Multisensory Integration: Alternative Criteria, Models, and Inverse Effectiveness. *Experimental Brain Research*, *198*(2-3), 113–126. doi:10.1007/s00221-009-1880-8.Challenges
- Stein, B., & Meredith, M. A. (1993). *The merging of the senses*. Cambridge, USA: MIT Press.
- Stephan, K. M., Fink, G. R., Passingham, R. E., Silbersweig, D., Ceballos-Baumann, A. O., Frith, C. D., & Frackowiak, R. S. (1995). Functional anatomy of the mental representation of upper extremity movements in healthy subjects. *J Neurophysiol*, *73*(1), 373–386.
- Stice, E., & Shaw, H. E. (2002). Role of body dissatisfaction in the onset and maintenance of eating pathology: a synthesis of research findings. *Journal of Psychosomatic Research*, *53*(5), 985–993. doi:10.1016/s0022-3999(02)00488-9
- Stice, E., & Whitenton, K. (2002). Risk factors for body dissatisfaction in adolescent girls: a longitudinal investigation. *Developmental Psychology*, *38*(5), 669–678. doi:10.1037/0012-1649.38.5.669
- Stone, J., Eddleman, K., Duenwald, M., & Bensimhom, J. (2010). *La grosseesse pour les nuls*. Paris: First.
- Suchan, B., Bauser, D. S., Busch, M., Schulte, D., Grönemeyer, D., Herpertz, S., & Vocks, S. (2013). Reduced connectivity between the left fusiform body area and the extrastriate body area in anorexia nervosa is associated with body image distortion. *Behavioural Brain Research*, *241*, 80–85. doi:10.1016/j.bbr.2012.12.002
- Suchan, B., Busch, M., Schulte, D., Grönemeyer, D., Grönermeyer, D., Herpertz, S., & Vocks, S. (2010). Reduction of gray matter density in the extrastriate body area in women with anorexia nervosa. *Behavioural Brain Research*, *206*(1), 63–67. doi:10.1016/j.bbr.2009.08.035
- Swinnen, S. P. (2002). Intermanual coordination: from behavioural principles to neural-network interactions. *Nature Reviews. Neuroscience*, *3*(5), 348–359. doi:10.1038/nrn807
- Swinnen, S. P., Puttemans, V., Vangheluwe, S., Wenderoth, N., Levin, O., & Dounskaia, N. (2003). Directional interference during bimanual coordination: is interlimb coupling mediated by afferent or efferent processes. *Behavioural Brain Research*, *139*(1-2), 177–95. doi:10.1016/s0166-4328(02)00266-8
- Tal, N., & Amedi, A. (2009). Multisensory visual-tactile object related network in humans: Insights gained using a novel crossmodal adaptation approach. *Experimental Brain Research*, *198*(2-3), 165–182. doi:10.1007/s00221-009-1949-4
- Tanner, J. M. (1962). *Growth at adolescence; with a general consideration of the effects of hereditary and environmental factors upon growth and maturation from birth to maturity*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Tanner, J. M. (1981). Growth and maturation during adolescence. *Nutrition Reviews*, *39*(2), 43–55. doi:10.1111/j.1753-4887.1981.tb06734.x
- Tastevin, J. (1937). Starting from Aristotle's experiment: The artificial displacements of parts of the body are not followed by feeling in these parts or by the sensations which can be produced there. *L'Encéphale*, *32*(57-84), 140–158.

- Tchanturia, K., Anderluh, M. B., Morris, R. G., Rabe-Hesketh, S., Collier, D. A., Sanchez, P., & Treasure, J. L. (2004). Cognitive flexibility in anorexia nervosa and bulimia nervosa. *Journal of the International Neuropsychological Society*, *10*(4), 513–520. doi:10.1017/S1355617704104086
- Teasdale, N., Forget, R., Bard, C., Paillard, J., Fleury, M., & Lamarre, Y. (1993). The role of proprioceptive information for the production of isometric forces and for handwriting tasks. *Acta Psychologica*, *82*(1-3), 179–191. doi:10.1016/0001-6918(93)90011-f
- Tichelaar, V. Y., Geertzen, J. H. G., Keizer, D., & Van Wilgen, P. C. (2007). Mirror box therapy added to cognitive behavioural therapy in three chronic complex regional pain syndrome type I patients: a pilot study. *International Journal of Rehabilitation Research*, *30*(2), 181–188. doi:10.1097/MRR.0b013e32813a2e4b
- Tomasino, S. J. (1996). Does right parietal cortex and vestibular dysfunction underlie body image distortion? *Journal of Nervous and Mental Disease*, *184*(12), 758. Retrieved from 10.1097/00005053-199612000-00007
- Touzalin-Chretien, P., Ehrler, S., & Dufour, A. (2010). Dominance of vision over proprioception on motor programming: Evidence from ERP. *Cerebral Cortex*, *20*(8), 2007–2016. doi:10.1093/cercor/bhp271
- Treasure, J., Claudino, A. M., & Zucker, N. (2010). Eating disorders. *Lancet*, *375*(9714), 583–593. doi:10.1016/S0140-6736(09)61748-7
- Tresilian, J. R., Mon-Williams, M., & Kelly, B. M. (1999). Increasing confidence in vergence as a cue to distance. *Proc. of the R. Soc. Lond. B*, *266*(1414), 39–44. doi:10.1098/rspb.1999.0601
- Tsakiris, M. (2010). My body in the brain: A neurocognitive model of body-ownership. *Neuropsychologia*, *48*(3), 703–712. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2009.09.034
- Tsakiris, M., & Haggard, P. (2005). The rubber hand illusion revisited: visuotactile integration and self-attribution. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, *31*(1), 80–91. doi:10.1037/0096-1523.31.1.80
- Tsakiris, M., Hesse, M. D., Boy, C., Haggard, P., & Fink, G. R. (2007). Neural signatures of body ownership: A sensory network for bodily self-consciousness. *Cerebral Cortex*, *17*(10), 2235–2244. doi:10.1093/cercor/bhl131
- Tsuge, M., Izumizaki, M., Kigawa, K., Atsumi, T., & Homma, I. (2012). Interaction between vibration-evoked proprioceptive illusions and mirror-evoked visual illusions in an arm-matching task. *Experimental Brain Research*, *223*(4), 541–551. doi:10.1007/s00221-012-3281-7
- Tsuruya, N., & Kobayakawa, M. (2014). Disorders of body schema. *Brain and Nerve*, *66*(4), 351–361.
- Turvey, M. T. (1990). Coordination. *American Psychologist*, *45*(8), 938–953. doi:10.1037/0003-066X.45.8.938
- Valenzuela-Moguillansky, C., O'Regan, J. K., & Petitmengin, C. (2013). Exploring the subjective experience of the “rubber hand” illusion. *Frontiers in Human Neuroscience*, *7*(659), 1–18. doi:10.3389/fnhum.2013.00659
- Van Beers, R. J., Sittig, A. C., & Denier van der Gon, J. J. (1996). How humans combine simultaneous proprioceptive and visual position information. *Experimental Brain Research. Experimentelle Hirnforschung. Experimentation Cerebrale*, *111*(2), 253–261. doi:10.1007/BF00227302

- Van Beers, R. J., Wolpert, D. M., & Haggard, P. (2002). When feeling is more important than seeing in sensorimotor adaptation. *Current Biology*, *12*(10), 834–837. doi:10.1016/S0960-9822(02)00836-9
- Van Beers, R., Sitting, A., & Denier van der Gon, J. (1999). Integration of Proprioceptive and Visual Position-Information: An Experimentally Supported Model. *Journal of Neurophysiology*, *81*(3), 1355–1364.
- Van den Berg, F. E., Swinnen, S. P., & Wenderoth, N. (2011). Excitability of the motor cortex ipsilateral to the moving body side depends on spatio-temporal task complexity and hemispheric specialization. *PLoS One*, *6*(3), e17742. doi:10.1371/journal.pone.0017742
- Van der Hoort, B., Guterstam, A., & Ehrsson, H. H. (2011). Being barbie: The size of one's own body determines the perceived size of the world. *PLoS ONE*, *6*(5), e20195. doi:10.1371/journal.pone.0020195
- Vercher, J. L., Lazzari, S., & Gauthier, G. (1997). Manuo-ocular coordination in target tracking. II. Comparing the model with human behavior. *Biological Cybernetics*, *77*(4), 267–275.
- Visser, J., Geuze, R. H., & Kalverboer, A. F. (1998). The relationship between physical growth, the level of activity and the development of motor skills in adolescence: Differences between children with DCD and controls. *Human Movement Science*, *17*(4-5), 573–608. doi:10.1016/S0167-9457(98)00014-1
- Von Helmholtz, H. (1924). *Helmholtz's treatise on physiological optics*. (J. P. C. Southall, Ed.). Rochester, USA: The Optical Society of America.
- Von Holst, E., & Mittelstaedt, H. (1971). The Principle of Reafference : Interactions Between the Central Nervous System and the Peripheral Organs. In M. Corporation (Ed.), *Perceptual Processing: stimulus equivalence and pattern recognition* (pp. 41–72). New York: Appleton-Century-Crofts.
- Wallace, M. T., & Stein, B. E. (2007). Early experience determines how the senses will interact. *Journal of Neurophysiology*, *97*(1), 921–926. doi:10.1152/jn.00497.2006
- Wallace, M. T., Wilkinson, L. K., & Stein, B. E. (1996). Representation and integration of multiple sensory inputs in primate superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, *76*(2), 1246–1266.
- Wann, J. P. (1991). The integrity of visual-proprioceptive mapping in cerebral palsy. *Neuropsychologia*, *29*(11), 1095–1106. doi:10.1016/0028-3932(91)90079-N
- Wann, J. P., & Ibrahim, S. F. (1992). Does limb proprioception drift? *Experimental Brain Research*, *91*(1), 162–166. doi:10.1007/BF00230024
- Warren, D. H. (1980). Response factors in intermodality localization under conflict conditions. *Perception & Psychophysics*, *27*(1), 28–32. doi:10.3758/BF03199902
- Warren, W. H., & Whang, S. (1987). Visual guidance of walking through apertures: body-scaled information for affordances. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, *13*(3), 371–383. doi:10.1037/0096-1523.13.3.371
- Weiller, C., Jüptner, M., Fellows, S., Rijntjes, M., Leonhardt, G., Kiebel, S., ... Thilmann, A. F. (1996). Brain Representation of Active and Passive Movements. *NeuroImage*, *4*(2), 105–110. doi:10.1006/nimg.1996.0034

- Welch, R. B., Widawski, M. H., Harrington, J., & Warren, D. H. (1979). An examination of the relationship between visual capture and prism adaptation. *Perception & Psychophysics*, *25*(2), 126–132. doi:10.3758/BF03198798
- Wilmot, K., & Barnett, A. L. (2010). Locomotor adjustments when navigating through apertures. *Human Movement Science*, *29*(2), 289–298. doi:10.1016/j.humov.2010.01.001
- Windhorst, U. (2007). Muscle proprioceptive feedback and spinal networks. *Brain Research Bulletin*, *73*(4-6), 155–202. doi:10.1016/j.brainresbull.2007.03.010
- Wolpert, D., Goodbody, S. J., & Husain, M. (1998). Maintaining internal representations : the role of the human superior parietal lobe. *Nature Neuroscience*, *1*(6), 529–533. doi:10.1038/2245
- Wolpert, D. M., & Flanagan, J. R. (2001). Motor prediction. *Current Biology*, *11*(18), R729–R732. doi:10.1016/S0960-9822(01)00432-8
- Wolpert, D. M., & Ghahramani, Z. (2000). Computational principles of movement neuroscience. *Nature Neuroscience*, *3*, 1212–1217. doi:10.1038/81497
- Wolpert, D. M., & Miall, R. C. (1996). Forward models for physiological motor control. *Neural Networks : The Official Journal of the International Neural Network Society*, *9*(8), 1265–1279. doi:10.1016/s0893-6080(96)00035-4
- Wolpert, D. M., Miall, R. C., & Kawato, M. (1998). Internal models in the cerebellum. *Trends in Cognitive Sciences*, *2*(9), 338–347. doi:10.1016/s1364-6613(98)01221-2
- Xu, L., Zhang, H., Hui, M., Long, Z., Jin, Z., Liu, Y., & Yao, L. (2014). Motor execution and motor imagery: A comparison of functional connectivity patterns based on graph theory. *Neuroscience*, *261*, 184–194. doi:10.1016/j.neuroscience.2013.12.005
- Yavuzer, G., Selles, R., Sezer, N., Sütbeyaz, S., Bussmann, J. B., Köseoğlu, F., ... Stam, H. J. (2008). Mirror Therapy Improves Hand Function in Subacute Stroke: A Randomized Controlled Trial. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, *89*(3), 393–398. doi:10.1016/j.apmr.2007.08.162

Annexe : Articles publiés

Article 1

Metral et al. *BMC Research Notes* 2014, **7**:707
<http://www.biomedcentral.com/1756-0500/7/707>



RESEARCH ARTICLE

Open Access

Painfully thin but locked inside a fatter body: abnormalities in both anticipation and execution of action in anorexia nervosa

Morgane Metral¹, Dewi Guardia^{2,5}, Ines Bauwens³, Michel Guerraz¹, Gilles Lafargue^{2,4}, Olivier Cottencin^{2,3} and Marion Luyat^{2,4*}

Abstract

Background: People with anorexia nervosa (AN) usually report feeling broader than they really are. The objective of the present study was to better understand the body schema's involvement in this false self-representation in AN. We tested the potential for correction of the body schema impairment via the sensorimotor feedback provided by a real, executed action and relative to an imagined action. We also took account of the impact of the AN patients' weight variations on the task outcomes.

Methods: Fourteen inpatient participants with AN and fourteen control participants were presented with a doorway-like aperture. The participants had to (i) judge whether or not various apertures were wide enough for them to pass through in a motor imagery task and then (ii) actually perform the action by passing through various apertures.

Results: We observed a higher passability ratio (i.e. the ratio between the critical aperture size and shoulder width) in participants with AN (relative to controls) for both motor imagery and real action. Moreover, the magnitude of the passability ratio was positively correlated with weight recovery.

Conclusion: The body schema alteration in AN appears to be strong enough to affect the patient's actions. Furthermore, the alteration resists correction by the sensorimotor feedback generated during action. This bias is linked to weight variations. The central nervous system might be locked to a false representation of the body that cannot be updated. Moreover, these results prompt us to suggest that emotional burden during weight recovery could also alter sensorimotor aspects of body representation. New therapeutic methods should take account of body schema alterations in AN as adjuncts to psychotherapy.

Keywords: Anorexia nervosa, Body representation, Motor imagery, Body schema, Body image, Body-scaled action

Background

"Being so many different sizes in a day is very confusing". Just as with Alice in Wonderland, body mass changes may not only affect a person's feelings about his/her body but may also affect the sensorimotor system. Both before and after massive, rapid weight loss (as in anorexia nervosa (AN), a serious mental illness that predominantly affects young women [1]), patients often consider that they

are fatter and broader than they really are [2]. This "disturbance in the way in which one's body weight or shape is experienced" is a major clinical symptom of AN [3] but is also a risk factor that drives the obsessive will to lose weight and contributes to the maintenance of restrictive eating behaviors [4]. Thus, there is an urgent need to gain a better understanding of the process underlying body overestimation in AN, with a view to developing novel remediation techniques as adjuncts to psychotherapy.

From a psychopathological point of view, factors such as attachment style (insecurity of attachment and the need for approval) and depressive symptoms (negative

* Correspondence: marion.luyat@univ-lille3.fr

²LNFP (Laboratory of Functional Neuroscience and Pathology) EA4559, F-59000 Lille, France

⁴Department of Psychology, University of Lille 3, F-59650 Villeneuve d'Ascq, France

Full list of author information is available at the end of the article



© 2014 Metral et al.; licensee BioMed Central Ltd. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly credited. The Creative Commons Public Domain Dedication waiver (<http://creativecommons.org/publicdomain/zero/1.0/>) applies to the data made available in this article, unless otherwise stated.

judgments about oneself, worshipping others) have a crucial role in body dissatisfaction [5] and are probably also linked to body overestimation [6]. From a neuropsychological point of view, body overestimation in AN provides clues as to how the body representation is built and then adjusted as a function of weight changes and related to body width changes [7]. In this context, researchers draw a distinction between two major body representations (for a review, see [8]): the body image and the body schema. Body image is considered to be a conscious representation of the body in terms of its esthetical, emotional and social components. In contrast, body schema is viewed as a sensorimotor representation of the body that is involved whenever a motor action is imagined or performed [8-11]. Many of the studies to date have stressed the disruption of the conscious body image in AN [12]. Only a few authors have suggested that the involvement of a body schema distortion [7,13-17] is related to the putative dysfunction of the parietal cortex (and the right parietal lobule in particular) in AN [18,19], since that this cortical area was found to be crucial for emergence of the neural network that establishes a coherent body schema [20].

Considering that body schema is involved in the overall process of action (from the anticipation through to execution) and in view of literature evidence that simulation of action by motor imagery and motor execution share kinematic and neural properties [21-23], our group first looked at possible repercussions of this abnormal body schema in AN by using a first-person visuomotor imagery task [15,16]. In fact, we applied an aperture passability task similar to that used in Experiment 2 of a seminal study [24]. This paradigm has been further used to investigate emotional/social influences on spatial perception [25] and to evidence motor dysfunctions in Parkinson's disease [26,27]. In our previous experiments [15,16], AN patients and control participants had to judge (without executing the action) whether or not an aperture was wide enough for them to pass through. Hence, the patients judged that they could not pass through an aperture without turning their shoulders, even when it was easily wide enough for them. In fact the patients responded as if their body was larger than it really was - confirming the clinical complaint of feeling fat that has been evaluated with various body image questionnaires [28-30] and contour drawing scales [31,32].

Although these motor imagery abnormalities were relevant for highlighting the involvement of the body schema, the importance of testing the impact of these abnormalities on real actions was suggested by Guardia et al. [16] and tested in a case study [7]. Indeed, Keizer et al. [17] recently investigated whether disturbed experience of body image also extended to body schema in a body-scaled action in AN. To better understand

body schema changes as a core symptom of AN, we decided to further investigate the role of action in this disorder by comparing imagined and real action in a same experiment. Indeed, humans demonstrate a remarkable ability to generate accurate, appropriate motor behavior under the changing environmental conditions that they encounter in daily life. It has been suggested that the central nervous system uses a modular approach in which multiple controllers co-exist and are selected according to the context of the movement (such as the size of surrounding objects that could be obstacles [33]). According to this hypothesis and in line with Frith's model [34], the desired action (passing through an aperture, for instance) creates a motor sequence that can be adjusted during the realization of action by the motor control system as a function of the environmental constraints (the size of an aperture, for instance). People with AN may misperceive the critical aperture when simulating the action (i.e. in a motor imagery task) because their internal model is based on an incorrect body schema. However, if they pass through many different apertures in a given session, AN patients might be able to correct their pattern of movements and compensate for their impaired body schema in a "learning-by doing" process [35]. Moreover, testing the execution of an action is an implicit means of evoking the body schema by preventing top-down processes (such as the intrusion of an impaired conscious body image). This approach is especially pertinent in AN, in view of the recent suggestion [36] that patients are locked to a predominant, allocentric body image related to their previous body size and weight (possibly due to rapid and massive weight loss). Hence, this allocentric body image might alter the updating of their new body schema.

Thus, in the present study, we sought to test the hypothesis whereby AN patients not only *think* they are fatter but *behave* as if they were fatter in an activity of daily life because they are unable to correct their internal model via external and proprioceptive inputs provided by execution of the action. Hence, we sought to establish whether anorexic patients not only *misperceive* the critical aperture but also *behave* wrongly accordingly. To this end, we recorded the actual gait and movements of AN patients as they approached and passed through different apertures (i.e. the real action). A study of a real action task [24] showed that there is a critical aperture width through which the healthy participant could no longer pass without turning sideways to some extent (a π ratio of 1.3). This value means that the participant first turns sideways when the aperture is 1.3 times wider than the participant's shoulder width. Moreover, this rotation is initiated before the passage and is body-scaled. These actions were also compared with the results of the mental imagery task. Moreover, our method is quantitative and enables a statistical analysis of the clinician's observations

concerning body overestimation and dissatisfaction. Our starting hypothesis was that if body schema is affected in AN, patients not only overestimate their critical aperture more than control participants do but also behave as if their bodies were wider by turning their shoulders for a wider critical aperture than control participants do. In both imagery and action, the passability ratio should be higher in the AN group than in the control group.

Methods

Ethics statement

This study was approved by a regional independent ethics committee (Comité de Protection des Personnes Nord-Ouest IV; study number: 2007-A01413-50). The study complied with the tenets of the Declaration of Helsinki. Each participant received a study information sheet and provided her written, informed consent to participation. Parental consent was additionally required for participants under the age of 18.

Participants

The demographic and clinical characteristics of the study population are summarized in Table 1. The study included 28 young female participants: 14 AN inpatients

recruited at the hospital and 14 healthy, controls (matched for educational level and age), recruited from the hospital's medical students and medical staff. Neither AN patients nor controls had participated in our previous experiments. Although the study participants had been informed about the study's general objective and procedures, they were not told about the starting hypotheses or the expected results. All 14 patients fulfilled the DSM IV-TR criteria for AN, with 12 restricting types [37]. Administration of the Mini-International Neuropsychiatric Interview [38] by a psychiatrist confirmed the absence of other psychiatric pathologies (according to the DSM IV criteria) in the two groups. All the control participants had a normal BMI (i.e. weight/height² ranging from 18.5 to 25 kg/m²). Male AN sufferers were not recruited, given their low prevalence and the high rate of psychiatric comorbidities in this population. A neuropsychiatric interview of the participants did not reveal any perceptual, attentional or intellectual impairments. The participants were asked to mention all ongoing courses of medication or other treatments (such as physiotherapy, osteopathy, and psychomotricity) and any previous hospitalizations due to sensorimotor problems. People with a history of neurological, ophthalmic or sensorimotor problems or with ongoing or

Table 1 Demographic and clinical data for the anorexia nervosa (AN) and control groups

| | AN group | | | Control group | | | P |
|---|----------|-------|--------|---------------|-------|--------|----------------------|
| | Mean | SD | Median | Mean | SD | Median | |
| Age (years) | 24.14 | 9.65 | 22 | 25.21 | 7.77 | 24 | 0.74 ^a |
| Height (m) | 1.66 | 0.05 | 1.67 | 1.67 | 0.08 | 1.68 | 0.85 ^a |
| Shoulder width (cm) | 36.07 | 1.54 | 35.7 | 40.66 | 3.23 | 39.75 | <0.001 ^b |
| Weight (kg) | | | | | | | |
| Current | 40.42 | 3.78 | 39.85 | 60.04 | .74 | 59 | <0.0001 ^b |
| Minimum reached (n _{AN} = 13) | 36.98 | 4.31 | 37 | - | - | - | - |
| Pre-disease (n _{AN} = 14) | 56.50 | 5.13 | 56 | - | - | - | - |
| 1 month before (n _{AN} = 13) | 39.28 | 3.42 | 39.1 | 59.64 | 6.62 | 59 | <0.0001 ^b |
| 6 month before (n _{AN} = 13) | 41.72 | 7.59 | 40.5 | 59.61 | 7.25 | 59 | <0.0001 ^b |
| BMI (kg/cm ²) | | | | | | | |
| Current | 14.70 | 1.50 | 14.76 | 21.62 | 1.82 | 21.78 | <0.0001 ^a |
| Minimum reached (n _{AN} = 13)* | 13.26 | 1.30 | 13.31 | - | - | - | - |
| Difference (n _{AN} = 13) | 1.28 | 1.10 | 1.26 | - | - | - | - |
| BSQ score | 126.93 | 42.36 | 137.5 | 80.50 | 24.63 | 80.5 | 0.002 ^b |
| EDI-2 | | | | | | | |
| Total score | 110.79 | 34.23 | 112.5 | 34.93 | 16.87 | 34.5 | <0.0001 ^b |
| DT subscale score | 12.21 | 7.18 | 14.5 | 3.21 | 4.46 | 2 | <0.001 ^b |
| BD subscale score | 17.71 | 7.32 | 19 | 7.14 | 5.86 | 6.5 | <0.001 ^b |
| Disease | | | | | | | |
| Years since onset | 5.71 | 9.67 | 2 | - | - | - | - |

BMI: body mass index; BSQ: Body Shape Questionnaire; EDI-2: Eating Disorder Inventory, second version; DT: drive for thinness; BD: body dissatisfaction; (*): T-test; (°): Mann-Whitney U-test. *n = 13 for the data concerning the weights because, for one participant, the medical staff could not find the different weights due to the patient's hospitalization in different institutions.

previous treatments with strongly psychotropic medications were excluded. The experiment lasted approximately one and a half hours.

Materials and procedures

Morphological and clinical parameters

An investigator measured each participant's height and shoulder width. The "bi-acromial" shoulder width was measured with a medical measuring rod with 1 mm graduations, and corresponded to the distance between the outside edges of the shoulders' acromion processes. In view of the patients' emotional burden, bodyweight was measured twice a week by hospital staff (as part of the patient's normal care) and not by the investigators. The last body weight indicated in the patient's medical records was considered to be the current value. Changes over time in nutritional states were measured by considering the patient's current body weight and the values measured by medical staff one month and six months before the study (which were also available in the patients' medical records). Only the weight just before the beginning of the dieting and weight loss period (i.e. just prior to the onset of AN) was self-reported. Body dissatisfaction and concerns about weight and shape were assessed in both control and AN groups by administering the Body Shape Questionnaire (BSQ) and the Eating Disorder Inventory-2 (EDI-2), respectively. On the day of the study, these questionnaires were administered at the end of the experiment (to avoid emotional arousal and perturbation during experimental tasks).

The BSQ [29] is an one-dimensional, 34-item self-questionnaire that assesses concerns about body shape over the preceding 4 weeks. Answers are scored on a 6-point Likert scale of 1 (not present) to 6 (always present). The EDI-2 [30] is a self-questionnaire with 11 subscales measuring psychological features commonly associated with eating disorders. Ninety-one items are rated on a Likert scale of 1 (never) to 6 (always).

Evaluation of passability

The "doorway-like" apertures were formed by two vertical poles (height: 1.80 m). The participant first stood 5 m away the aperture. The width between the two poles could be adjusted to between 36 cm to 80 cm in stepwise, 2 cm increments (in increasing and decreasing series). Two experimental conditions were tested.

In the *motor imagery condition*, the participants were instructed to imagine (without moving from their starting position) whether or not they would be able to walk through the presented apertures. The participants were told to answer "yes" if they thought it would be possible for them to pass through the aperture at a normal walking speed (as if they were at home, walking from one room to another) without having to turn sideways or to change

their posture. If they thought that this was not the case, the participants were told to answer "no". The imagery was repeated twice with increasingly narrow apertures (yielding two descending series) and twice with increasingly wide apertures (yielding two ascending series). A descending series was stopped when there was a transition from a "yes" reply to two consecutive "no" replies. An ascending series was stopped when there was a transition from a "no" reply to two consecutive "yes" replies.

In the *action condition*, participants were instructed to walk through the aperture at a comfortable pace and to turn sideways if they so wished (in line with [24]). Next, they were asked to go as far as the wall behind the aperture, stop for 5 seconds, turn around and returned to the starting position by passing through the aperture a second time. In both groups, action ratios were always greater than 1 (the lowest was 1.04), meaning that none of the participants touched the poles. The condition was performed once with increasingly narrow apertures (yielding a descending series) and once with increasingly wide apertures (yielding an ascending series). The participant was filmed with two cameras (50 Hz) - one on the left side of the room in which the experiment was performed, and the other on the right side. These provided objective measures of shoulder rotation for each passage through the aperture. The starting point (5 m from the aperture) was the same for all participants and was marked on the ground. It was parallel to the aperture and centered relative to the left and right poles, so that the participant's approach was perpendicular to the aperture. For each aperture, we looked for shoulder rotation from about 2 m from the aperture; 2 m is the distance in which abnormally high shoulder rotation (i.e. greater than natural body sway) usually appears when approaching a critical aperture or a narrower aperture [39]. The room's lay-out is shown diagrammatically in Figure 1.

The motor imagery condition was always performed before the action condition. The action condition could not be performed first, since it would have improved performance in the motor imagery condition. In both conditions, participants had to close their eyes between trials so that they could not (i) see the poles being adjusted or (ii) using the experimenter's body as a benchmark for judging the width of the aperture. Participants did not receive feedback on their performance.

Measurements of critical apertures and ratios

For both motor imagery and action conditions, we calculated a passability threshold (i.e. the critical aperture) and a ratio.

The *motor imagery* threshold (i.e. the critical aperture in motor imagery condition) in each series was defined as the average width at which the participants thought it

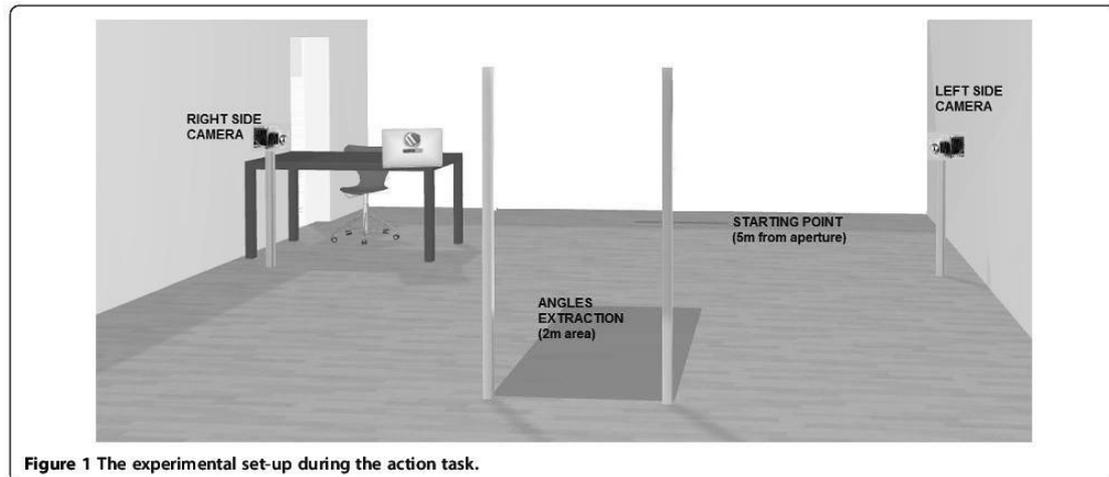


Figure 1 The experimental set-up during the action task.

was no longer possible to pass through without turning the shoulders. For each series, the critical aperture was the mean of the two successive aperture widths for which a change in reply (“yes, I could pass through the aperture without turning my shoulders” or “no, I could not”) was obtained. We then computed the mean motor imagery critical aperture over the four motor imagery series. Lastly, a motor imagery ratio (π) was computed by dividing the average motor imagery critical aperture by the participant’s shoulder width.

The *motor* threshold (i.e. the critical aperture in the action condition) was the mean width at which the subject began to turn her shoulders to an extent that exceeded a baseline level of natural rotational body sway [39]. The two cameras used the same time code and were synchronized electronically via a control box (model DT9817, Data Translation, Marlboro, MA, USA). Video data were processed with three-dimensional motion capture and analysis software (Simi Motion®, Simi Reality Motion Systems GmbH, Unterschleissheim, Germany). We used a cubic, calibrated space measuring 90 cm in length (the y axis), 80 cm in width (the x axis) and 180 cm in height (the z axis) (see Figure 2). The cameras were calibrated before each participant’s test session. The shoulder rotation angles were determined from a spherical light sensor positioned on each of the participant’s shoulders. These angles were compared with the aperture’s plane (i.e. the vertical plane defined by the x and z axes; see Figure 2).

The measurement accuracy for the shoulder movements was 0.5 cm. The angle was extracted for each captured image (yielding 25 angles per second, given that the cameras’ frame rate was 50 Hz). Shoulder rotation angles could be either positive or negative, due to the body’s natural left and right rotational sway during locomotion. Given that we wanted to focus on the

emergence of shoulder rotation, we were interested in absolute values and their variation. Hence, we tried to determine the magnitude of shoulder rotation as accurately as possible if it occurred. For that, we chose to consider deviations above a predefined baseline rotation, as

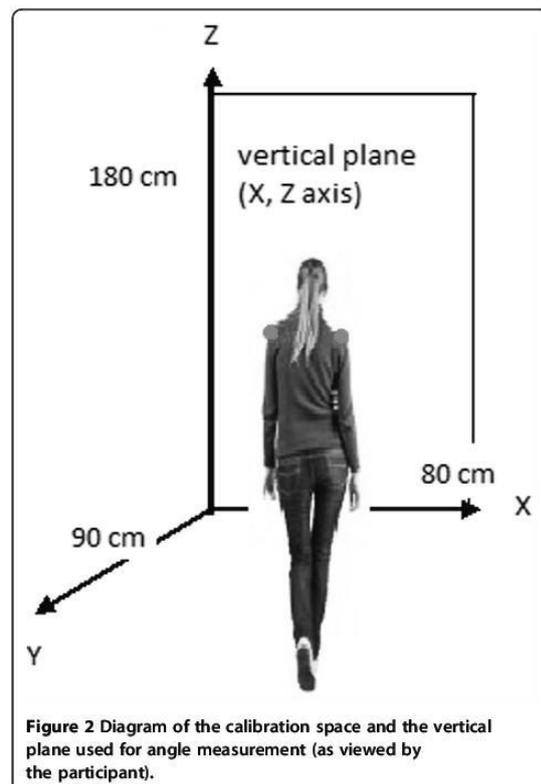


Figure 2 Diagram of the calibration space and the vertical plane used for angle measurement (as viewed by the participant).

per [39]. For each aperture width, we then calculated a shoulder rotation index (referred to as henceforth as the R-index) as follows: (maximum angle in the dataset) - (mean deviation). The *maximum angle* was the largest absolute angle (in degrees) recorded for a given passage and aperture width. The *mean deviation* was the mean deviation between the absolute values of the various angles measured during gait and the mean of these angles. After having computed the R-indexes for each ascending or descending set, the critical aperture was defined graphically (as per [24]) as the first aperture after the inflexion point in the curve (see Figure 3).

Two laboratory members (acting as independent observers) were blinded to the participant's status (AN or control) and determined the critical aperture, as defined above. The correlation coefficient r for inter-rater agreement was 0.98. We then computed the mean motor critical aperture over the two series. Lastly, an action ratio (πa) was computed by dividing the motor critical aperture by the participant's shoulder width.

Statistical analysis

All analyses were performed with Statistica software (version 7.1, Statsoft Inc, Tulsa, OK). When the conditions for application of a parametric test were fulfilled (i.e. a normal data distributions and homogeneity of variances), we applied Student's T-test or an analysis of variance (ANOVA) when comparing means and the Bravais-Pearson test when calculating correlations. Non-parametric Mann-Whitney and Spearman tests were used when non-normal

distributions and/or non-homogenous inter-group variances were observed.

Results

Morphological and clinical parameters

Our analysis of the participants' morphological and clinical parameters is summarized in Table 1. There were no significant inter-group differences in terms of age ($\text{Mean}_{AN} \pm \text{SD} = 24.14 \pm 9.65$ years vs. $\text{Mean}_C \pm \text{SD} = 25.21 \pm 7.77$ years, $t_{26} = 0.32$, $p = 0.74$), or height ($\text{Mean}_{AN} = 1.66 \pm 0.05$ cm vs. $\text{Mean}_C = 1.67 \pm 0.08$ cm, $t_{26} = 0.24$, $p = 0.85$). In contrast, the mean current BMI was significantly lower for AN patients ($\text{Mean}_{AN} = 14.70 \pm 1.50$) than for controls ($\text{Mean}_C = 21.62 \pm 1.82$, $t_{26} = 10.98$, $p < 0.0001$). Median shoulder width was also significantly lower in the AN group ($\text{Med}_{AN} = 35.7$ cm) than in the control group ($\text{Med}_C = 39.75$ cm, $U = 13.50$, $Z = 3.88$, $p = 0.001$), reflecting the patients' state of malnutrition.

The mean time since disease onset was 5.71 ± 9.67 years. When compared with the control participants, the AN group had a significantly higher EDI-2 total score ($\text{Med}_{AN} = 112.5$, $\text{Med}_C = 34.5$; $U = 10$, $Z = -4.04$, $p < 0.0001$) and subscale scores ("drive for thinness"; $\text{Med}_{AN} = 14.5$; $\text{Med}_C = 2$, $U = 32.50$, $Z = -3.01$, $p = 0.002$; "body dissatisfaction"; $\text{Med}_{AN} = 19$, $\text{Med}_C = 6.5$, $U = 26$, $Z = -3.30$, $p = < 0.001$). The BSQ scores were also significantly greater in the AN group than in the control group ($\text{Med}_{AN} = 137.5$, $\text{Med}_C = 80.5$, $U = 37.50$, $Z = -2.78$, $p = 0.005$). In order to analyze the effect of weight changes, two measurements were taken into account: the lowest BMI reached during the course of the disease

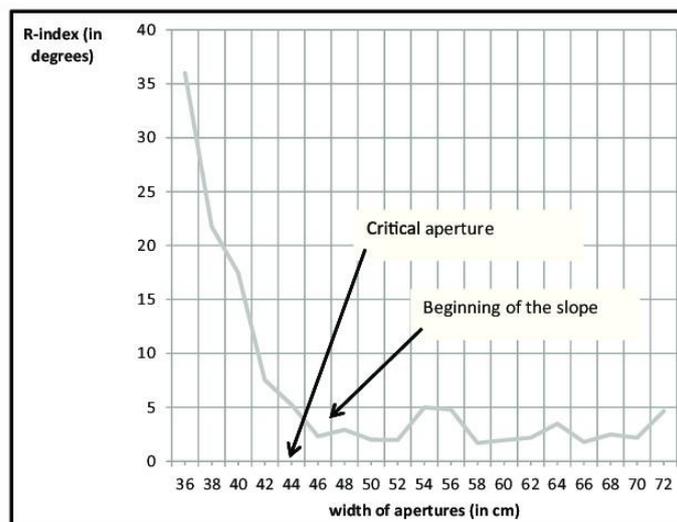


Figure 3 The R-index (the maximum rotation angle minus the mean deviation of all the rotation angles) as a function of aperture width.

(Mean_{AN} = 13.26 ± 1.30) and the difference between the present BMI and the lowest BMI (Mean_{AN} = 1.28 ± 1.10).

Evaluation of passability

The results for the motor imagery and action tasks are summarized in Table 2.

In the imagery condition, the individual π_i ratios were much higher in most patients than in controls, with median ratios of 1.27 and 1.09 for the respective groups (U = 26, Z = -3.30, p < 0.001). Similar differences were observed in the action task, with higher π_a ratios in most patients than in controls. The median ratio was 1.34 in the AN group and 1.16 in the control group. The significant difference in the action ratio (π_a) was confirmed by statistical analysis (U = 19, Z = -3.63, p < 0.001).

In order to establish whether the AN group's ratio could be improved by repeating the action, we performed a 2x2 analysis of variance with repeated measures on the *series* factor and with *group* as a categorical predictor for the action ratio. This ANOVA revealed a significant effect of group (F_(1,26) = 27.76, p < 0.0001). The AN group had significant higher action ratio (Mean = 1.32) than the control group (Mean = 1.16). Moreover, the effect of *series* was not statistically significant (F_(1,26) = 3.80, p = 0.06). The first series yielded a lower action ratio (Mean = 1.23) than the second series (Mean = 1.26). The interaction between *series* and *group* was not statistically significant: F_(1,26) = 1.40, p = 0.25 (see Figure 4). However, an *a priori* comparison revealed that the lower action ratio in the AN group was significantly lower in the first series (Mean = 1.29) than in the second series (Mean = 1.35). In contrast, no such difference was observed for the control group when comparing the first series (Mean = 1.16) with the second series (Mean = 1.18; F_(1,26) < 1).

Calculation of Spearman's correlation coefficient (ρ) revealed a positive relationship between the motor imagery ratio and the action ratio for the study population as a whole (n = 28; ρ = 0.55; p < 0.05; one-tailed test). Our analysis did not reveal a significant correlation between the participant's height and the passability ratios for either the motor imagery condition (ρ = -0.21; p > 0.20) or the action condition (ρ = -0.17; p > 0.20).

In the AN group, the imagery ratio (π_i) was not related to the BMI before the disease (ρ = 0.06; p > 0.50), the BMI one month before the study (ρ = -0.01; p > 0.50) or the BMI weight six months before the study (ρ = -0.21; p > 0.20). However, π_i was related to the difference between the BMI at the date of the experiment less the lowest BMI reached during the disease (weight recovery; ρ = 0.55, p < 0.05 in a one-tailed test). Likewise, there were no significant correlations between these variables and the action ratio (π_a) (all p > 0.10).

Discussion

In terms of perception of one's own body, patients suffering from AN have a very high level of body dissatisfaction. This reflects many different psychological factors. Attachment style and depressive symptoms were found to be more predictive of body dissatisfaction than personality traits were [5]. Body overestimation (i.e. a persistent feeling of being fatter than in reality) is linked to body dissatisfaction [6] and is a very complex symptom. It reflects many different false representations of the body (i.e. body schema as well as body image). Conscious, emotional and esthetic body overestimation may be embedded in the body schema at the sensorimotor level. To investigate the body schema's role in AN, we used ecological tasks in which the participant had to judge her likely ability to pass through apertures of differing

Table 2 Critical aperture, imagery and action ratios in the anorexia nervosa (AN) group and in the healthy control group

| | AN group (n = 14) | | | | Control group (n = 14) | | | | p |
|--------------------------|----------------------|------|--------|-------------|---------------------------|------|--------|-------------|-----------|
| | Mean | SD | Median | Min; Max | Mean | SD | Median | Min; Max | |
| Critical aperture | | | | | | | | | |
| Motor imagery task | 44.32 | 6.11 | 45.75 | 9.5 ; 58.5 | 46.64 | 4.94 | 42.00 | 6.0 ; 56.5 | 0.28(a) |
| Action task | 7.35 | 3.24 | 48.00 | 3.0; 52.0 | 47.75 | 3.00 | 48.00 | 0.0 ; 53.0 | 0.74(a) |
| Ratio | | | | | | | | | |
| Motor imagery task | 1.29 | 0.17 | 1.27 | 1.05 ; 1.62 | 1.09 | 0.10 | 1.09 | 0.90 ; 1.21 | <.0001(b) |
| Action task | 1.32 | 0.07 | 1.34 | 1.13 ; 1.41 | 1.16 | 0.07 | 1.16 | 1.05 ; 1.32 | <.0001(b) |
| First set | 1.29 | 0.08 | 1.30 | 1.13 ; 1.38 | 1.16 | 0.11 | 1.13 | 1.02 ; 1.42 | |
| Second set | 1.35 | 0.11 | 1.37 | 1.13 ; 1.51 | 1.18 | 0.06 | 1.17 | 1.06 ; 1.28 | |

Critical aperture in the motor imagery task: the mean width at which the participant thinks it is no longer possible to pass through without turning the shoulders. Critical aperture in the action task: the mean width at which the participant begins to turn their shoulders by more than a baseline level of natural body sway. Ratio in the motor imagery task: the motor imagery critical aperture divided by the shoulder width in the motor imagery condition. Ratio in the action task: the action critical aperture divided by shoulder width in the action condition. (a): in a T test; (b): in a Mann-Whitney U test.

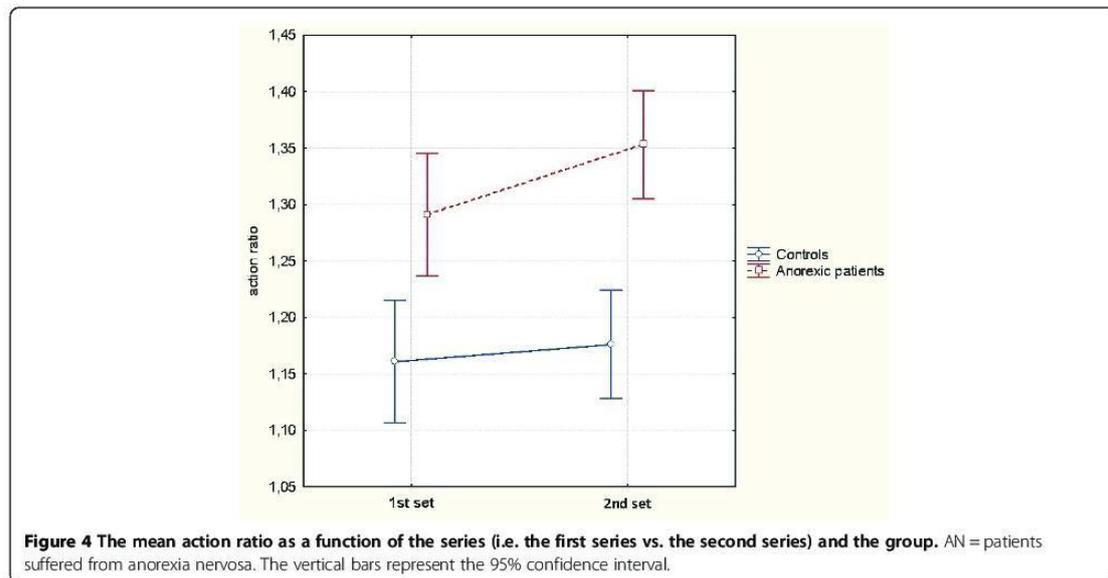


Figure 4 The mean action ratio as a function of the series (i.e. the first series vs. the second series) and the group. AN = patients suffered from anorexia nervosa. The vertical bars represent the 95% confidence interval.

widths (in the motor imagery task) or to actually pass through them (in the action task). The action and motor imagery tasks used in the present study enabled us to quantify and statistically analyze what the clinician usually has to assess with "yes-no" questionnaire answers during a consultation.

Overall, our results showed that AN patients not only overestimated the critical aperture in the motor imagery task but also turned sideways for a wider aperture than controls when they had to really pass through the aperture. Firstly, the present overestimation in the motor imagery task confirms our previous results [15,16] but was evidenced in a more ecological paradigm; here, patients were faced with a physical aperture rather than the projected (two-dimensional) doorway-like aperture used in our previous experiments.

Secondly, the similar passability overestimation for imagery and a real action task means that anorexic patients not only believe that they cannot pass through an aperture that is nevertheless wide enough for them but also behave as if this was the case. When the action was really performed, our results confirm the findings reported recently by Keizer et al. [17]. In the present experiment, both motor imagery and action impairments observed in the AN group provide evidence in favor of an overestimated body schema in this disorder. Moreover, the ratio did not change significantly during the real executed action (action task) and no motor optimization between the two series was evidenced. This result is not worthy for several reasons. In the action task, the patients might have been able to correct their motor imagery "error"

when walking towards or through the aperture via integration of environmental cues [33,35] into the motor program. A motor imagery "error" would consist of a participant turning her shoulders for an aperture that was easily wide enough to pass through without a postural change. After having performing a number of actual passages, the participant might also have been able to correct her "errors" by integrating feedback ("reality check") from previous trials [33]. In contrast, our present results suggest that the body schema alteration in AN patients was strong enough to resist correction by external cues and performance of the action.

Although our results argue strongly in favor of a body schema alteration in AN, the origin of this alteration is another question. In order to assess possible links between body schema disruption and the weight variation, we took account of the patient's weight before the onset of AN (as reported by the patients themselves), the weight one month and six months before the experiment and the weight at the date of the experiment. It must be noted that apart from the weight before the disease onset, the measurement during the course of the disease were made during normal medical care (i.e. during the weight recovery process). According to the "allocentric lock" hypothesis [36], anorexic patients could be trapped in an outdated body schema – perhaps because of rapid, massive weight loss. However, we did not have any information about body schema evaluation prior to the onset of AN. It is likely that the patient's body schema was already impaired. Moreover, the absence of a significant positive correlation between bodyweight

before AN and either of the two passability ratios argues against the “*allocentric lock*” hypothesis. Nevertheless, the presence of certain study limitations means that we cannot totally reject this hypothesis. In particular, the strong emotional burden attached to the self-reported “weight before the disease” might be a major source of bias. This is already indeed the case in the general population [40]. Even though AN patients self-reported their weight very precisely (to within a gram, according to our data; Table 2), they may have overestimated this weight (probably unconsciously) in order to reduce the amount of weight they had to recover and/or because they had considered themselves to be too fat before the onset of AN.

By contrast, we found a significant, positive correlation between weight recovery (i.e. the current BMI less the minimum BMI) and the motor imagery ratio; the greater the weight recovery during the preceding six months, the higher (and thus more biased) the motor imagery ratio. This unexpected result prompted one of the present article's reviewers to suggest a new hypothesis. In anorexic patients, weight regain (with calorie fear and false beliefs about being “obese”) is associated with limbic and paralimbic activation and has consequences on emotional arousal (i.e. the presence of obsessive and depressive symptoms) [41]. During the weight recovery phase, the AN inpatient group's depression and anxiety scores were pathological. One could imagine that this emotional arousal interferes with visual and somesthetic sensory inputs that underpin body perception and motor expression. This hypothesis should be testing in future research (particularly in neuro-imaging studies).

Our analysis did not enable us to identify the origin of the distorted body schema. Hence, links between weight variation and body schema distortions should be investigated further. For instance, longitudinal studies over 6, 12 or 18 months would probably provide useful information on this question. However, in view of the rapid weight loss and/or regain in AN, only a longitudinal study running from the pre-puberty period (before the onset of AN) to adulthood (after AN) could clearly identify whether the distortion in the body schema was long-standing or recently acquired.

Although the above results again confirmed the role of body schema in both action and motor imagery tasks in AN, the present study had several limitations. Firstly, the small sample size and the heterogeneity of the patient group (in terms of ethnic and geographic factors, and prior hospitalizations and treatments) may have reduced the power of our analysis. Secondly, we were not able to test influence of the duration of AN, since its range was too limited (only two participants had suffered from AN for more than 10 years). Thirdly, for technical reasons, the apertures were not randomly presented. This is

especially important for patients with AN, since the latter display less cognitive flexibility than controls [42,43]. Although we cannot completely rule out an effect of non-random presentation on performance in the motor action task, it is noteworthy that our present results for the motor imagery task, are very similar to those found previously with random sequences [15,16]. Lastly, cautious behavior in the AN group (turning the shoulders or not expecting to pass through the aperture) might mirror the AN patients' obsession with perfectionism [44,45]. However, we checked for correlations between perfectionist traits (evaluated on the EDI-2's “perfectionism” subscale) and the two ratios of passability in the AN group. None achieved statistical significance (motor imagery ratio: $\rho = -0.32$, $p > .20$; action ratio: $\rho = -0.26$, $p > .20$). Even the non-significant trends in these correlations were negative: the higher the perfectionism score, the lower the ratios. Hence, it is difficult to infer that the higher ratios in the AN group were entirely due to perfectionist traits.

Conclusions

In conclusion, a false feeling of being fat (a key symptom of AN) is not only confined to a conscious image of oneself but might affected the basic, sensorimotor representation of the body. This sensorimotor distortion might be modulated by the amount of weight recovery. The overall results of our experiment, even if they do not afford a new theoretical idea, reinforce the assumption of a body schema alteration in this psychiatric pathology. Our present findings may also open up new scientific perspectives. Future longitudinal studies will enable us to better understand (i) the origin of body schema distortion and (ii) the possible link between body schema distortion and the frequency of relapse (i.e. loss of weight after hospitalization, and maintenance of restraining behaviors).

Given that our present findings emphasize the key role of body schema in this psychiatric disorder, they also indicate the likely importance of evaluating and modulating the body schema in AN. In this perspective, therapies based on direct physical body experiences (physiotherapy, massage therapy, etc.) might be particularly valuable for countering body size overestimation in AN [46,47]. In the same way, the use of virtual reality methods (in which body representation can be extensively manipulated [48]) represent key therapeutic perspectives for body schema rehabilitation in AN. We suggest that these virtual reality therapies should be based on body-scaled actions. By consciously confronting the patients with what they think they can (or cannot) do and what they can actually do (i.e. being able to pass through an appropriately wide aperture without turning their shoulders, for instance), it may be possible to improve their body representation. Indeed, the benefits of combining virtual reality treatment with

cognitive behavioral therapies has been proven, with maintenance of these benefits after one year of follow-up [49].

Abbreviations

AN: Anorexia Nervosa; BMI: Body Mass Index; DSM: Diagnostic and Statistical Manual of Mental Disorders; BSQ: Body Shape Questionnaire; EDI: Eating Disorder Inventory.

Competing interests

The authors declare that they have no competing interests.

Authors' contributions

MM: participated in the design of the experiment, carried out the experiment and drafted the manuscript. DG: conceived and designed the experiment in equal contribution with ML, helped to draft the manuscript, participated of the recruitment of patients. IB: helped to carry out the experiment and helped to draft the manuscript. GL: participated in the design of the study, helped to draft the manuscript. MG: helped to draft the manuscript. OC: participated in the recruitment of the patients, helped to draft the manuscript. ML: conception and design of the experiment in equal contribution with DG, drafted the manuscript in equal contribution with MM. All authors read and approved the final manuscript.

Acknowledgements

The present work was funded by the CNRS and by a Bonus Quality Research Grant (University of Lille 3). We thank the study participants for their participation.

Author details

¹LPNC (Laboratory of Psychology and Neurocognition), UMR5105, F-73000 Chambéry, France. ²LNFP (Laboratory of Functional Neuroscience and Pathology) EA4559, F-59000 Lille, France. ³Addiction Center, CHRU Fontan2 (Regional University Hospital), F-59000 Lille, France. ⁴Department of Psychology, University of Lille 3, F-59650 Villeneuve d'Ascq, France. ⁵Adolescent Mental Health Center, Lautreamont Clinic, F-59120 Loos, France.

Received: 11 September 2014 Accepted: 2 October 2014

Published: 9 October 2014

References

1. Hoek HW, Van Hoeken D: Review of the prevalence and incidence of eating disorders. *Int J Eat Disord* 2003, **34**:383–396.
2. Cooper MJ, Deepak K, Grocutt E, Bailey E: The experience of "Feeling Fat" in women with anorexia nervosa, dieting and non-dieting women: an exploratory study. *Eur Eat Disord Rev* 2007, **372**(February):366–372.
3. American Psychiatric Association: *Diagnostic and Statistical Manual of Mental Disorders*. 5th edition. Arlington, VA: American Psychiatric Publishing; 2013.
4. Heilbrun A, Friedberg L: Distorted body image in normal college women: possible implications for the development of anorexia nervosa. *J Clin Psychol* 1990, **46**:398–401.
5. Abbate-Daga G, Gramaglia C, Amianto F, Marzola E, Fassino S: Attachment insecurity, personality, and body dissatisfaction in eating disorders. *J Nerv Ment Dis* 2010, **198**:520–524.
6. Fairburn C: *Cognitive Behavior Therapy and Eating Disorders*. New York: Guilford Press; 2008.
7. Guardia D, Metral M, Pigeyre M, Bauwens I, Cottencin O, Luyat M: Body distortions after massive weight loss: lack of updating of the body schema hypothesis. *Eat Weight Disord Stud Anorexia Bulim Obes* 2013, **18**:333–336.
8. De Vignemont F: Body schema and body image—pros and cons. *Neuropsychologia* 2010, **48**:669–680.
9. Paillard J: Body schema and body image - a double dissociation in deafferented patients. In *Motor Control Today Tomorrow*. Edited by Gantchev G, Mori S, Massion J. Marseille: Academic Publishing House "Prof. M. Drinov"; 1999:198–213.
10. Gallagher S: Body image and body schema: a conceptual clarification. *J Mind Behav* 1986, **7**:541–554.
11. Schwoebel J, Coslett HB: Evidence for multiple, distinct representations of the human body. *J Cogn Neurosci* 2005, **17**:543–553.
12. Cash TE, Deagle EA: The nature and the extent of body-image disturbances in anorexia nervosa and bulimia nervosa: a meta-analysis. *Int J Eat Disord* 1997, **22**:107–125.
13. Guardia D, Carey A, Cottencin O, Thomas P, Luyat M: Disruption of spatial task performance in anorexia nervosa. *PLoS One* 2013, **8**:e54928.
14. Guardia D, Cottencin O, Thomas P, Dodin V, Luyat M: Spatial orientation constancy is impaired in anorexia nervosa. *Psychiatry Res* 2012, **195**:56–59.
15. Guardia D, Convery L, Jardri R, Lafargue G, Thomas P, Dodin V, Cottencin O, Luyat M: Imagining one's own and someone else's body actions: dissociation in anorexia nervosa. *PLoS One* 2012, **7**:e43241.
16. Guardia D, Lafargue G, Thomas P, Dodin V, Cottencin O, Luyat M: Anticipation of body-scaled action is modified in anorexia nervosa. *Neuropsychologia* 2010, **48**:3961–3966.
17. Keizer A, Smeets MAM, Dijkerman HC, Uzunbajakau SA, Van Erburg A, Postma A: Too fat to fit through the door: first evidence for disturbed body-scaled action in anorexia nervosa during locomotion. *PLoS One* 2013, **8**:e64602.
18. Grunwald M, Ettrich C, Busse F, Assmann B, Dähne A, Gertz H-J: Angle paradigm: a new method to measure right parietal dysfunctions in anorexia nervosa. *Arch Clin Neuropsychol* 2002, **17**:485–496.
19. Nico E, Daprati E, Nighoghossian N, Carrier E, Duhamel J-R, Sirigu A: The role of the right parietal lobe in anorexia nervosa. *Psychol Med* 2010, **40**:1531–1539.
20. Tomasino SJ: Does right parietal cortex and vestibular dysfunction underlie body image distortion? *J Nerv Ment Dis* 1996, **184**:758.
21. Daprati E, Sirigu A, Nico D: Body and movement: consciousness in the parietal lobes. *Neuropsychologia* 2010, **48**:756–762.
22. Decety J, Grèzes J: The power of simulation: imagining one's own and other's behavior. *Brain Res* 2006, **1079**:4–14.
23. Hessel G: Conscious thought as simulation of behaviour and perception. *Trends Cogn Sci* 2002, **6**:242–247.
24. Warren WH, Whang S: Visual guidance of walking through apertures: body-scaled information for affordances. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 1987, **13**:371–383.
25. Morgado N, Muller D, Gentaz E, Palluel-Germain R: Close to me? The influence of affective closeness on space perception. *Perception* 2011, **40**:877–879.
26. Almeida QJ, Lebold CA: Freezing of gait in Parkinson's disease: a perceptual cause for a motor impairment? *J Neurol Neurosurg Psychiatry* 2010, **81**:513–518.
27. Cohen RG, Chao A, Nutt JG, Horak FB: Freezing of gait is associated with a mismatch between motor imagery and motor execution in narrow doorways, not with failure to judge doorway passability. *Neuropsychologia* 2011, **49**:3981–3988.
28. Anderson DA, Lundgren JD, Shapiro JR, Paulosky C: Assessment of eating disorders: review and recommendations for clinical use. *Behav Modif* 2004, **28**:763–782.
29. Cooper PJ, Taylor MJ, Cooper Z, Fairburn CG: The development and validation of the body shape questionnaire. *Int J Eat Disord* 1987, **6**:485–494.
30. Garner DM: *Eating Disorder Inventory-2*, Psychological assessment resources; 1991.
31. Gardner RM, Brown DL: Body image assessment: a review of figural drawing scales. *Pers Individ Dif* 2010, **48**:107–111.
32. Gardner RM, Jappe LM, Gardner L: Development and validation of a new figural drawing scale for body-image assessment: the BIAS-BD. *J Clin Psychol* 2009, **65**:113–123.
33. Wolpert DM, Ghahramani Z: Computational principles of movement neuroscience. *Nat Neurosci* 2000, **3** Suppl(november):1212–1217.
34. Frith CD, Blakemore SJ, Wolpert DM: Abnormalities in the awareness and control of action. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 2000, **355**:1771–1788.
35. Franchak JM, Van der Zalm DJ, Adolph KE: Learning by doing: action performance facilitates affordance perception. *Vision Res* 2010, **50**:2758–2765.
36. Riva G, Gaudio S: Allocentric lock in anorexia nervosa: new evidences from neuroimaging studies. *Med Hypothesis* 2012, **79**:113–117.
37. American Psychiatric Association: *The Diagnostic and Statistical Manual of Mental Disorders - Text Revision*. 4th edition. Washington DC: American Psychiatric Publishing; 2000.
38. Sheehan DV, Lecrubier Y, Sheehan KH, Amorim P, Janavs J, Weiller E, Hergueta T, Baker RDG: The Mini-International Neuropsychiatric Interview (M.I.N.I.): the development and validation of a structured diagnostic psychiatric interview for DSM-IV and ICD-10. *J Clin Psychiatry* 1998, **59**:34–57.

39. Wilmut K, Barnett AL: **Locomotor adjustments when navigating through apertures.** *Hum Mov Sci* 2010, **29**:289–298.
40. Cash TF, Counts B, Hangen J, Huffine C: **How much do you weigh? Determinant of validity of self reported body weight.** *Percept Mot Skills* 1989, **69**:248–250.
41. Ellison Z, Jackie F, Howard R, Bullmore E, Williams S, Treasure J: **Functional anatomy of calorie fear in anorexia nervosa.** *Lancet* 1998, **352**:1192.
42. Tchanturia K, Anderluh MB, Morris RG, Rabe-Hesketh S, Collier DA, Sanchez P, Treasure JL: **Cognitive flexibility in anorexia nervosa and bulimia nervosa.** *J Int Neuropsychol Soc* 2004, **10**:513–520.
43. Abbate-Daga G, Buzzichelli S, Amianto F, Rocca G, Marzola E, McClintock SM, Fassino S: **Cognitive flexibility in verbal and nonverbal domains and decision making in anorexia nervosa patients: a pilot study.** *BMC Psychiatry* 2011, **11**:162.
44. Bastiani AM, Rao R, Weltzin T, Kaye WH: **Perfectionism in anorexia nervosa.** *Int J Eat Disord* 1995, **17**:147–152.
45. Boeren A: *Perfectionism in Anorexia Nervosa: A Literature Review*, Master's thesis Tillburg. 2013. (July)0–40.
46. Grunwald M, Weiss T: **Inducing sensory stimulation in treatment of anorexia nervosa.** *Q J Med* 2005, **98**:379–380.
47. Vancampfort D, Vanderlinden J, De Hert M, Adámkova M, Skjaerven LH, Catalán-Matamoros D, Lundvik-Gyllensten A, Gómez-Conesa A, Ijntema R, Probst M: **A systematic review on physical therapy interventions for patients with binge eating disorder.** *Disabil Rehabil* 2013, **35**:2191–2196.
48. Normand J-M, Giannopoulos E, Spanlang B, Slater M: **Multisensory stimulation can induce an illusion of larger belly size in immersive virtual reality.** *PLoS One* 2011, **6**:e16128.
49. Marco JH, Perpiñá C, Botella C: **Effectiveness of cognitive behavioral therapy supported by virtual reality in the treatment of body image in eating disorders: one year follow-up.** *Psychiatry Res* 2013, **209**:619–625.

doi:10.1186/1756-0500-7-707

Cite this article as: Metral et al.: Painfully thin but locked inside a fatter body: abnormalities in both anticipation and execution of action in anorexia nervosa. *BMC Research Notes* 2014 **7**:707.

Submit your next manuscript to BioMed Central and take full advantage of:

- Convenient online submission
- Thorough peer review
- No space constraints or color figure charges
- Immediate publication on acceptance
- Inclusion in PubMed, CAS, Scopus and Google Scholar
- Research which is freely available for redistribution

Submit your manuscript at
www.biomedcentral.com/submit



Article 2

Eat Weight Disord
DOI 10.1007/s40519-013-0032-0

CASE REPORT

Body distortions after massive weight loss: lack of updating of the body schema hypothesis

D. Guardia · M. Metral · M. Pigeyre ·
I. Bauwens · O. Cottencin · M. Luyat

Received: 15 May 2012 / Accepted: 22 November 2012
© Springer International Publishing Switzerland 2013

Abstract Behavioural therapy and bariatric surgery often produce rapid, massive body weight loss that may impact a patient's ability to gauge his/her new body shape. Although the patient is aware of the weight loss, he/she continues to feel obese, as if there was a conflict between the previous body schema and the new one. Here, we report the case of a 40-year-old woman who developed major body distortions after massive weight loss. Psychometric and behavioural assessments revealed strong disturbances in several tasks involving body representation. In particular, we observed abnormal behaviour in a body-scaled action task. Our findings suggest that the rapidity of our patient's weight loss prevented her central nervous system from correctly updating the body schema.

Keywords Binge eating disorder · Massive weight loss · Body schema

Introduction

Body image dissatisfaction, low self-esteem, depressive symptoms and suicide risk are frequent among patients

presenting for nutritional programs and bariatric surgery but improve significantly after treatment [1, 2]. However, 20–30 % of all bariatric surgery patients regain a significant amount of weight 2 years after surgery [1, 3]. The reoccurrence of binge eating symptoms have been related to a poorer interoceptive awareness, impulse regulation and higher feelings of ineffectiveness, maturity fears, and social insecurity compared to healthy population [3]. The body schema must also be taken into account. Indeed, it is not uncommon to observe significant body distortions after massive weight loss. These distortions can cause relapse and failure of surgery, especially within the first 2 years [4]. Although patients are aware of their weight loss, they continue to feel obese—as if their new body schema had not been taken into account or accepted. Here, we report on the case of a patient who experienced massive, rapid body weight loss after behavioural treatment of obesity.

Case report

In January 2012, a 40-year-old woman consulted for further investigation after being treated as an outpatient for binge eating disorder (BED) in the previous year or so. Diagnostic procedures (based on the criteria in the Structured Clinical Interview for DSM-IV, Axis I Disorders) revealed BED in the absence of psychiatric or neuroendocrine comorbidities [5]. The patient's nutritional disorder was initially characterized by episodes of binge eating every day or two. When the nutritional and behavioural-based programme began, the patient weighed 125 kg (height 1.65 m, BMI 45.9 kg/m²). After 1-year follow-up, the patient had lost 60 kg. However, the patient failed to accept the changes associated with weight loss and was highly dissatisfied with her body, stating “I know that I

D. Guardia · M. Metral · O. Cottencin · M. Luyat
UDSL, EA4559, 59000 Lille, France

D. Guardia · I. Bauwens · O. Cottencin
Addiction Department, CHU Lille, 59000 Lille, France

D. Guardia (✉)
Laboratoire de Neurosciences Fonctionnelles et Pathologies,
Université Lille Nord de France, PARC EURASANTE 150,
Rue Du Docteur Yersin, 59120 Loos, France
e-mail: dewi.guardia@chru-lille.fr

M. Pigeyre
Nutrition Department, CHU Lille, 59000 Lille, France

Published online: 20 April 2013

 Springer

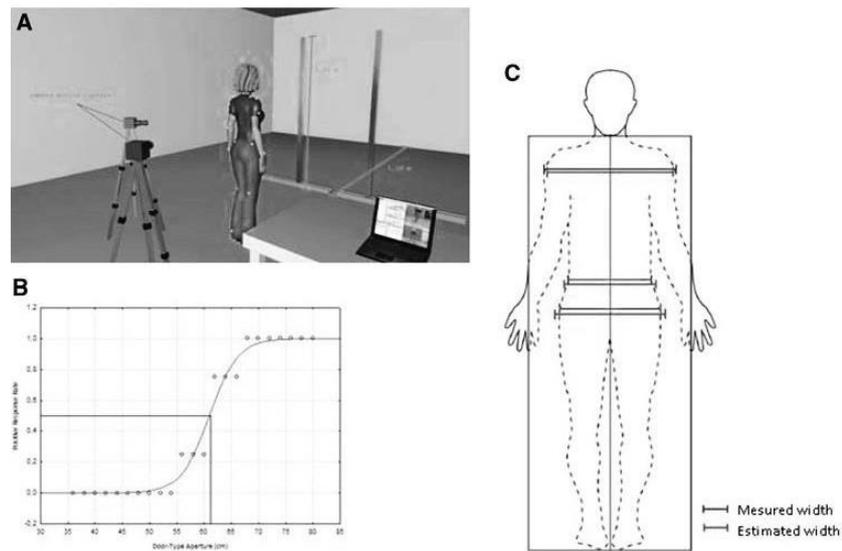
have lost all that weight but it's as if my body has not accepted the fact". The patient started to gain weight after our consultation and now weighs 69 kg.

We therefore sought to confirm and quantify these body disturbances by assessing a number of psychometric and behavioural parameters. Body dissatisfaction and concerns about weight and shape were assessed by administering the Body Shape Questionnaire (BSQ) [6] and the Eating Disorder Inventory-2 (EDI-2) [7], respectively. The BSQ is a one-dimensional, 34-item, self-report questionnaire assessed concerns regarding body shape during the last 4 weeks. The EDI-2 consists of 11 scores measuring psychological features commonly associated with eating disorders. The two following EDI-2 scores were used in this study: the total score and the subscale "body dissatisfaction" score. Three experimental tasks were used to investigate body representation. In the first task, we assessed body size estimation by presenting 11 different photographs of a body shape (over three trials and in random order). Each shape was correlated with a BMI standard [8]. The patient had to decide whether the shape in the photograph was fatter or thinner than (or equivalent to) her own body. The BMI for the stated equivalent body shape was then compared with the participant's actual BMI. The difference between the two values defined the degree of body under- or overestimation. In the second task [9], the patient had to judge whether or not an aperture was wide enough for her to pass through prior to actually performing the action. In the first condition, patient stood 4 m behind a door-type aperture. She was instructed to answer the following question: "could you walk through this aperture without turning sideways?". The instructions were repeated twice with increasingly narrow apertures (2 descending series) and twice with increasingly wide apertures (2 ascending series). For each descending series, the presentation of the various apertures was stopped when there was a transition from a "yes" answer to a "no" answer. For each ascending series, the presentation of the various apertures was stopped when there was a transition from a "no" answer to a "yes" answer. The perceptual threshold (i.e. the perceived critical aperture) for each series was taken as the mean width of the two successive apertures for which the answer changed. We then computed the mean perceived critical aperture over the four perceptual thresholds. In the second condition, the participant had to actually walk through the apertures. We recorded the dynamic motion data using Simi Motion 3D software, which enabled us to determine the true critical aperture (i.e. the aperture for which the participant began to turn their shoulders sideways). The passage was assessed once with increasingly narrow apertures (1 descending series) and once with increasingly wide apertures (1 ascending series). For each series, the aperture for which the participant began to turn their

shoulders was measured. We computed the mean critical aperture over the two series. Judgment of passability through an aperture is related to an invariant: the ratio between the critical aperture and the shoulder width [10]. We determined the perceptual ratio and the true ratio. In the event of body size overestimation, the mentally represented shoulder width will be greater than it really is and so the perceptual and true critical apertures will be larger too. Thus, we would expect overestimation of the passability ratio under both the conditions (i.e. simulated action and real action), due to a greater critical aperture relative to the actual shoulder width. Lastly, we asked the patient to indicate points on their left and right body outline (i.e., shoulders, waist and hips) in the absence of visual information and according to the Hach and Schütz-Bosbach test [11]. The patient stood upright behind a cardboard screen which concealed her body from the neck down. The experimenter (positioned in front of the participant) used a vertical laser to project a line corresponding to the participant's mid-sagittal plane onto the cardboard screen. The patient indicated verbally when she believed the laser beam was pointing to the points corresponding to the various body outlines. We performed two trials, in order to establish the patient's estimates for the shoulder, waist and hip widths. Lastly, we compared the patient's mean estimates with her actual body measurements. This task reports on awareness of one's own bodily dimensions and therefore represents an explicit test of body representation (Fig. 1).

The BSQ and EDI-2 scores were abnormally high (EDI-2 total score: 179 out of 273; EDI-2 "body dissatisfaction" subscale score: 27 out of 27; BSQ score: 155 out of 170). In previous studies, healthy population obtained a mean score of 71.4 ± 16.28 for BSQ, 25 ± 14.39 for EDI-2 total score and 7.72 ± 6.07 for EDI-2 "body dissatisfaction" subscale score [9]. In the body size estimation task, the patient overestimated her body dimensions by 9.5 % (compared with the value of 5 % usually found in control populations) [9]. During the simulated action task, she significantly overestimated the passability of the aperture relative to her own shoulder width (critical aperture 62 cm, shoulder width 46 cm, perceived critical aperture to shoulder width ratio 1.35) and did so more than in the experiment reported by Warren and Wang (mean ratio 1.16) [10]. This overestimation was also observed when the patient actually performed the action (1.52 for the patient, versus 1.3 in Warren and Wang's experiment) [9]. According to the body outline pointing task, judgement of the shoulder width was unaffected (mean estimated width 44.7 cm, measured width 46 cm). However, we observed significant overestimation of the waist width (mean estimated width 40.3 cm, measured width 37 cm) and hip width (mean estimated width 48.5 cm, measured width 45 cm), whereas healthy population underestimated their

Fig. 1 Experimental set-up and behavioural data. Design of the aperture passability experiment (a), the threshold of the perceived critical aperture during anticipation of a body-scaled action (b), and comparison of a participant's mean width estimate with the actual body width (c)



width of shoulders, waist and hips (mean underestimation -3.96 ± 2.9 cm) [11].

Discussion

The present case questions the link between rapid weight loss and impaired performance in several tasks concerning both implicit and explicit representations of the body. In the aperture task (an implicit task), the patient significantly overestimated her passability—as if her body was larger than it really was. These data matched the patients' clinical complaints. It is possible that the rapidity of the massive weight loss prevented the patient's central nervous system from correctly updating her body schema [9, 12]. The future studies should focus on larger cohorts.

These distortions may be related to dysfunction of the parietal cortex [13, 14], since the latter structure was found to be crucial for establishing a coherent body schema. The development of a coherent representation of the body requires the integration and synthesis of many different sources of visual and proprioceptive sensory information. Some authors consider that there is dominant proprioceptive bias in body representation. For instance, Keizer et al. [15] recently reported that after body weight loss, anorexia nervosa sufferers overestimated distances between tactile stimuli on both the arm and abdomen, which might reflect a disturbed tactile/proprioceptive body image. As suggested by Case et al. [12], more attention may be paid to proprioceptive information than to visual input. As proprioceptive information is not updated, the body schema would be distorted. Overestimation of the tactile/proprioceptive body

image and preferential processing of proprioceptive information could explain why the patient felt larger and heavier than she actually was (and thus acted accordingly).

Even though a degree of caution must be applied for what is a single-case study, our results lead us to recommend that special attention should be paid to massive weight loss—particularly after bariatric surgery. Increased body image dissatisfaction observed after treatment and poor tolerance of this condition may be explained (at least in part) by failure to update body representation. In turn, this could maintain the eating disorder (as it was the case here). By directly influencing tactile and visual body image in a training programme, proprioceptive integration therapy might be a valuable adjunct treatment for accelerating the updating of new body dimensions and correcting body misperception.

Conflict of interest The authors declare that they have no conflict of interest.

References

1. Sarwer DB, Fabricatore AN (2008) Psychiatric considerations of the massive weight loss patient. *Clin Plast Surg* 35:1–10
2. Heneghan HM, Heinberg L, Windover A et al (2012) Weighing the evidence for an association between obesity and suicide risk. *Surg Obes Relat Dis* 8:98–107
3. Beck NN, Mehlsen M, Støving RK (2012) Psychological characteristics and associations with weight outcomes two years after gastric bypass surgery: postoperative eating disorder symptoms are associated with weight loss outcomes. *Eat Behav* 13:394–397
4. Kalarchian MA, Marcus MD, Wilson GT et al (2002) Binge eating among gastric bypass patients at long-term follow-up. *Obes Surg* 12:270–275

5. American Psychiatric Association (2000) The diagnostic and statistical manual of mental disorders—text revision, 4th edn (text revised). American Psychiatric Association, Washington, DC
6. Cooper PJ, Taylor MJ, Cooper Z et al (1987) The development and validation of the body shape questionnaire. *Int J Eat Disord* 6:485–494
7. Garner DM (1991) EDI 2: eating disorder inventory 2. In: Professional manual. Psychology Assessment Resources, Odessa
8. Gardner RM, Stark K, Jackson NA et al (1999) Development and validation of two new scales for assessment of body-image. *Percept Mot Skills* 89:981–993
9. Guardia D, Lafargue G, Thomas P et al (2010) Anticipation of body-scaled action is modified in anorexia nervosa. *Neuropsychologia* 48:3961–3966
10. Warren WH, Wang S (1987) Visual guidance of walking through apertures: body-scaled information for affordances. *J Exp Psychol Hum* 13:371–383
11. Hach S, Schütz-Bosbach S (2010) Sinistrals' upper hand: evidence for handedness differences in the representation of body space. *Brain Cogn* 72:408–418
12. Case LK, Wilson RC, Ramachandran VS (2011) Diminished size-weight illusion in anorexia nervosa: evidence for visuo-proprioceptive integration deficit. *Exp Brain Res* 217:79–87
13. Tomasino SJ (1996) Does right parietal cortex and vestibular dysfunction underlie body image distortion? *J Nerv Ment Dis* 184:758
14. Nico D, Daprati E, Nighoghossian N et al (2010) The role of the right parietal lobe in anorexia nervosa. *Psychol Med* 40: 1531–1539
15. Keizer A, Aldegonda M, Smeets M et al (2011) Tactile body image disturbance in anorexia nervosa. *Psychiatry Res* 190: 115–120

Article 3

Neuropsychologia 52 (2014) 11–18

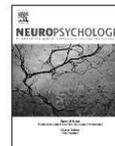


ELSEVIER

Contents lists available at ScienceDirect

Neuropsychologia

journal homepage: www.elsevier.com/locate/neuropsychologia



Bimanual coordination with three hands: Is the mirror hand of any help?



Morgane Metral^{a,b}, Marine Guinot^c, Jean-Pierre Bresciani^{a,d}, Marion Luyat^b, Jean-Luc Roulin^a, Michel Guerraz^{a,*}

^a Laboratory of Psychology and Neurocognition, UMR 5105 CNRS, University of Savoie, BP 1104, F-7301, Chambéry cedex, France

^b Laboratory of Functional Neurosciences and Pathologies, EA 4559, Department of Psychology, University of Lille 3, Villeneuve d'Ascq, France

^c Department of Psychology, University of Savoie, Chambéry, France

^d Department of Medicine, University of Fribourg, Fribourg, Switzerland

ARTICLE INFO

Article history:

Received 14 June 2013

Received in revised form

24 October 2013

Accepted 31 October 2013

Available online 8 November 2013

Keywords:

Bimanual coordination

Mirror paradigm

Sensorimotor disturbance

ABSTRACT

The mirror paradigm has been used extensively both as a research tool for studying kinesthesia in healthy individuals and as a therapeutic tool for improving recovery and/or alleviating symptoms in patients. The present study of healthy participants assessed the contribution of the mirror paradigm to motor control in a bimanual coordination task performed under sensorimotor disturbance conditions. In Experiment 1, the participants were required to produce symmetrical circles with both hands/arms at the same time. In Experiment 2, the task consisted of synchronous extension-flexion movements of both arms in the sagittal plane. These tasks were performed under four different visual conditions: (i) mirror vision (i.e. with the non-dominant arm reflected in a mirror – the third hand – and the dominant arm hidden), (ii) full vision (i.e. both arms visible), (iii) with only the non-dominant arm visible and (iv) with the eyes closed. In Experiments 1 and 2, sensorimotor disturbance was applied to the participant's dominant arm by co-vibrating antagonistic muscles (the biceps and the triceps). In the complex circle drawing task, bimanual performance was better in the mirror condition than when participants saw their non-dominant arm only. However, motor performance in the mirror vision condition was little better than in the eyes closed condition, regardless of whether or not sensorimotor disturbance was applied. In Experiment 2, there were no differences between the "eyes closed" and "mirror vision" conditions. Although mirror reflection of one arm has been shown to induce consistent, vivid, perceptual illusions (kinesthetic illusion), our results suggest that it is less effective in modulating motor behavior.

© 2013 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Over the last two decades, the mirror paradigm has been used extensively to investigate the role of visual afferents in position sense and kinesthesia in healthy individuals. It has also been considered as tool for restoring brain functions in general (Ramachandran & Altschuler, 2009; Rosen & Lundborg, 2005; Dohle et al., 2009) and promoting recovery from hemiparesis in particular.

The reflection of one moving hand in a mirror positioned in the sagittal plane (i.e. the plane that separates the left and right sides of the body) can give the illusion of symmetrical bimanual movements. In recent reports, Guerraz et al. (2012) and Metral, Blettery, Bresciani, Luyat, and Guerraz (2013) observed that mirror reflection of a passively moving arm (i.e. moved by a motorized manipulandum)

induced consistent, vivid, kinesthetic illusions of movement of the hidden, static, right arm in the direction of mirror displacement. The researchers showed that the impact of visual afferents on the percept was even greater when proprioceptive afferents were degraded (by the application of widespread vibration to the hidden arm) (Guerraz et al., 2012). This is consistent with the reports in which amputees (lacking proprioceptive afferents) experienced illusions of reminiscent hand/arm kinesthesia when viewing movement of the intact limb in a mirror (Ramachandran & Hirstein, 1998).

It has also been suggested that mirror reflection of one hand's movement has also been suggested to influence motor output of that hidden hand in bimanual tasks (Altschuler, 2005; Franz & Packman, 2004). Franz and Packman (2004) investigated the effect of mirror reflection of circle drawing movements of one hand on the motor output of the other hand. When only one hand was visible, the visible hand drew larger circles (i.e. circles with a larger radius) than the hidden hand. When a total of two hands were visible (either the right and left hand together or the right hand and its reflection in the mirror), there was no longer difference in radius between the hands.

* Corresponding author. Tel.: +33 479 759 186; fax: +33 479 758 599.
E-mail address: michel.guerraz@univ-savoie.fr (M. Guerraz).

Franz and Packman (2004) suggested that the visual symmetry of apparent bimanual movement in the mirror condition enhanced spatial coupling of the two hands in a manner similar to actual vision of both hands. However, bimanual coupling is also dependent on paying attention on one hand or the other (Franz, 2004; Buckingham, Main, & Carey, 2011; Peters, 1981). In this respect, mirror vision might well enhance spatial coupling because of attentional symmetry between the two hands (rather than visual symmetry). To better understand the mechanisms underlying mirror facilitation, we decided to investigate bimanual coordination in healthy individuals and under several conditions: mirror vision, actual (non-mirror) vision of both hands, vision of one hand only and in the absence of vision (i.e. an "eyes closed" condition, which was not investigated in previous reports). The eyes closed condition is of particular interest since (in contrast to conditions in which only one hand is visible), spatial attention is probably focused on both hands. In the above mentioned studies, the impact of various visual conditions was evaluated in the absence of experimental disturbances (even though the mirror paradigm is widely used in clinical therapy). We reasoned that the role of visual afferents on bimanual performance might be even more crucial during sensorimotor disturbance. However, one might expect better coordination with full vision by virtue of direct (online) visual corrections that are absent in the mirror condition. In this respect, we evaluated the effect of visually symmetrical (i.e. mirror-reflected) bimanual movement when proprioceptive afferents of the dominant arm were deliberately degraded. This was achieved by simultaneously vibrating antagonistic arm muscles (the biceps and the triceps). As with deafferentation (Rothwell et al., 1982; Teasdale et al., 1993), this method substantially decreases the sensitivity of position perception (Roll, Vedel & Ribot, 1989; Bock, Pipereit, & Mierau, 2007) and alters the subject's ability to perform coordinated visuomotor tasks (Ribot, Roll, & Gauthier, 1986; Gilhodes, Roll, & Tardy-Gervet, 1986) and bimanual coupling (Swinnen et al., 2003). In our first experiment (referred to henceforth as Experiment 1), the bimanual task consisted of describing self-paced circles with both hands simultaneously in a symmetrical mode (i.e. with the left hand moving clockwise and the right hand moving counterclockwise (CCW)) and in the absence of a template. In half of the trials, the dominant arm was vibrated (the sensorimotor disturbance condition). Experiment 2 was similar to Experiment 1, except that the bimanual task consisted of synchronous, self-paced arm extension-flexion in the sagittal plane. From a motor point of view, the task in Experiment 2 was easier (Bangert, Reuter-Lorenz, Walsh, Schachter, & Seidler, 2010) because it involved only one joint for each arm and thus rotation about a single axis only. We reasoned that when compared with Experiment 1's relatively complex drawing task, Experiment 2 might be more sensitive to mirror vision and might reveal different effects.

2. Experiment 1

2.1. Methods

2.1.1. Participants

Thirteen right-handed participants (8 females and 5 males; mean age: 22.1; handedness determined in the Edinburgh Inventory Test (Oldfield, 1971)) took part in Experiment 1. None had a history of visual, proprioceptive or neuromuscular disease. The experiment was performed in accordance with the tenets of the Declaration of Helsinki and the study protocol had been approved by the local independent ethics committee at the University of Savoie (Chambery, France).

2.1.2. Material

Participants sat in front of a large, custom-built box. An open frame (measuring 65 by 65 cm) was positioned vertically in the middle of the box and was oriented parallel to the participant's mid-sagittal. Depending on the experimental conditions, either an opaque board (preventing the participant from directly viewing his/her right hand) or a mirror (measuring 65 by 65 cm) with the reflective surface facing towards the participant's left (see Fig. 1) was positioned against the frame.

An electromechanical physiotherapy vibratory apparatus (Innovative Technology, France) was attached to the right biceps and triceps with elastic bands. In preliminary tests, we ensured that co-vibration (at an initial frequency of 80 Hz) did not induce arm displacement per se during flexion or extension. To this end, the participant positioned his/her right forearms at around 45° to the horizontal. If co-vibration provoked arm displacement (indicating an imbalance between the proprioceptive signals from the antagonist muscles (Gilhodes et al., 1986)), the frequency of one of the two vibrators was reduced until equilibrium was obtained (i.e. no arm movement). In Experiment 1, the frequency of the biceps vibrator was reduced to 70 Hz and 60 Hz in two and one participants, respectively, whereas the frequency of the triceps vibrator remained at 80 Hz. Performance was recorded with an electromagnetic motion capture system (FASTRACK™, Polhemus, Colchester, VT). A sensor was positioned on each index finger so that displacements of right and left index fingers in the X and Y axes (i.e. in the horizontal plane) were continuously recorded. In order to avoid wrist movements, participants wore splints on each hand. The data were sampled at a frequency of 60 Hz.

2.1.3. Procedure

The participants sat in front of the mirror box, with their arms positioned on each side of the wooden frame. Participants were required to describe circles of constant radius on a horizontal board by moving both hands continuously, simultaneously in a symmetrical mode and at freely-chosen, comfortable speed. The left hand moved clockwise and the right hand moved CCW. Participants started with their fingers at approximately the 12.00 position on the circle. Although the investigator demonstrated the task prior to the experiment, the horizontal board did not have a circular template and the participants were not given any online feedback on the quality of the circles actually described. Under all visual conditions, the participants were instructed to focus their visual attention on the lower boundary of the central frame (which allowed vision of both hands under the mirror and full vision conditions) and to tilt their head forward and to the left slightly. This ensured that head position was similar in all four visual conditions (Guerraz, Blouin, & Vercher, 2003; Guerraz, Caudron, Thomassin, & Blouin, 2011). The participants were told to stop moving their arms once they had described five circles. In half of the trials, sensorimotor disturbance was initiated immediately before the start of the motor task and was maintained throughout the task. When the task had been completed, the vibrators were switched off and participants were asked to move both arms freely and synchronously for a few seconds (to prevent muscle fatigue). Before data collection, the participants performed a few practice trials in order to familiarize themselves with the experimental conditions.

Four visual conditions were implemented (see Fig. 1): (i) mirror vision: the participant saw his/her left hand and forearm and his/her reflection in the mirror, whereas the right arm was out of sight; (ii) full vision: participants saw the left hand but also the right hand through the open frame; (iii) left hand vision: only the left hand and forearm were visible; (iv) no vision: eyes closed. The visual conditions were paired with two disturbance conditions (no disturbance vs. sensorimotor disturbance) to give a total of 8 experimental conditions in a within-subjects design. Each condition was repeated 4 times in pseudo-random order, yielding a total of 32 trials per participant.

2.1.4. Data analysis

Our analysis was based on that developed by Franz and Packman (2004), in which a continuous phase is computed for trajectories that do not form perfect circles or revolve around a stable center. Each point on a trajectory was individually associated with a figure that subtended exactly 360°. Using the two extremes of a 200 ms moving window, the tangential angle (TA) with respect to 12 o'clock was calculated for each point (n), where $xdif_n = x_{n+6} - x_{n-6}$ for the difference in displacement along the x axis, $ydif_n = y_{n+6} - y_{n-6}$ for the difference in displacement along the y axis and $TA_n = \arctan(xdif_n/ydif_n)$.

The instantaneous value for whole-circle variables (such as the period) was calculated by associating each point on the trajectory with a single circle. For each point, the algorithm searches backwards along the TA profile until it finds a start point s_n at which the TA differs from the TA at n by 180°. The algorithm then searches 180° forward to find an endpoint (e_n). The points between s_n and e_n approximate a circle for which the range (s_n to e_n) and period (circle duration) are then evaluated.

The coordinates of the circle's center were determined by taking the values halfway between the upper and lower extremes in the x and y axis, where center $x_n = \text{midpoint}[\min(x_{\text{range}}), \max(x_{\text{range}})]$ and center $y_n = \text{midpoint}[\min(y_{\text{range}}), \max(y_{\text{range}})]$. Next, the radius was calculated at n by measuring the length of a line drawn from the circle's center to n , where $radius_n = [(x_n - \text{center } x_n)^2 + (y_n - \text{center } y_n)^2]^{1/2}$. Next, the mean radii for the right and left hand were calculated for the continuous drawing of four circles.

Time-lag: Time-domain coordination was examined by cross-correlating the TAs of the left and right hand circles. To determine whether one hand preceded or followed the other, the time-lag was computed by identifying the location of the peak correlation coefficient. A negative time-lag value indicated that left hand displacement preceded right hand displacement, and vice versa.

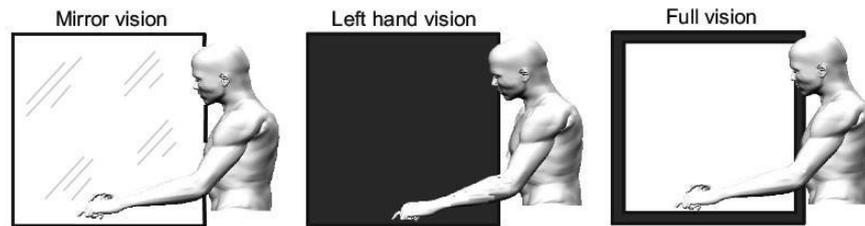


Fig. 1. Visual conditions of experiment 1. In the 'mirror condition' (left), participants can see the left hand and its reflection in the mirror. In the 'left hand vision' condition (middle), an opaque board prevents vision of the right hand. In the 'full vision' condition (right), the participants can see the right hand through the open frame. Eyes closed condition is not depicted.

2.1.5. Statistical analysis

Radius and time lag data were analyzed using $2 \times 4 \times 2$ [hand \times vision \times disturbance] repeated measures analysis of variance (ANOVAs), in a within-subjects design. For all ANOVAs, the recorded values were Huynh–Feldt-corrected and the partial eta squared (a measure of effect size) was noted. Pairwise post hoc comparisons were performed using the Newman–Keuls method. All analyses were performed with the udsAnova "R" statistical software package (<https://sites.google.com/site/udsanova/home>). The threshold for statistical significance was set to $p < .05$.

2.2. Results of Experiment 1

2.2.1. Circle size (radius) of left and right hand circles

2.2.1.1. Circle size (radius) in the absence of sensorimotor disturbance. In the absence of sensorimotor disturbance (Fig. 3A), the circles described by the left and right hands had similar radii (except in the left hand vision condition, in which right hand circles were smaller than left hand circles; pairwise post-hoc test, $p = .0001$). When the two hands were out of sight (i.e. no vision), the circles described by the left and right hands had smaller radii than under vision conditions but did not differ from each other ($p = .24$). Hence, bimanual coordination was maintained in the no vision condition (Fig. 3C).

2.2.1.2. Circle size (radius) in the presence of sensorimotor disturbance. When sensorimotor disturbance was applied to the right arm, the right hand circles were smaller than the left hand circles (by between 9% and 25%, depending on the visual condition (Fig. 2)). A contrast analysis indicated that this worsening in bimanual coordination was less pronounced in the full vision condition (9.2%) than in the no vision condition (15.5%) and the mirror vision (16.3%) condition (both $p < .05$). The latter two conditions did not differ significantly ($F(1,12) = 1.3$, $p = .27$). The percentage reduction in the latter two visual conditions was smaller than when only the left hand was visible (24.5%) ($p < .05$). For the sake of clarity, left hand–right hand differences are reported in Fig. 3C.

2.2.2. Time lag between the left and right arms

When all visual conditions were collapsed, the phase changed from leading with the left hand in the control condition towards leading with the right hand during sensorimotor disturbance (a main effect of disturbance: $F(1,12) = 6.6$, $p = .024$, $\eta_p^2 = .35$). However, this effect was limited (14 ms on average), and post-hoc analysis revealed that the difference was not statistically significant under any of the four visual conditions (p -values $> .06$ in all cases). The ANOVA also revealed a significant effect of vision ($F(3,36) = 5.6$, $p < .003$, $\eta_p^2 = .31$); with a significant (left-hand) phase lead when only the left hand was visible (50 ms) and to a lesser extent in the eyes closed condition (34 ms). The interaction between vision and disturbance was not statistically significant ($F(3,36) = .68$, $p = .56$, $\eta_p^2 = .06$).

2.2.3. The orientation of ellipse-like drawings

As can be seen in Fig. 2, the hand motions were elliptical rather than perfectly circular. There were clockwise and CCW tilts of the principal axis for the right and left hand respectively. In an additional analysis, we assessed the impact of experimental manipulation on the orientation of the major diameter (i.e. the principal axis) of motor productions. In the absence of disturbance, the orientation of the ellipse's principal axis (averaged across all visual conditions) was 47° clockwise for the right hand and 32° CCW for the left hand (Fig. 4). During sensorimotor disturbance, the principal axis of the ellipses moved towards a 12 o'clock position for both hands but the effect was greater for the vibrated hand (evidencing a hand \times disturbance interaction: $F(1,12) = 15.6$, $p < .002$, $\eta_p^2 = .56$). Post hoc analysis revealed that this effect achieved statistical significance ($p < .05$) for the vibrated arm only. Although the effect was less pronounced for full vision than for the other visual conditions, vision was associated with neither a significant main effect ($F(3,36) = 2.4$, $p = .08$, $\eta_p^2 = .28$) nor a significant interaction with hand or disturbance ($F(3,36) = 1.8$, $p = .15$, $\eta_p^2 = .13$).

2.3. Discussion of Experiment 1

The present results confirm an earlier observation of more efficient bimanual coupling under full vision or mirror vision conditions (relative to vision of one hand alone) (Franz & Packman, 2004). However, our results also revealed that there were only slight differences in bimanual coordination between the mirror vision and eyes closed conditions, regardless of whether or not sensorimotor disturbance was applied. Indeed, in the absence of sensorimotor disturbance, size differences between circles described with the left and right hands were only observed when the left hand was hidden. The eyes closed condition was associated with the lowest radii, as already reported by Zelaznik and Lantero (1996) for one-handed (non-coordinated) circle drawing. However, the radii decreased to the same extent for left and right hand circles and bimanual coordination was maintained.

When sensorimotor disturbance was applied to the right arm, right hand circles shrunk and marked left–right differences were therefore observed under all visual conditions. The reduction in circle size in response to vibration confirms an earlier observation (Verschuren, Swinnen, Cordo, & Dounskaia, 1999). However, bimanual coordination was less affected by sensorimotor disturbance in full vision conditions than in mirror vision and no vision conditions, which in turn were less affected than the fourth condition in which only the left hand was visible. The decrement in bimanual coordination associated with of sensorimotor disturbance was similar in the mirror and no-vision conditions. As reported previously, the participants described ellipses rather than perfect circles (Franz, Rowse, & Ballantine, 2002). The longest axis was between 12 and 3 o'clock for right hand circles and between 9 and 12 o'clock for left hand circles. Our results revealed that under all visual conditions, sensorimotor disturbance was associated with a significant mean

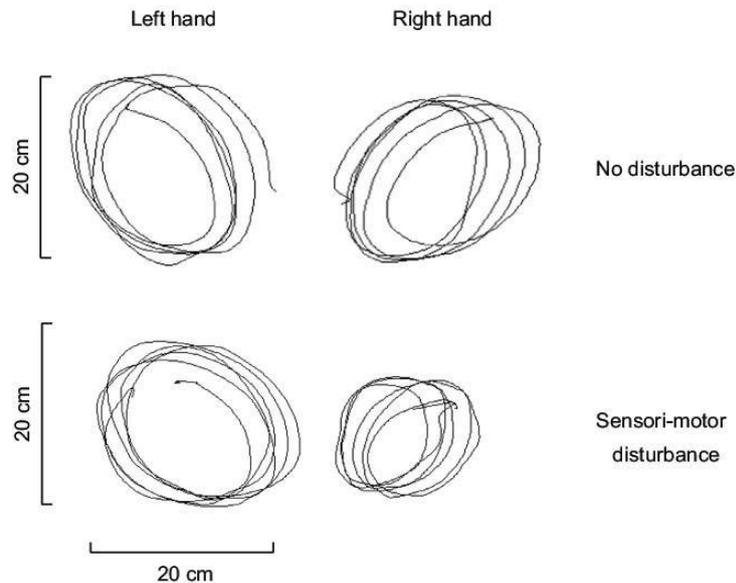


Fig. 2. Representative bimanual circle drawing in control (no disturbance—upper panel) and sensorimotor disturbance conditions applied to the right arm (lower panel) in the mirror condition. With sensorimotor disturbance, the radius of the circle drawn by the right hand is reduced.

CCW shift in the ellipse's long axis. Although our observation of an effect of sensorimotor disturbance is not surprising per se, a systematic CCW shift of drawing orientation is rather curious. This might have been caused by vibration imbalance during motor production. Although we checked that co-vibration did not induce arm displacement (either in flexion or extension) in a static position, we cannot be sure that this equilibrium was obtained during motor production. Indeed, it has been shown that the impact of vibration on illusory arm displacement or motor production depends on muscle contraction and length (Goodwin, McCloskey, & Matthews, 1972; Capaday & Cooke 1981, 1983), which of course vary during a drawing task.

Given the absence of a clear difference between mirror vision and no vision, we performed Experiment 2. This bimanual task consisted of synchronous, self-paced arm extension-flexion in the sagittal plane. The objective was to establish whether mirror reflection would be more helpful in an easier motor task that involved (i) only one joint for each arm and (ii) rotation about a single axis (the sagittal axis).

3. Experiment 2

3.1. Methods

3.1.1. Participants

Ten right-handed participants (7 females and 3 males; mean age: 23.9) took part in Experiment 2. None had a history of visual, proprioceptive or neuromuscular disease.

3.1.2. Material

The material was similar to that used in Experiment 1. Performances were recorded with the electromagnetic motion capture system, with sensors mounted on each splint at the wrist. The data were sampled at a frequency of 60 Hz.

3.1.3. Procedure

The procedure was similar to that of Experiment 1, except that the motor task consisted of arm extension-flexion. Before starting the trial, participants sat in front of the mirror box with their forearms positioned horizontally. They were then

required to synchronously extend and flex their arms in the sagittal plane and at a comfortable, freely-chosen speed. The participants were told not to touch the horizontal base of the box or their shoulders. Once five extension-flexion movements had been performed, the investigator told the participants to stop. As in Experiment 1, the four visual conditions (mirror vision, full vision, left hand vision and no vision) were matched with two disturbance conditions (no disturbance and sensorimotor disturbance), giving a total of eight experimental conditions in a within-subjects design. Each condition was repeated four times in pseudo-random order, yielding a total of 32 trials per participant.

3.1.4. Data analysis

3.1.4.1. Amplitude of arm movements. The amplitude of each sub-movement (i.e. flexion and extension, separately) was calculated as the peak-to-peak arm anteroposterior displacement in the sagittal plane (measured in degrees). For each trial, the results of eight sub-movements were averaged.

Time-lag: The extent of time-domain coordination between the arms was examined by cross-correlating the respective angular displacements.

3.1.5. Statistical analysis

Movement amplitude and time lag were analyzed using a $2 \times 4 \times 2$ [hand \times vision \times disturbance] repeated measures ANOVA in a within-subjects design. For all ANOVAs, the recorded values were Huynh-Feldt-corrected and the partial eta squared was noted. Pairwise post hoc tests were performed using the Newman-Keuls method. The threshold for statistical significance was set to $p < .05$.

3.2. Results

3.2.1. Amplitude of arm movements in the absence of sensorimotor disturbance

In the absence of sensorimotor disturbance and under all visual conditions (Fig. 6A), the amplitude of right arm movements was slightly larger (by $\sim 3^\circ$, on average) than that of left arm movements (pairwise tests: $ps < .05$) (Fig. 5). This left-right difference was similar under all four visual conditions (contrast analysis: $ps > .05$). As observed in the circle drawing task in Experiment 1, both left and right arm movements tended to be less ample in eyes closed condition. Left hand-right hand differences are reported in Fig. 6C.

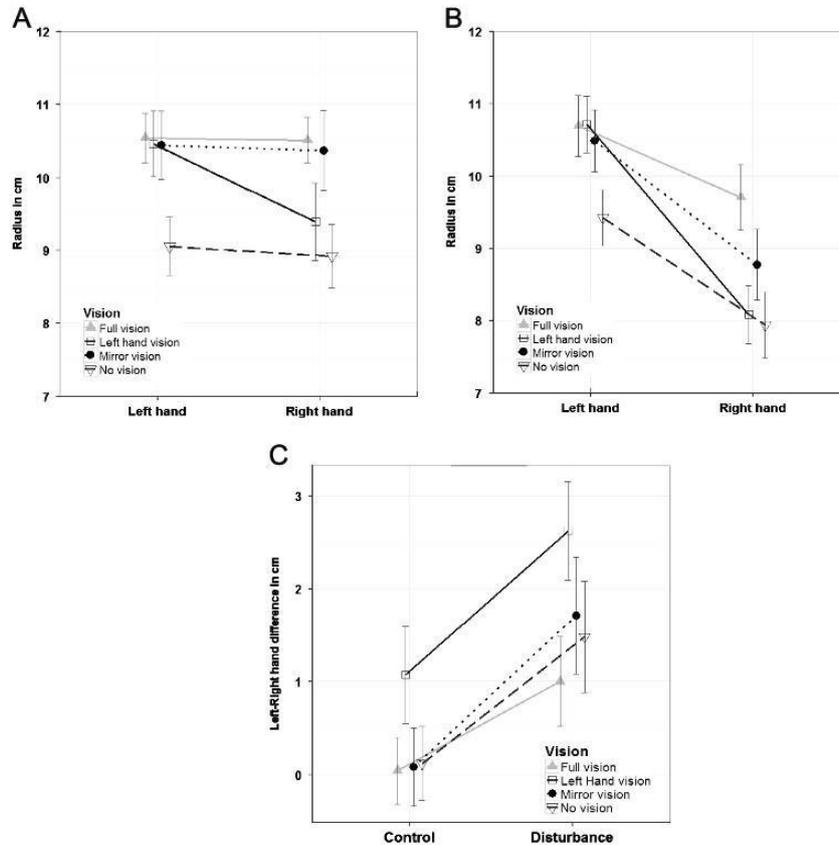


Fig. 3. Mean circle size (radii) for left and right hands and four visual conditions in the control (A) and sensorimotor disturbance (B) conditions. The mean difference between left and right circle radius in the four visual conditions is depicted in C. A positive value indicates that the left hand circle radius was greater than the right hand one. Error bars represent confidence interval.

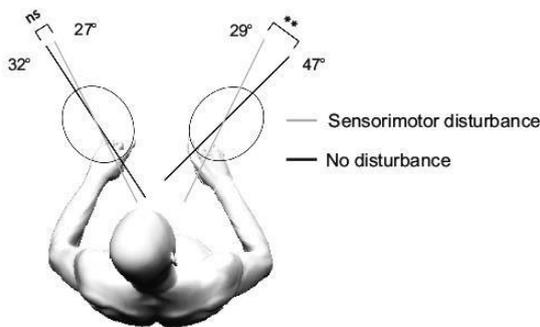


Fig. 4. Representation of the mean principal axis for the right and left hands drawings in the control and disturbance conditions.

3.2.2. Amplitude of arm movements in the presence of sensorimotor disturbance

In the presence of sensorimotor disturbance (Fig. 6B), the angular amplitude of right arm movements was significantly lower than that of the left arm under all four visual conditions (post hoc test: $p < .05$) (Fig. 6). However, the difference between right and left arm movements was smaller in the full vision condition ($m = 5.6^\circ$) than in the other three visual conditions (no vision: $m = 8.5^\circ$; mirror

vision: $m = 9.8^\circ$; left hand vision: $m = 10.4^\circ$). This finding was confirmed in contrast analysis (full vision vs. no vision: $p = .05$; full vision vs. mirror vision: $p = .03$; full vision vs. left hand vision: $p = .02$). Contrast analysis also revealed that the difference between right and left arm movements in the presence of sensorimotor disturbance was similar in the no vision, mirror vision and left hand vision conditions (mirror vision vs. left hand vision: $p = .37$; mirror vision vs. no vision: $p = .48$; no vision vs. left hand vision: $p = .73$). Left hand–right hand differences are reported in Fig. 6C.

3.2.3. Time lag between left and right arms

No significant phase lags between right and left hand displacements were observed in any of the visual/disturbance conditions. An ANOVA confirmed the absence of significant main effects of vision ($F(3,27) = 1.06$, $p = .38$) and disturbance ($F(1,9) = .76$; $p = .41$) and the absence of a significant interaction between the two factors ($F(3,27) = .49$; $p = .69$).

3.3. Discussion of Experiment 2

In Experiment 2, the bimanual task consisted of synchronous, self-paced arm extension–flexion in the sagittal plane. Our results revealed that in the absence of sensorimotor disturbance, right arm movements were more ample than left arm movements. One can hypothesize that this difference is related to the participant's

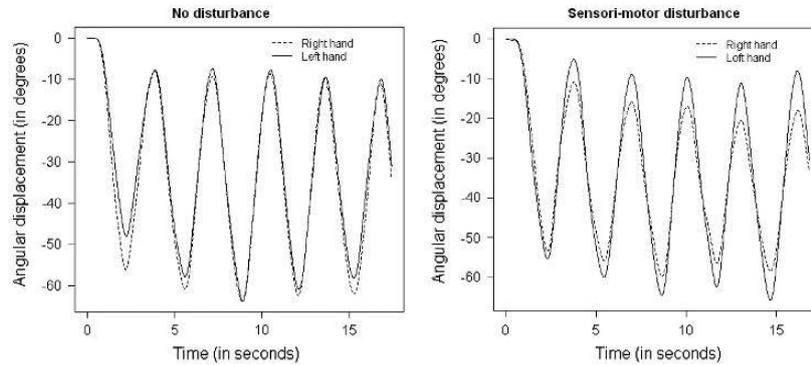


Fig. 5. Representative bimanual flexion-extension trials under control and sensorimotor disturbance conditions. The trials depicted were performed in the eyes closed condition. Overall, the mean angular excursion collapsed across all visual and disturbance conditions and the two hands was 53.3° for a mean duration of 1.71 s per sub-movement.

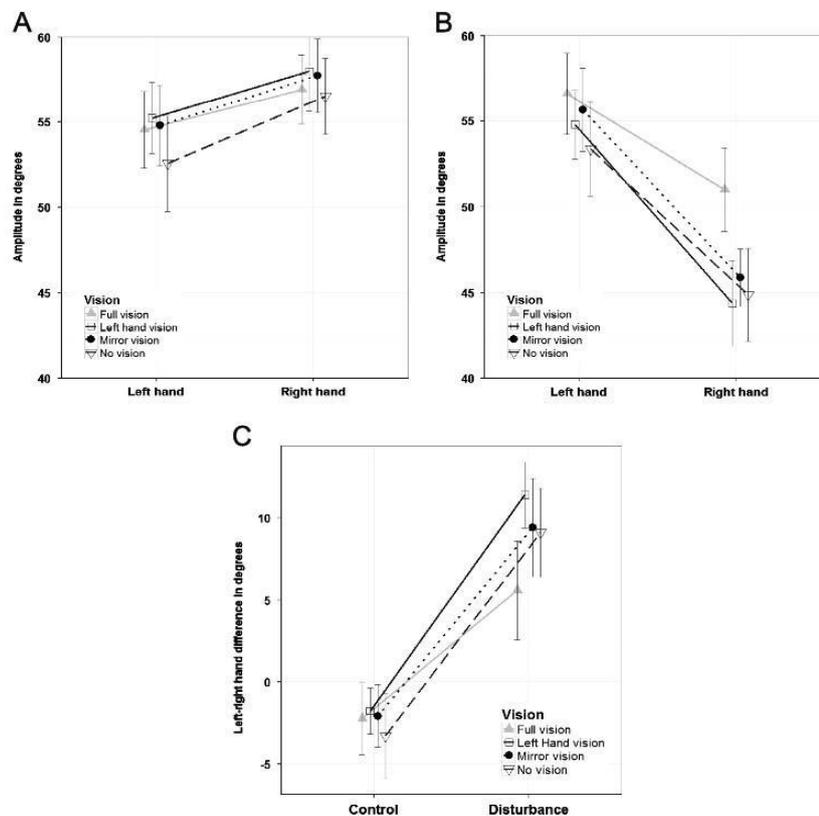


Fig. 6. Mean angular amplitude (in degrees) of left and right arms in the four visual conditions and in the control (A) and sensorimotor disturbance (B) conditions. The lower panel (C) depicts the mean difference between left and right excursion in the four visual conditions. A positive value indicates that the left arm angular excursion was larger than the right arm excursion. Error bars represent confidence interval.

head position during the experiment (slightly tilted leftward and forward). Although head tilt is well known to affect hand/arm motor action (Guerraz et al., 2003), other explanations are credible. Given that the head was slightly tilted forward, the participant might have made smaller left arm movements in order to avoid hitting his/her face (i.e. by allowing a safety margin).

In contrast to Experiment 1, we did not observe a clear effect of the visual condition on bimanual coordination (i.e. left–right differences) in the absence of sensorimotor disturbance. When sensorimotor disturbance was applied, it had less impact on bimanual coordination and/ motor performance in the full vision condition than in the other visual conditions. As was found for Experiment 1,

there were no significant differences between mirror vision and no vision conditions.

4. General discussion

The present results confirm earlier observations of complex movements (such as circle drawing) for which bimanual coupling is more effective under full vision or mirror vision conditions than when only one hand is visible. Indeed, the results of Experiment 1 showed that in the absence of sensorimotor disturbance and when participants saw only one hand (the left hand), the circle size produced by the hidden hand (i.e. the right hand) was smaller than that of the seen hand. This difference was not observed under full vision or “mirror facilitation” conditions. This phenomenon has already been reported for both the left and the right hands by Franz and Packman (2004). When sensorimotor disturbance was applied to the hidden arm, a similar difference between the left and right hands was observed for all visual conditions. However, the largest difference in bimanual coupling still occurred when only one hand was visible.

The results of Experiments 1 and 2 also revealed that bimanual coupling was less affected by sensorimotor disturbance in full vision than in mirror vision. For the bimanual circle drawing task, we were surprised to find that there was no difference in motor performance between the mirror vision and the eyes closed conditions (and regardless of whether or not sensorimotor disturbance was applied). Based on the absence of difference between these two visual conditions, we performed Experiment 2—a bimanual task in which both arms were synchronously moved in self-paced extension-flexion in the sagittal plane. The purpose was to investigate whether mirror reflection would be more helpful in this relatively easy motor task (which involved only one joint for each arm and rotations about the sagittal plane only). As in Experiment 1, we did not find any difference between the mirror vision and the eyes closed conditions. This conclusion could not have been drawn in earlier studies in which mirror vision was compared with full vision and vision of one hand only but never with an eyes closed condition.

The fact that coordination was better with full vision than with mirror vision in the presence of sensorimotor disturbance (and in both Experiments 1 and 2) is not particularly surprising. Indeed, when participants can see their two hands (full vision), visual feedback can be used directly to compare the amplitude of motion of the two arms. Online corrections can therefore limit the impact of the disturbance (Reynolds & Day, 2012; Day & Lyon, 2000). In contrast, when visual information about the right arm actually consists of the mirror reflection of the left arm, visual correction of the right arm's trajectory is impossible because trajectory errors cannot be visually detected (as in the eyes closed condition).

Furthermore, the fact that mirror vision and no vision conditions generated the same pattern of results in the circle drawing task (i.e. better coordination than with vision of one hand only) raises the question of which processes are at work under these various visual conditions. It has been hypothesized that the symmetry of apparent bimanual movement in mirror vision enhances spatial coupling of the two hands in a manner similar to that produced by actual vision (Franz & Packman, 2004). It has further been suggested that the mirror neuron system (Buccino, Solodkin, & Small, 2006; Filimon, Nelson, Hagler, & Sereno, 2007; Ramachandran & Altschuler, 2009) is involved in mirror facilitation (Franz & Packman, 2004; Ramachandran & Altschuler, 2009). The mirror neurons may provide a direct interface between the action viewed and the action produced. Although this hypothesis is relevant in some cases, it cannot account for the pattern of results observed here (i.e. better bimanual coupling in the absence of vision than with vision of one hand only, and the similar coupling in the absence of vision and with mirror vision). Furthermore, several recent electrophysiological studies

(Praemastra, Torney, Rawle, & Miall, 2011; Funase, Tabira, Higashi, Liang, & Kasai, 2007) and functional magnetic resonance imaging studies (Fink, Marshall, Frith, Frackowiak, & Dolan, 1999; Michielsen et al., 2011) have failed to demonstrate the mirror neuron system's involvement in the mirror box paradigm. In contrast, Michielsen et al.'s study of stroke patients revealed the activation of brain areas known to be involved in self-awareness and spatial attention (the precuneus and posterior cingulate cortex). Similar results have previously been reported in healthy subjects (Fink et al., 1999).

Several researchers have reported on the effect of attentional asymmetry on bimanual tasks (Franz, 2004; Buckingham et al., 2011; Peters, 1981). In his pioneering work, Peters (1981) suggested that attention was divided asymmetrically between the two hands, with the right hand receiving more attentional resources in right-handed people. Consequently, right handers perform worse in a bimanual tapping task when the left hand is assigned a more attentionally demanding portion of the task than the right hand. The decrement in bimanual coupling when only one hand is visible might result from this type of attentional bias towards that hand. On the same lines, providing subjects with a virtual right hand (a third hand!) might divert their attention towards the hidden or proprioceptive hand. This attentional hypothesis might also account for the participant's tendency to change from leading with the left hand in the absence of sensorimotor disturbance to leading with the right hand in the presence of sensorimotor disturbance (as observed in Experiment 1). Indeed, co-vibrating the right arm muscles might partly redirect the focus of attention towards that arm and therefore reduce the asymmetry introduced by the mirror-paradigm set-up. This hypothesis could be tested in experiments in which visual attention is manipulated.

The absence of a difference between the full vision, mirror vision and no vision conditions in Experiments 1 and 2 in the absence of sensorimotor disturbance indicates that bimanual performance is largely mediated by either proprioceptive afferents or efferent signals rather than visual signals. In Experiments 1 and 2, the involvement of muscle proprioceptive afferents was unambiguously evidenced by the large decrease in bimanual performance when the right arm muscles were co-vibrated. On the same lines, Spencer, Ivry, Cattaert, and Semjen (2005) observed circle size in a bimanual drawing task and reported that spatial coupling was clearly degraded in patients who were deprived of somatosensory feedback. The researchers suggested that the integration of somatosensory signals from the two hands is important for fine-tuning and maintaining the movement trajectories. In contrast, these signals appeared to be less important for achieving temporal coupling—indicating that efferent signals from the two limbs may be sufficient to sustain the basic temporal pattern on a cyclic basis (Spencer et al., 2005).

Overall, our results failed to show that mirror vision led to better bimanual motor coordination than the absence of vision. This is consistent with recent reviews that have questioned the benefit of mirror therapy over mental imagery or bimanual coupling in recovery from hemiparesis (see Rothgangel, Braun, Beurskens, Seitz, & Wade, 2011; Moseley, Gallace, & Spence, 2008). However, the mirror paradigm is particularly valuable because it enables us to (i) study the effects of visual afferent inputs on kinesthesia (Guerraz et al., 2012) and (ii) elicit phantom limbs that may not have been sensed for a long time in some amputees (Ramachandran & Hirstein, 1998).

Acknowledgements

The authors wish to thank Dr David Fraser (Biotech Communication, Damery, France) for improving the manuscript's English and anonymous reviewers for their helpful and constructive comments.

References

- Altschuler, E. L. (2005). Interaction of vision and movement via a mirror. *Perception*, 34, 1153–1161.
- Bangert, A. S., Reuter-Lorenz, P. A., Walsh, C. M., Schachter, A. B., & Seidler, R. D. (2010). Bimanual coordination and aging: Neurobehavioral implications. *Neuropsychologia*, 48, 1165–1170.
- Bock, O., Pipereit, K., & Mierau, A. (2007). A method to reversibly degrade proprioceptive feedback in research on human motor control. *Journal of Neuroscience Methods*, 160, 246–250.
- Buccino, G., Solodkin, A., & Small, S. L. (2006). Functions of the mirror neuron system: Implications for neurorehabilitation. *Cognitive and Behavioral Neurology*, 19, 55–63.
- Buckingham, G., Main, J. C., & Carey, D. P. (2011). Asymmetries in motor attention during a cued bimanual reaching task: Left and right handers compared. *Cortex*, 47, 432–440.
- Capaday, C., & Cooke, J. D. (1981). The effects of muscle vibration on the attainment of intended final position during voluntary human arm movements. *Experimental Brain Research*, 42, 228–230.
- Capaday, C., & Cooke, J. D. (1983). Vibration induced changes in movement-related EMG activity in humans. *Experimental Brain Research*, 52, 139–146.
- Day, B. L., & Lyon, I. N. (2000). Voluntary modification of automatic arm movements evoked by motion of a visual target. *Experimental Brain Research*, 130, 159–168.
- Dohle, C., Püllen, J., Nakaten, A., Küst, J., Rietz, C., & Karbe, H. (2009). Mirror therapy promotes recovery from severe hemiparesis: A randomized controlled trial. *Neurorehabilitation Neural Repair*, 23, 209–217.
- Filimon, F., Nelson, J. D., Hagler, D. J., & Sereno, M. L. (2007). Human cortical representations for reaching: Mirror neurons for execution, observation, and imagery. *NeuroImage*, 37, 1315–1328.
- Fink, G. R., Marshall, J. C., Frith, C. D., Frackowiak, R. S., & Dolan, R. J. (1999). The neural consequences of conflict between intention and the senses. *Brain*, 122, 497–512.
- Franz, E. A. (2004). Attentional distribution of task parameters to the two hands during bimanual performance of right- and left-handers. *Journal of Motor Behavior*, 36, 71–81.
- Franz, E. A., & Packman, T. (2004). Fooling the brain into thinking it sees both hands moving enhances bimanual spatial coupling. *Experimental Brain Research*, 157, 174–180.
- Franz, E. A., Rowse, A., & Ballantine, B. (2002). Does handedness determine which hand leads in a bimanual task? *Journal of Motor Behavior*, 34, 402–412.
- Funase, K., Tabira, T., Higashi, T., Liang, N., & Kasai, T. (2007). Increased corticospinal excitability during direct observation of self-movement and indirect observation with a mirror box. *Neuroscience Letters*, 419, 108–112.
- Gilhodes, J. C., Roll, J. P., & Tardy-Gervet, M. F. (1986). Perceptual and motor effects of agonist-antagonist muscle vibration in man. *Experimental Brain Research*, 61, 395–402.
- Goodwin, G. M., McCloskey, D. I., & Matthews, P. B. C. (1972). The contribution of muscle afferents to kinaesthesia shown by vibration induced illusions of movement and by the effects of paralyzing joint afferents. *Brain*, 95, 705–748.
- Guerraz, M., Blouin, J., & Vercher, J. L. (2003). From head orientation to hand control: Evidence of both neck and vestibular involvement in hand drawing. *Experimental Brain Research*, 150, 40–49.
- Guerraz, M., Caudron, S., Thomassin, N., & Blouin, J. (2011). Influence of head orientation on visually and memory-guided arm movement. *Acta Psychologica*, 136, 390–398.
- Guerraz, M., Provost, S., Narrasson, R., Brugnion, A., Virolle, S., & Bresciani, J. P. (2012). Integration of visual and proprioceptive afferents in kinaesthesia. *Neuroscience*, 223, 258–268.
- Metral, M., Blettery, B., Bresciani, J. P., Luyat, M., & Guerraz, M. (2013). Trying to move your unseen static arm modulates visually-evoked kinesthetic illusion. *PLoS ONE*, 8, e80360. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0080360>.
- Michielsens, M. E., Smits, M., Ribbers, G. M., Stam, H. J., van der Geest, J. N., Bussmann, J. B., et al. (2011). The neuronal correlates of mirror therapy: An fMRI study on mirror induced visual illusions in patients with stroke. *Journal of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry*, 82, 393–398.
- Moseley, G. L., Gallace, A., & Spence, C. (2008). Is mirror therapy all it is cracked up to be? *Pain*, 138, 7–10.
- Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: The Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, 9, 97–113.
- Peters, M. (1981). Attentional asymmetries during concurrent bimanual performance. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 33, 171–196.
- Praamstra, P., Torney, L., Rawle, C. J., & Miall, R. C. (2011). Misconceptions about mirror induced motor cortex activation. *Cerebral Cortex*, 21, 1935–1940.
- Ramachandran, V. S., & Altschuler, E. L. (2009). The use of visual feedback, in particular mirror visual feedback, in restoring brain function. *Brain*, 132, 1693–1710.
- Ramachandran, V. S., & Hirstein, W. (1998). The perception of phantom limbs. The D. O. Hebb lecture. *Brain*, 121, 1603–1630.
- Reynolds, R. F., & Day, B. L. (2012). Direct visuomotor mapping for fast visually-evoked arm movements. *Neuropsychologia*, 50, 3169–3173.
- Ribot, E., Roll, J. P., & Gauthier, G. M. (1986). Comparative effects of whole-body vibration on sensorimotor performance achieved with a mini-stick and a macro-stick in force and position control modes. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, 57, 792–799.
- Roll, J. P., Vedel, J. P., & Ribot, E. (1989). Alteration of proprioceptive messages induced by tendon vibration in man: A microneurographic study. *Experimental Brain Research*, 76, 213–222.
- Rosen, B., & Lundborg, G. (2005). Training with a mirror in rehabilitation of the hand. *Scandinavian Journal of Plastic and Reconstructive Surgery and Hand Surgery*, 39, 104–108.
- Rothgangel, A. S., Braun, S. M., Beurskens, A. J., Seitz, R. J., & Wade, D. T. (2011). The clinical aspects of mirror therapy in rehabilitation: A systematic review of the literature. *International Journal of Rehabilitation Research*, 34, 1–13.
- Rothwell, J. C., Traub, M. M., Day, B. L., Obeso, J. A., Thomas, P. K., & Marsden, D. C. (1982). Manual motor performance in a deafferented man. *Brain*, 105, 515–542.
- Spencer, R. M. C., Ivry, R. B., Cattaert, D., & Semjen, A. (2005). Bimanual coordination during rhythmic movements in the absence of somatosensory feedback. *Journal of Neurophysiology*, 94, 2901–2910.
- Swinnen, S. P., Puttemans, V., Vangheluwe, S., Wenderoth, N., Levin, O., & Dounskaia, N. (2003). Directional interference during bimanual coordination: Is interlimb coupling mediated by afferent or efferent processes. *Behavioral Brain Research*, 139, 177–195.
- Teasdale, N., Forget, R., Bard, C., Paillard, J., Fleury, M., & Lamarre, Y. (1993). The role of proprioceptive information for the production of isometric forces and for handwriting tasks. *Acta Psychologica*, 82, 179–191.
- Verschuren, S. M., Swinnen, S. P., Cordo, P. J., & Dounskaia, N. V. (1999). Proprioceptive control of multijoint movement: Unimanual circle drawing. *Experimental Brain Research*, 127, 171–181.
- Zelaznik, H. N., & Lantero, D. (1996). The role of vision in repetitive circle drawing. *Acta Psychologica*, 92, 05–18.

PASSIVE OR SIMULATED DISPLACEMENT OF ONE ARM (BUT NOT ITS MIRROR REFLECTION) MODULATES THE INVOLUNTARY MOTOR BEHAVIOR OF THE OTHER ARM

C. BRUN,^a M. METRAL,^{a,b} M. CHANCEL,^{a,p}
A. KAVOUNOUDIAS,^c M. LUJAT^d AND M. GUERRAZ^{*,q}

^a Univ. Savoie, LPNC, F-7300 UMR 5105 Chambéry, CNRS, France

^b Univ. Lille 3, Laboratory of Functional Neurosciences and Pathologies, EA 4559, Villeneuve d'Ascq, France

^c Aix-Marseille Univ. CNRS, LRIA UMR 7260, Marseille, France

Abstract—Recent studies of both healthy and patient populations have cast doubt on the mirror paradigm's beneficial effect on motor behavior. Indeed, the voluntary arm displacement that accompanies reflection in the mirror may be the determining factor in terms of the motor behavior of the contralateral arm. The objective of the present study was to assess the respective effects of mirror reflection and arm displacement (whether real or simulated) on involuntary motor behavior of the contralateral arm following sustained, isometric contraction (Kohnstamm phenomenon). Our results revealed that (i) passive displacement of one arm (displacement of the left arm via a motorized manipulandum moving at 4°/s) influenced the velocity of the Kohnstamm phenomenon (forearm flexion occurring shortly after the cessation of muscle contraction) in the contralateral arm and (ii) mirror vision had no effect. Indeed, the velocity of the Kohnstamm phenomenon tended to be adjusted to match the velocity of the passive displacement of the other arm. In a second experiment, arm displacement was simulated by vibrating the triceps at 25, 50 or 75 Hz. Results showed that the velocity of the Kohnstamm phenomenon in one arm increased with the vibration frequency applied to the other arm. Our results revealed the occurrence of bimanual coupling because involuntary displacement of one arm was regulated by muscle-related information generated by the actual or simulated displacement of the other arm. In line with the literature data on voluntary motor behavior, our study failed to evidence an additional impact of mirror vision on involuntary motor behavior. © 2014 IBRO. Published by Elsevier Ltd. All rights reserved.

Key words: mirror paradigm, bimanual coupling, Kohnstamm phenomenon, muscular afferents.

*Corresponding author. Address: Laboratory of Psychology and NeuroCognition, UMR 5105 CNRS – University of Savoie, BP 1104, 73011 Chambéry Cedex, France. Tel: +33-4-79-75-91-86; fax: +33-4-79-75-85-99.

E-mail address: Michel.guerraz@univ-savoie.fr (M. Guerraz).

Abbreviations: ANOVA, analysis of variance; iEMG, integrated EMG values; MVC, maximum voluntary contraction.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroscience.2014.11.036>

0306-4522/© 2014 IBRO. Published by Elsevier Ltd. All rights reserved.

INTRODUCTION

Over the last 10 years, the mirror paradigm has been considered as a treatment option for restoring brain function in general (Rosen and Lundborg, 2005; Dohle et al., 2009; Ramachandran and Altschuler, 2009) and promoting recovery from hemiparesis and hemiplegia in particular. In this mirror paradigm, the participant sits in front of a mirror oriented parallel to the body midline, with its reflective surface facing one limb and blocking the view of the other. When looking into the mirror, the participant sees the reflection of one limb which position coincides with that of the other (unseen) limb. This arrangement can create vivid visual illusions whereby movement of an intact limb in hemiparetic patients may be perceived as affecting the paretic (unseen) limb. However, after early enthusiasm for mirror therapy, the true benefit of this approach (notably when compared with therapies such as bimanual coupling) in recovery from hemiparesis is now being questioned (for a review, see Rothgangel et al., 2011).

Metral et al. (2014) recently assessed the mirror paradigm's role in the motor control of bimanual coordination tasks performed by healthy participants during sensorimotor disturbance in four visual conditions (i) mirror vision (i.e. with the non-dominant arm reflected in a mirror and the dominant arm hidden), (ii) full vision (i.e. both arms visible), (iii) with only the non-dominant arm visible and (iv) with the eyes closed. The participants were required to produce synchronous movements of both arms while sensorimotor disturbance was applied to their dominant arms (co-vibration of antagonistic muscles – the biceps and the triceps). This disturbance substantially decreased the sensitivity of position perception (Roll et al., 1989; Bock et al., 2007) and altered the subject's ability to perform coordinated visuomotor or postural tasks (Gillhodes et al., 1986; Oullier et al., 2009) and bimanual coupling, that is, coupling between the two hands constrained in spatial or temporal terms (Swinen, 2002; Swinnen et al., 2003). Although mirror reflection of one arm can induce consistent, vivid, perceptual illusions (Holmes et al., 2004; Zampini et al., 2004; Mercier and Sirigu, 2009; Ramachandran and Altschuler, 2009; Guerraz et al., 2012; Metral et al., 2013), Metral et al.'s (2014) results confirmed that mirror vision is not highly effective in modulating voluntary motor behavior. Indeed, although performance in synchronous movements was higher in the condition of mirror vision as compared to vision of only

the non-dominant arm, the motor performance was no better in the mirror vision condition than in the eyes-closed condition – regardless of whether or not sensorimotor disturbance was applied. In contrast, full vision of the two hands facilitated synchronous movements in the condition of sensorimotor disturbance.

The fact that it is difficult to demonstrate mirror vision's impact on voluntary, bimanual, coordinated movements does not imply that mirror vision has no effect (or a limited effect) on motor control as a whole. Hence, the objective of the present study was to further investigate the mirror paradigm's impact on motor control in the context of involuntary (rather than voluntary) motor behavior. After performing an intense, long-lasting, isometric muscle contraction, involuntary movements may occur as a consequence of post-contraction muscle activity (Craske and Craske, 1986; Gurfinkel and Levick, 1989; Ghafouri et al., 1998; Ivanenko et al., 2006; Duclos et al., 2007). This phenomenon was first described by Kohnstamm in 1915. It can be easily experienced by strongly pushing or pulling with the arms against a fixed support for half a minute. Shortly after the cessation of isometric muscle contraction, the arms rise slowly and involuntarily – giving a feeling of lightness. This phenomenon is thought to be related to both peripheral components (increased afferent inflow after sustained contraction; see Gregory et al., 1987; Hagbarth and Nordin, 1998) and central components (prolonged excitation of central structures; see Duclos et al., 2007). Dissociating actual and perceived body position (and therefore manipulating body representation) has been shown to modulate this involuntary motor behavior. Wells (1944) used the Kohnstamm phenomenon (which can also occur in the legs) to demonstrate the influence of somesthetic inputs from the neck on limb muscles in humans and showed that the extension of the knee joints following sustained isometric contraction becomes asymmetric when the head is turned toward one shoulder. Interestingly, Gurfinkel and Levick (1991) showed that modulation of the Kohnstamm phenomenon occurred regardless of whether the head's postural changes were actual or only perceived; dissociation was achieved by vibration of neck muscles, hypnosis or use of a return phenomenon. Considering that the mirror paradigm is an easy way to dissociate actual and perceived arm position, we set out to modulate the Kohnstamm phenomenon in one arm (the right arm) by using a mirror to provide participants with a false visual representation of that arm. After a long-lasting isometric contraction of the biceps of the right (unseen) arm, participants were required to look at their left arm and its reflected image through a mirror positioned in the sagittal plane. The left arm was either static or moved passively by a motorized manipulandum.

The results of this first experiment (referred to as Experiment 1) revealed that (i) passive displacement of the left arm clearly modulated the kinematics of the involuntary right arm displacement following effort (i.e. Kohnstamm phenomenon) and (ii) unexpectedly, mirror manipulation had no additional effect. To determine whether proprioceptive input generated by passive

displacement of the left arm might be responsible for the modulation of the contralateral post-contraction, a second experiment was performed. Passive displacement of the left arm was replaced by simulated displacement of that same arm via the use of vibratory stimulation (Goodwin et al., 1972; Gilhodes et al., 1986). Our results showed that vibratory stimulation of arm movement modulated the kinematics of the Kohnstamm phenomenon in the same way as passive displacement did.

EXPERIMENTAL PROCEDURES OF EXPERIMENT 1

Participants

Twelve participants (7 females and 5 males; mean (SD) age = 22.1 (2.3) years) took part in Experiment 1. All but one were right-handed (as determined in the Edinburgh Inventory Test – Oldfield, 1971). As reported in the literature, some individuals do not show the Kohnstamm phenomenon (Craske and Craske, 1986; Gurfinkel and Levick, 1991; Ivanenko et al., 2006), and so we screened the participants for the Kohnstamm phenomenon in a preliminary experiment. Twelve of the 17 screened participants displayed the Kohnstamm phenomenon on the first application and therefore took part in Experiment 1. None of the 12 volunteers had a history of visual, proprioceptive or neuromuscular disease, and all provided their prior, written, informed consent to participation in the experiment. The experiment was performed in accordance with the tenets of the Declaration of Helsinki and the study protocol had been approved by the local independent ethics comity (Ethics comity LLSH, Chambery, France).

Material

Participants sat in front of a large, custom-built box. Depending on the experimental conditions, either an opaque board (measuring 65 by 65 cm and preventing the participant from directly viewing his/her right hand) or a mirror (measuring 65 by 65 cm) with the reflective surface facing toward the participant's left was positioned vertically in the middle of the box and was oriented parallel to the participant's mid-sagittal plane. The participants' forearms were positioned on each side of the mirror (or opaque board) and were held by two manipulanda devices (wooden arms on which subjects placed their forearms and hands) positioned at 30° to the horizontal in the starting position (Fig. 1). The distances between the manipulanda and the mirror were adjusted so that the mirror image of the left arm coincided with the position of the right arm. The right manipulandum was fixed, whereas the left manipulandum was motorized (with a low-noise direct current motor) and could rotate (via a remote controller) to flex the participant's left elbow joint. The participant's forearms were adjusted on the manipulandum so that the axis of motorized rotation coincided exactly with the elbow joint.

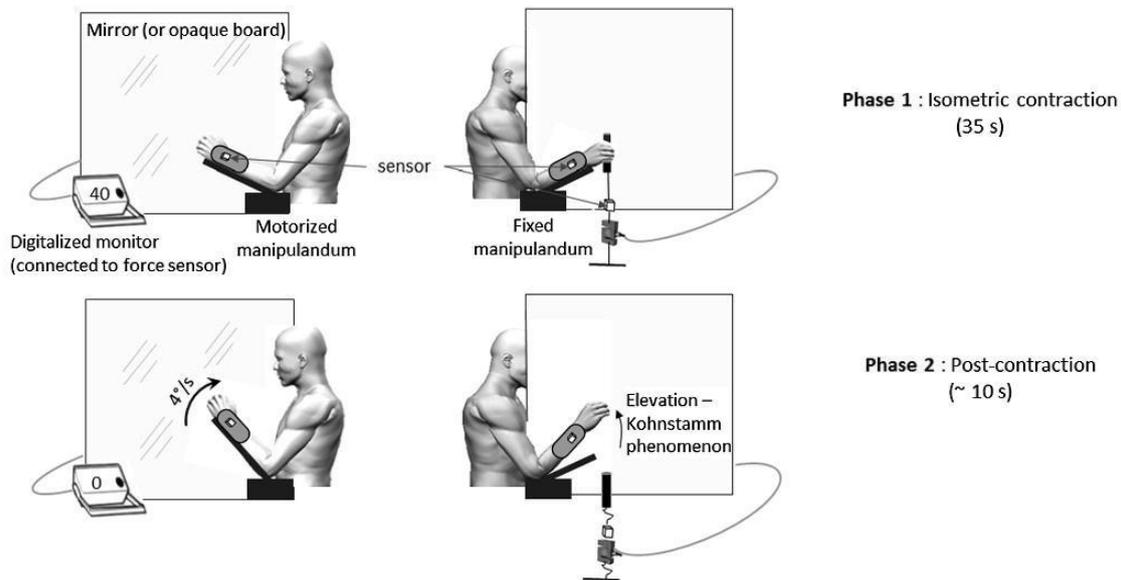


Fig. 1. The experimental setup. The participant sat at a table facing a box which was compartmentalized by a mirror reflecting the image of his/her left arm. This mirror could be covered, depending on the experimental condition. The manipulandum supporting the left arm was motorized and could flex the arm at the elbow joint at a velocity of $4^\circ/\text{s}$. With their right hand, the participant pulled on a handle fixed to a force sensor (in phase 1) with a constant, isometric force of approximately 40% of the MVC for 35 s. In phase 2, the participant stopped pulling, let go of the handle and was not meant to resist any involuntary arm displacements.

In order to avoid wrist movements, participants wore splints on each hand. Displacements of the forearms were recorded with an electromagnetic motion capture system (Polhemus Fastrak™, Colchester, VT). A sensor was positioned on each splint, so that continuous data on the two forearms' angles were provided. A third sensor was positioned on the handle used to measure isometric forces in the contraction period; it detected the moment when the participant let go of the handle following the contraction period. Data were sampled at a frequency of 30 Hz.

To ensure that muscle activity during the contraction period was similar under the different experimental conditions, EMG activities of the biceps and triceps brachii of the right arm were recorded. Surface electrodes were placed 3 cm apart longitudinally over the bellies of the muscles. A reference electrode was attached to a body area far from the studied muscles. The EMG data were sampled at 1000 Hz with a Biopac device (Biopac Systems Inc., CA, United States).

Procedures

To evoke the Kohnstamm phenomenon (i.e. involuntary motor behavior) in the right arm, participants held a handle (fixed to a force sensor via a strap: Digital Analyser, Multi-Myometer, MIE Medical Research Ltd., Leeds, UK) with their right hand and pulled on it with a constant, isometric force (at approximately 40% of the maximum voluntary contraction (MVC) measured prior to the experimental session) for 35 s (Ivanenko et al.,

2006; Duclos et al., 2007). The exerted force was recorded, digitized and displayed on a monitor positioned on the left side of the custom box. Participants were asked to adjust the force on this basis. After 35 s, participants were told to stop pulling, to focus their visual attention on either the mirror or the opaque board positioned in the sagittal plane and then to gently let go of the handle. Before doing so, they were asked to tilt their head forward and to the left slightly. This ensured that the right arm was out of sight. Participants were told not to resist to any involuntary arm displacements (i.e. Kohnstamm phenomenon).

In half the trials, the participant's left forearm was flexed passively at a constant velocity of $4^\circ/\text{s}$ for approximately 10 s when the participant let go of the handle (following the contraction period). Again, the participants were told not to resist this passive displacement. In the other half of the trials, the left arm was not displaced (static condition).

Two visual conditions were studied: (i) mirror vision: subjects were looking at a mirror image of their left (moving) forearm; in this condition, both the left arm and its reflected image were visible; (ii) no mirror vision: subjects looked at the opaque board and only the left arm was visible. The mirror vision and no mirror vision conditions were paired with the two left arm conditions (passive displacement versus static), giving a total of four experimental conditions in a factorial, within-subjects design. Each condition was repeated 4 times in pseudo-random order, giving a total of 16 trials per participant. To limit fatigue, a rest period of approximately 3 min

was imposed after each trial and an additional rest period of 5 min was imposed after every four trials. Participants were also required to actively and synchronously flex and extend both arms between trials. Indeed, it has been found that involuntary post-contraction is canceled or strongly decreased after active movements of the corresponding joint (Hutton et al., 1987; Duclos et al., 2007).

Data analysis

Velocity of the right and left arms. In each trial, the velocity (in °/s) of the right arm's displacement was calculated from the moment at which the participant let go of the handle until the arm reached its maximum angular amplitude (up to 45° from the initial position). Passive displacement of the left arm was measured over the same period of time. The velocity of the Kohnstamm phenomenon was then normalized (as an absolute difference) by reference to the velocity of the passively moved left arm (normalized velocity = $\text{abs}[\text{velocity of the Kohnstamm phenomenon in } ^\circ/\text{s} - 4^\circ/\text{s}]$). The normalized velocity was therefore null when the right arm moved at 4°/s (the velocity of passive displacement of the other arm). The normalized velocity was used because the Kohnstamm phenomenon can be either slower or faster than the passive displacement of the left arm (4°/s).

Integrated EMG activity. Recorded EMG data were band-pass filtered between 10 and 500 Hz, rectified and smoothed by a moving average (30 data points, 30 ms). Mean integrated EMG values (iEMG) for each trial were calculated during the contraction period (using the trapezoidal rule). The iEMG activity during the contraction period was calculated as a percentage of the iEMG activity during MVC of the biceps and triceps brachii. The biceps iEMG activity during the contraction period was similar under all four experimental conditions (mean (SD) = 38 (2.1) % of MVC, $F < 1$; $p > .05$). The same was true for the triceps (mean (SD) = 13 (0.7) %, $F < 1$; $p > .05$).

Statistics

Kinematic data were analyzed using a 2×2 [left arm condition ("passive displacement" versus "static") \times vision ("mirror vision" versus "no mirror")] repeated-measures analysis of variance (ANOVA) in a within-subjects design. The threshold for statistical significance was set to $p < .05$.

RESULTS OF EXPERIMENT 1

The velocity of the Kohnstamm phenomenon

As can be seen in a representative trial (Fig. 2), the right forearm flexed slowly and involuntarily shortly after cessation of muscle contraction in the right arm. When data from all four experimental conditions were pooled, the mean (SD) velocity of the Kohnstamm phenomenon was 6.7 (6.1)°/s. As shown in Table 1, the mean

velocity of the Kohnstamm phenomenon in the mirror vision condition was similar to that observed in the absence of mirror vision in both the passive displacement condition (5.8°/s and 5.7°/s for mirror and no-mirror trials, respectively) and the static condition (7.9°/s and 7.5°/s, respectively).

As shown in Fig. 3, the Kohnstamm phenomenon in the static condition could be either faster or slower than 4°/s in individual participants (when data for mirror and no-mirror conditions were pooled). In participants in whom the Kohnstamm phenomenon was faster than 4°/s in the static condition (participants on the left side of Fig. 3), the phenomenon's velocity was lower when the other arm was moved passively at 4°/s. In participants in whom the Kohnstamm phenomenon was slower than 4°/s in the static condition (participants on the right side of Fig. 3), the phenomenon's velocity was greater when the other arm was moved passively at 4°/s. The velocity of the Kohnstamm phenomenon was therefore adjusted as a function of the velocity of the passively moved arm. In order to test the statistical significance of these results, the following statistical analysis was performed on these normalized values, that is, on the absolute difference of the Kohnstamm phenomenon by reference to the velocity of the passively moved left arm.

Normalized velocity of the Kohnstamm phenomenon

As mentioned above, the velocity of the Kohnstamm phenomenon in the right arm was (to some extent) adjusted to match that of the passively moved left arm. As a consequence, the absolute difference between the velocity of the right and left arms (defined as the normalized velocity) was lower when the left arm was passively moved than when it was static (see Fig. 4). This effect was confirmed in an ANOVA; for the study population as a whole, the mean normalized velocity of the Kohnstamm phenomenon was significantly lower during the passive displacement condition than in the static condition, regardless of the vision condition (i.e. there was a main effect of the left arm condition, $F(1,11) = 108.4$, $p < .01$, $\eta_p^2 = .56$). In contrast, a significant effect of vision was not observed ($F(1,11) < 1$, $p = .89$) and there was no significant interaction between vision and the left arm condition ($F(1,11) < 1$, $p = .64$). Therefore, the velocity of the Kohnstamm phenomenon was similar in the mirror and no-mirror vision conditions, regardless of whether the left arm was static or was moved passively.

DISCUSSION OF EXPERIMENT 1

The results of Experiment 1 showed that the velocity of the Kohnstamm phenomenon in the right arm tended to be adjusted to match the velocity of the passively moved left arm. Participants in whom the Kohnstamm phenomenon in the right arm was faster than 4°/s tended to slow down when the left arm was moved passively, whereas participants in whom the Kohnstamm phenomenon in the right arm was slower than 4°/s tended to speed up. However, the coupling between the two arms did not depend on the visual

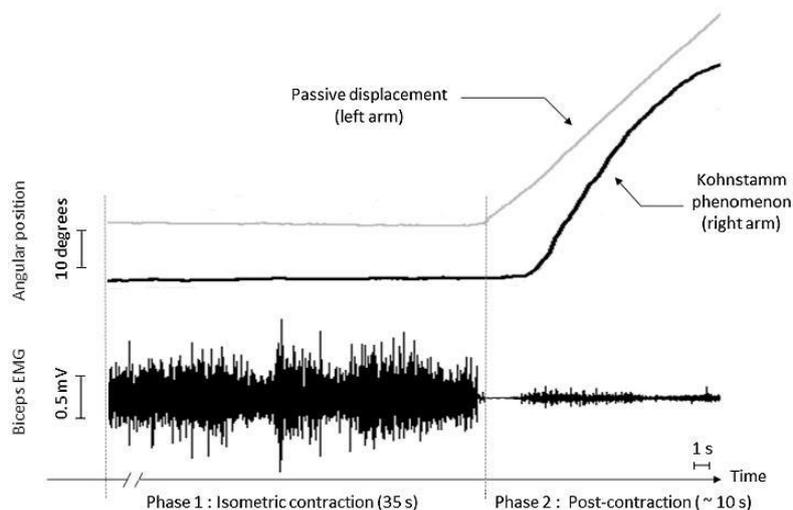


Fig. 2. A representative trial during Experiment 1. The upper (gray) line shows the angular position of the left arm held by the motorized manipulandum (moving into flexion). The middle (black) line shows the angular position of the right arm and depicts the Kohnstamm phenomenon. Muscle (EMG) activity of the right biceps is shown in the lower part of the figure. Low-intensity EMG activity occurs 1–2 s after the cessation of isometric contraction.

Table 1. (Results of Experiment 1.) Mean velocities and mean normalized velocities (relative to 4°/s) of the right arm (subject to the Kohnstamm phenomenon) under the four experimental conditions (mirror/no mirror × passive displacement/static)

| | Passive displacement | | | | Static | | | |
|---------------------------|----------------------|-----|-----------|-----|--------|-----|-----------|-----|
| | Mirror | | No mirror | | Mirror | | No mirror | |
| | Mean | SD | Mean | SD | Mean | SD | Mean | SD |
| Velocity (°/s) | 5.8 | 3.4 | 5.7 | 2.7 | 7.9 | 7.5 | 7.5 | 5.2 |
| Normalized velocity (°/s) | 2.9 | 2.7 | 2.7 | 1.7 | 6.1 | 5.9 | 5.3 | 3.4 |

condition; there was no difference between the mirror and no-mirror conditions and the velocity matching in these two visual conditions correlated significantly. Therefore, passive displacement of the left arm (rather than mirror reflection, which is often not dissociated from displacement in the mirror paradigm) was probably the key factor modulating the velocity of involuntary movement of the right arm.

Passive displacement of the arm activates joint receptors, primary afferents of the muscle spindles and also cutaneous afferents. The primary and cutaneous afferents are particularly involved in kinesthesia (Teasdale et al., 1993; Blouin et al., 1995; Refshauge and Fitzpatrick, 1995; Collins and Prochazka, 1996; Day and Cole, 2002; Proske and Gandevia, 2012; Blanchard et al., 2013). Hence, stimulating primary spindle endings (Ia fibers) by applying vibration to a muscle–tendon system may be interpreted by the central nervous system as an elongation of that muscle and can therefore induce either motor effects (Goodwin et al., 1972; Romaine et al., 1991) or an illusory sensation of joint displacement (also referred to as the vibratory illusion (Goodwin et al.,

1972; Gilhodes et al., 1986; Ceyte et al., 2007; Guerraz et al., 2012)). Moreover, applying a sustained muscle vibration for 30 s has also been found to induce long-lasting post-contraction of the previously stimulated muscle (Gilhodes et al., 1992; Duclos et al., 2007). The latter researchers suggested that the motor post-effects following isometric contraction or vibratory stimulation are both related to muscle proprioceptors. Indeed, sustained isometric voluntary contraction and mechanical vibration are both known to change the activity of muscle spindle endings in the stimulated muscle (Vedel and Roll, 1982; Edin and Valbo, 1990).

However, it has never been shown that the proprioceptive input from one limb can influence motor post-effects in the contralateral limb. Hence, we designed Experiment 2 in order to simulate passive left arm displacement (via the application of vibration while the participant's arm remained static) and to test whether this simulated displacement influenced the Kohnstamm phenomenon in the right arm (as actual passive displacement does). Given that provision of mirror feedback does not add to the velocity adjustment

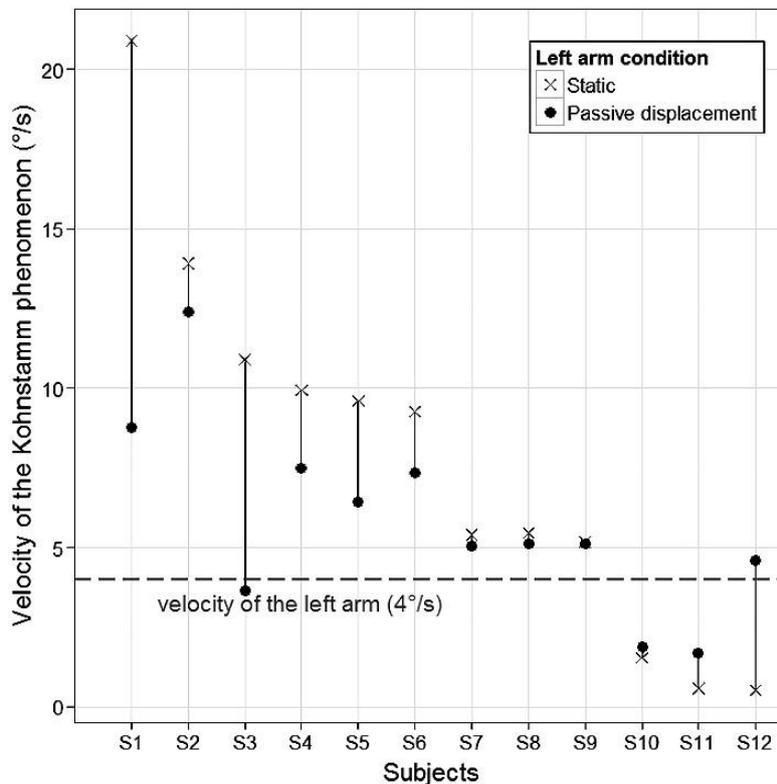


Fig. 3. Individual values of the Kohnstamm phenomenon (velocity) in the right arm when the left was static (crosses) or passively displaced (circles). Data from mirror and no-mirror trials were combined. The horizontal (dashed) line represents the velocity of the passive displacement of the left arm.

of the Kohnstamm phenomenon observed in condition of passive displacement in Experiment 1, and to avoid increasing the level fatigue by multiplying experimental conditions, Experiment 2 was performed only under eyes-closed conditions.

EXPERIMENTAL PROCEDURES OF EXPERIMENT 2

Participants

Nine right-handed participants (6 females and 3 males; mean (SD) age = 22.7 (3.7) years) took part in Experiment 2. Nine of the 13 tested participants were sensitive to the Kohnstamm phenomenon on first application and therefore took part in Experiment 2. One of the participants had already taken part in Experiment 1. None of the nine participants had a history of visual, proprioceptive or neuromuscular disease, and all provided their prior, written, informed consent to participation in the experiment.

Material

The material was similar to that used in Experiment 1, except that the left manipulandum was not motorized.

Simulated displacement of the left arm in Experiment 2 was achieved with an electromechanical vibratory apparatus (Innovative Technology, Marseille, France). The vibratory apparatus was positioned directly on the belly of the left triceps.

Procedure

Measurement of the "illusory velocity" as a function of the vibration frequency. In preliminary trials, we evaluated the participants' sensitivity to the vibratory illusion. The vibration frequency was either low (25 Hz), medium (50 Hz) or high (75 Hz). The two arms were positioned on the manipulanda at 30° to the horizontal. Vibration was applied to the left triceps for 15 s. The participants were then required to reproduce (with the same arm) the velocity of the (illusory) displacement that they had perceived during the vibration. Two vibration-free sham trials were also performed. The right arm was not used for reproduction of the "illusory velocity", so as to avoid confusion with experimental trials. Participants were also required to close their eyes in the preliminary trials. Two trials were performed for

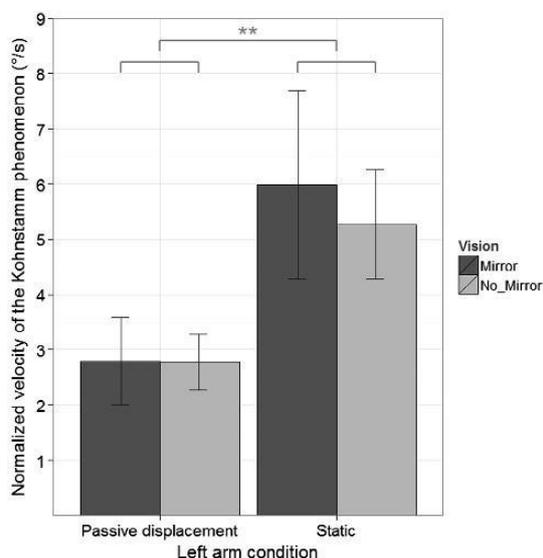


Fig. 4. The mean normalized velocity of the Kohnstamm phenomenon. A value of zero indicates that the right arm moves at 4°/s (i.e. the velocity of the passive displacement of the left arm). Error bars correspond to the standard errors. The asterisks indicate a statistically significant difference (** = $p < .01$).

each vibration condition, giving a total of eight (in random order).

Measurement of the Kohnstamm phenomenon. The Kohnstamm phenomenon was evoked in the same way as in Experiment 1. Using the right arm, the participants exerted a constant, isometric force (at 40% of the MVC) for 35 s. Just before they stopped pulling on the lever, the participant was told to close his/her eyes and the vibrator was turned on (at 25, 50 or 75 Hz) until the end of the trial. The vibration-induced, simulated triceps stretch applied to the left arm was therefore congruent with the direction of the involuntary displacement (i.e. Kohnstamm phenomenon) following sustained contraction of the right arm. A fourth condition (consisting in turning off the vibrator) was used as the reference condition in order to normalize the results of the trials with vibration at 25, 50 and 75 Hz. Each condition was repeated four times in pseudo-random order, giving a total of 16 trials per participant in a within-subjects design.

Data analysis

Velocity of the right and left arm displacements. The velocity (in °/s) of arm displacement was measured in the same way as in Experiment 1. However, in contrast to Experiment 1 (in which the left arm was subjected to real displacements), it was not possible to evaluate whether the vibration-induced, simulated movement in each trial in Experiment 2 was faster or slower than the Kohnstamm phenomenon measured for the right arm. Indeed, due to inter-individual differences in vibration

sensitivity, the frequency of vibration (and the related primary nerve ending discharge rates) does not correspond strictly to the estimated illusory velocity (Roll et al., 1989; Gilhodes et al., 1992). The mean angular velocity of the Kohnstamm phenomenon in the three vibration conditions (25, 50 and 75 Hz) was therefore normalized by subtracting the mean angular velocity recorded in the reference condition (i.e. in the absence of vibration). Hence, a positive value indicated that the Kohnstamm phenomenon was faster in the vibration conditions than in the reference condition. Conversely, a negative value indicated that the Kohnstamm phenomenon was slower in the vibration conditions than in the reference condition.

Integrated EMG activity. As in Experiment 1, EMG activity during the contraction phase was analyzed. The iEMG activities measured during the contraction period for the biceps (mean (SD) = 30 (1.8) % of MVC, $F < 1$, $p > .05$) and the triceps (mean (SD) = 17 (0.6) % of MVC, $F < 1$, $p > .05$) were similar under the various experimental conditions.

Statistics

Kinematic data were assessed in a one-way, repeated-measures ANOVA with the three vibration frequencies (25, 50 and 75 Hz). The reported values were Huynh-Feldt corrected and *post hoc* tests were performed using a Holm correction for multiple comparisons. Pearson's correlation coefficient was used to test the linear relationship between the effect of increasing vibration frequency on the velocity of the Kohnstamm phenomenon and on vibratory illusions. The threshold for statistical significance was set to $p < .05$.

RESULTS OF EXPERIMENT 2

The "illusory velocity" as a function of the vibration frequency

The illusions of movement evoked by the different vibration conditions were measured (by asking participants to reproduce what they felt during vibration with the same arm) in each individual prior to the experimental session. As mentioned above, the application of vibration to the left triceps evoked an illusion of flexion, the velocity of which was related to the frequency of vibration. Limited or no illusion was reported in the 25-Hz (mean (SD) = 1.8 (3.5) °/s) condition, whereas more consistent, "faster" illusory movements were reported in the 50-Hz condition (mean (SD) = 5.8 (5.7) °/s) and the 75-Hz (mean (SD) = 14 (11) °/s) condition. An ANOVA analysis confirmed the significant effect of the vibration frequency on illusion's velocity ($F(2,8) = 14.1$, $p < .01$).

The velocity of the Kohnstamm phenomenon as a function of the vibration frequency

Shortly after the cessation of muscle contraction, the right forearm flexed slowly and involuntarily. When the data from the different experimental conditions were pooled,

Table 2. (Results of Experiment 2.) Mean velocities and mean normalized velocities of the right arm (subject to the Kohnstamm phenomenon) at the different vibration frequencies (no vibration, 25, 50, and 75 Hz)

| | No vibration | | Low (25 Hz) | | Medium (50 Hz) | | High (75 Hz) | |
|---------------------------|--------------|-----|-------------|-----|----------------|-----|--------------|-----|
| | Mean | SD | Mean | SD | Mean | SD | Mean | SD |
| Velocity (°/s) | 5.3 | 3.1 | 4.0 | 4.9 | 4.9 | 6.0 | 7.1 | 7.7 |
| Normalized velocity (°/s) | – | – | –1.33 | 5.0 | –.33 | 5.2 | 1.7 | 6.3 |

the mean (SD) velocity of the Kohnstamm phenomenon was 5.1 (5.9) °/s (Table 2).

The normalized velocity of the Kohnstamm phenomenon as a function of the vibration frequency

The mean angular velocity of the Kohnstamm phenomenon in the reference condition (i.e. in the absence of vibration) was subtracted from the values measured in the three vibration conditions (25, 50 and 75 Hz). The velocity of the Kohnstamm phenomenon in the 25-, 50- or 75-Hz conditions could be higher (i.e. with positive normalized values) than in the reference condition for some participants but lower (i.e. with

negative normalized values) for others (see individual data in Fig. 5).

As can be seen in Fig. 5, the normalized velocity of the right arm increased with the vibration frequency applied to the other arm in all participants (see also Fig. 6 for averaged data). This increase was confirmed in an ANOVA ($F(2,16) = 9.69, p < .01, \eta_p^2 = .55$). *Post hoc* analyses revealed significant differences between the 25- and 75-Hz conditions ($p < .01$) and between the 50- and 75-Hz conditions ($p < .05$). The difference between the 25 and 50 Hz did not achieve statistical significance ($p = .19$). No movement occurred in the left arm during vibratory stimulation (as checked with the affixed positional sensor).

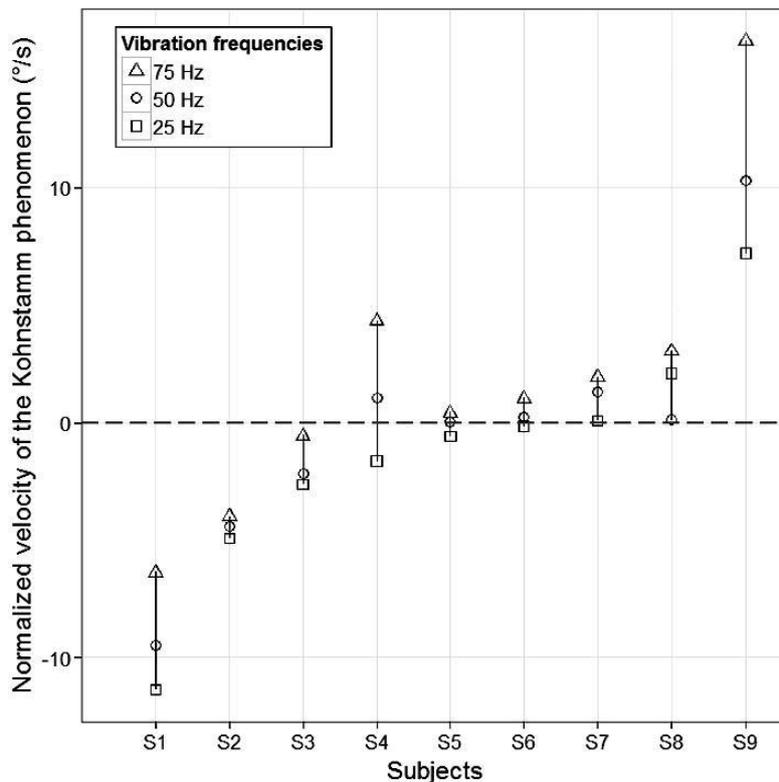


Fig. 5. Individual values of the normalized velocity of the right arm (subject to the Kohnstamm phenomenon) at each vibration frequency. A positive normalized value indicates that the Kohnstamm phenomenon was faster in the given vibration frequency than in the reference condition, whereas a negative normalized value indicates that it was slower.

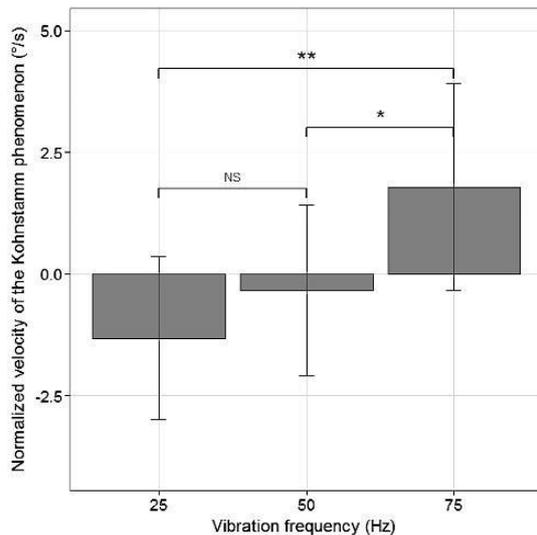


Fig. 6. The mean normalized velocity of the Kohnstamm phenomenon in the three vibration frequencies. Error bars correspond to the standard error. The asterisks indicate a statistically significant difference (* = $p < .05$, ** = $p < .01$; NS = non-significant).

Relationship between the velocity of vibratory illusion and the velocity of Kohnstamm phenomenon as a function of the vibration frequency

Although the velocity of the Kohnstamm phenomenon in all participants rose as the vibration frequency increased from 25 to 75 Hz, the magnitude of the increase varied markedly

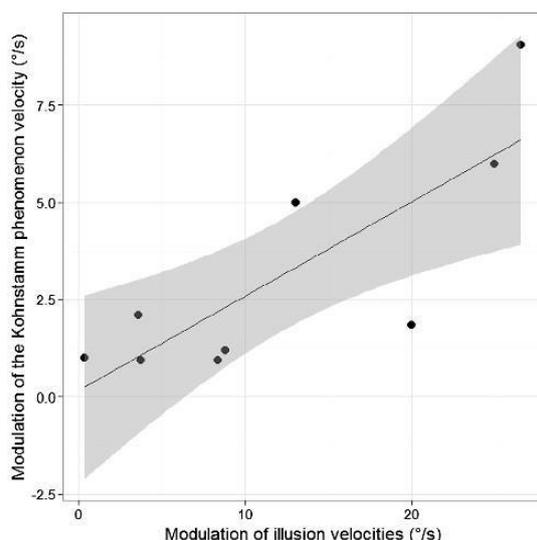


Fig. 7. The relationship between the modulations of the velocity of the Kohnstamm phenomenon and of the velocity of illusory displacement when going from 25 to 75 Hz. The shaded area corresponds to the regression line's 95% confidence interval.

from one participant to another (range: 0.93–9.1°/s). A correlation analysis (Fig. 7) revealed that this increase in the velocity of the Kohnstamm phenomenon was strongly and positively related to the increase in the velocity of vibratory illusion (from 25 to 75 Hz) ($r = .81$, $p < .01$).

DISCUSSION OF EXPERIMENT 2

Simulated flexion of the left arm was found to modulate the velocity of the Kohnstamm phenomenon in the other arm; the higher the vibration frequency (going from 25 to 75 Hz), the higher the velocity of the Kohnstamm phenomenon. Our results also revealed that the increase in the velocity of the Kohnstamm phenomenon (going from 25 to 75 Hz) occurred in all individuals participating in Experiment 2 (albeit to a variable extent), which thus attests to the robustness of this effect. Inter-individual differences in sensitivity to muscle spindles stimulation by the use of vibration are commonly observed when motor or perceptual effects are concerned (Calvin-Figuère et al., 1999). Interestingly, the increase in the velocity of the Kohnstamm phenomenon correlated strongly and positively ($r = .81$) with the increase in the velocity of the vibratory illusion (from 25 to 75 Hz).

However, it must be recognized that in addition to muscle spindles, golgi tendon organs also respond to tendon or muscle vibration (Burke et al., 1976; Proske and Gandevia, 2012), though to a much lesser extent in relaxed muscles as compared to tensed muscles (Fallon and Macefield, 2007). Those organs largely involved in the sense of force (see also the involvement of muscle spindles in that sense; Luu et al., 2011) can be in turn an accessory source of information in limb position (Worringham and Stelmach, 1985). In the same vein, the vibration frequency used in the present experiment (from 25 to 75 Hz) also activates cutaneous afferents such as Meissner corpuscles (that respond to 10–80 Hz vibration; Talbot et al., 1968) or Pacinian corpuscles (that respond to vibration at high frequencies, 80–450 Hz; Talbot et al., 1968). As suggested by Weerakkody et al. (2007) and Blanchard et al. (2011), those cutaneous signals are likely integrated with that from muscles spindles in position and movement senses. The involvement of tendon and cutaneous signals in the present experiments can therefore not be fully excluded.

To conclude, Experiment 2 showed that simulated movement of one arm impacts involuntary movements (i.e. Kohnstamm phenomenon) of the other arm – just as actual passive movement does (Experiment 1). Artificial stimulation of the afferent receptors of one arm is therefore enough to induce bimanual coupling, that is, a strong coupling between the two hands constrained in spatial or temporal terms (Swinnen, 2002).

GENERAL DISCUSSION

Mirror vision has a limited impact on the Kohnstamm phenomenon

It has been suggested that mirror reflection of the movement of one hand influences the motor output of

the other (hidden) hand in voluntary bimanual coordination tasks (Franz and Packman, 2004). Franz and Packman (2004) investigated the effect of mirror reflection of circle-drawing movements of one hand on the motor output of the other hand. When only one hand was visible, the visible hand drew circles with a larger radius than the hidden hand. When two hands were visible (either the right and left hand together or the right hand and its reflection in the mirror), there was no difference in radius between the hands. Franz and Packman therefore suggested that visual symmetry of apparent, bimanual movement in the mirror condition enhanced the spatial coupling of the two hands much as actual vision of the two hands does (Franz and Packman, 2004). However, Metral et al. (2014) used a similar paradigm to show that motor performance with mirror vision was no better than with the eyes closed. In line with Metral et al.'s results, our present data failed to show a significant impact of mirror vision on involuntary motor control. In contrast, passive displacement of one arm markedly influenced involuntary displacement of the other arm (Kohnstamm phenomenon). These results suggest that although mirror reflection of one arm can give the illusion of symmetrical bimanual movements, it seems less effective in modulating both voluntary and involuntary motor control.

However, while our results showed that proprioceptive inputs from one arm influenced post-contraction movements of the other arm, and that provision of mirror feedback does not add to this effect (Experiment 1), they do not rule out that mirror vision would not also influence post-contraction movements, if it were supplied independent of proprioceptive inputs (which was not the case in our study nor in the mirror paradigm in general). If proprioceptive inputs can easily be isolated and their impact on motor control evaluated, as it were in Experiment 1 and 2, visual inputs are more difficult to isolate. Although not considered in the present study for technical or clinical reasons, different paradigms might be of particular relevance to evaluate the impact of visual inputs in isolation. Among those, virtual reality might be the most relevant tool. It would for instance provide healthy participants with visual inputs related to arm movement in the absence of proprioceptive inputs. Patients deprived of proprioceptive of one arm (brachial plexus lesion or ischemia) could also be considered for that purpose. Despite this limitation of our experimental paradigm to evaluate the impact of visual inputs in isolation, the absence of additional effect of mirror inputs on involuntary motor control in healthy participants, echoes Rothgangel et al.'s recent review (2011) that has questioned whether mirror therapy is better than bimanual coupling in recovery from hemiparesis.

Adjustment of the Kohnstamm phenomenon for real or simulated displacement of the contralateral arm: bimanual coupling

When performing voluntary bimanual movements, there is a natural trend toward the symmetric motion of both arms (Mayston et al., 1999; Swinnen, 2002; Galléa

et al., 2011). Bilateral symmetrical motor activity may represent the central nervous system's default operating mode (Swinnen, 2002). This symmetrical feature of motor behavior has also been reported for involuntary movements. Indeed, Craske and Craske (1986) showed that the Kohnstamm phenomenon in one arm was modulated by the Kohnstamm phenomenon, in the opposite direction, in the other arm. Our present results show for the first time that bimanual coupling also appears to operate in conditions of actual or simulated displacement of the other arm. Indeed, the velocity of the Kohnstamm phenomenon was adjusted to match that of the passive displacement (Experiment 1) or simulated displacement (Experiment 2) of the other arm. As long as discrete spatial movements are concerned, motor commands (involved in either voluntary or involuntary movements) might therefore not be key elements in bimanual coupling.

It is particularly interesting to note that afferent signals from one arm have also been shown to determine the perceived position and movement of the other arm. Izumizaki et al. (2010) and then Hakuta et al. (2014) showed that the kinaesthetic illusions generated by vibration in one arm can be modified by either passive displacement or vibration-induced simulated displacement of the other arm. Taken as a whole, these results indicate that both motor activity and the perception of position and movement of one arm are dependent (at least to some extent) on afferent signals originating from the other arm.

Origin of the bimanual coupling evoked by real or simulated displacement of one arm

The present results raise the question of the level of movement representation at which this interaction or crossed effect occurs. Afferent inputs associated with the passive or simulated (by vibration) displacement of the left arm could exert crossed effects at a cortical level or subcortically, at propriospinal or segmental levels. Observation of the motor performances of a patient having undergone progressive resection of the corpus callosum prompted Eliassen et al. (1999) to suggest that spatial coupling in bimanual coordination reflects communication between parietal regions, that is to say between regions that have a role in planning/representation rather than the motor execution of spatial trajectories. Interestingly, transcranial magnetic stimulation of the posterior parietal cortex modulates the excitability of the contralateral primary motor cortex (Koch et al., 2009). In this respect, projections toward the parietal cortices from muscle spindles that are stimulated during both passive and simulated movements might be sufficient to facilitate automatic, bimanual coordination. However, passive or simulated displacement of a single arm activates motor areas as well as parietal cortices on both sides of the brain (Mima et al., 1999; Romaguère et al., 2003; Naito et al., 2005; Kavounoudias et al., 2008; Formaggio et al., 2013). For instance, Romaguère et al. (2003) showed that the vibration-induced perception of illusory movements activates the contralateral primary motor cortex, the bilateral premotor and parietal cortices, the bilateral supplementary motor areas, the bilateral cingulate motor areas and the ipsilateral middle and inferior frontal

gyri. In contrast, by recording blood-oxygen-level-dependent (BOLD) responses after 30 s of sustained, isometric contraction of the wrist extensor muscles, Duclos et al. (2007) observed the bilateral activation of a broad sensorimotor network (including the primary somatosensory, premotor, inferior parietal and cingulate motor cortices) as well as contralateral activation of the primary motor cortex. Similarly, Formaggio and collaborators (2013) evidenced bilateral activation of sensorimotor cortices following the passive displacement of one arm (particularly for the non-dominant arm). Hence, the bimanual coupling observed in the present experiments might result from activation of the parietal and/or motor cortices during the simultaneous occurrence of the Kohnstamm phenomenon in the right arm and passive or simulated movement of the left arm.

As mentioned above, afferent inputs associated with the passive or simulated displacement could also exert crossed effects subcortically. Several crossed effects between the right and left limbs via spinal pathways in response to afferent stimulation have been described, though their precise actions (acting either directly onto motoneurons or indirectly via excitatory or inhibitory interneurons) are often debated (Mezzarane et al., 2012). For instance, passive cycling movements (Collins et al., 1993) and conditioning mechanical stimulation (single tap) of one leg (Koceja and Kamen, 1992) have been shown to induce H-reflex inhibition on the contralateral leg. In both cases, the contralateral inhibition is supposed to be mediated by primary endings. Cutaneous (Aggelopoulos and Edgley, 1995) and tendinous (Frigon and Rossignol, 2008) activations, which might also be activated by either passive or simulated displacement in Experiments 1 and 2, are also at the origin of crossed effects. Although speculative, the involvement of such cross effects which can either facilitate or inhibit the Kohnstamm phenomenon, in the present experiments cannot be fully discarded.

CONCLUSIONS

It has been suggested that mirror reflection of the movement of one hand influences the motor output of the other (hidden) hand. This tool is often used in clinical rehabilitation. However, the mirror paradigm's advantage over bimanual coupling is not fully convincing. The present study is the first to show that displacement of the arm (which is a confounding factor with visual reflection in the mirror paradigm) is the key element influencing motor behavior of the contralateral arm.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

All the authors participated to the conception, design interpretation of the data. CB, MM, MC and MG conducted the studies. The original draft was prepared by CB and MG but the six authors critically revised the manuscript before approving the final version.

COMPETING INTERESTS

None of the authors have any conflicts of interests.

FUNDING

The work was supported through funding from the University of Savoie (France).

Acknowledgments—We thank Tina Rochette for her help in data collection and Dr David Fraser (Biotech Communication, Darnery, France) for improving the manuscript's English.

REFERENCES

- Aggelopoulos NC, Edgley SA (1995) Segmental localisation of the relays mediating crossed inhibition of hindlimb motoneurons from group II efferents in the anesthetized cat spinal cord. *Neurosci Lett* 185:60–64.
- Blanchard C, Roll R, Roll JP, Kavounoudias A (2011) Combined contribution of tactile and proprioceptive feedback to hand movement perception. *Brain Res* 1382:219–229.
- Blanchard C, Roll R, Roll JP, Kavounoudias A (2013) Differential contributions of vision, touch and muscle proprioception to the coding of hand movements. *PLoS One* 8:e62475.
- Blouin J, Vercher JL, Gauthier GM, Paillard J, Bard C, Lamarre Y (1995) Perception of passive whole-body rotations in the absence of neck and body proprioception. *J Neurophysiol* 74:2216–2219.
- Bock O, Pipereit K, Mierau A (2007) A method to reversibly degrade proprioceptive feedback in research on human motor control. *J Neurosci Methods* 160:246–250.
- Burke D, Hagbarth KE, Lofstedt L, Wallin BG (1976) The responses of human muscle spindle endings to vibration of non-contracting muscles. *J Physiol* 261:673–693.
- Calvin-Figuère S, Romaiguère P, Gilhodes JC, Roll JP (1999) Antagonist motor responses correlate with kinesthetic illusions induced by tendon vibration. *Exp Brain Res* 124:342–350.
- Ceyte H, Cian C, Zory R, Beraud PA, Roux A, Guemaz M (2007) Effect of Achilles tendon vibration on postural orientation. *Neurosci Lett* 416:71–75.
- Collins DF, Prochazka A (1996) Movement illusions evoked by ensemble cutaneous input from the dorsum of the human hand. *J Physiol* 496:857–871.
- Collins DF, McIlroy WE, Brooke JD (1993) Contralateral inhibition of soleus H reflexes with different velocities of passive movement of the opposite leg. *Brain Res* 603:96–101.
- Craske B, Craske JD (1986) Oscillator mechanisms in the human motor system: investigating their properties using the after-contraction effect. *J Mot Behav* 18:117–145.
- Day BL, Cole J (2002) Vestibular-evoked postural responses in the absence of somatosensory information. *Brain Res* 125:2081–2088.
- Dohle C, Püllen J, Nakaten A, Küst J, Rietz C, Karbe H (2009) Mirror therapy promotes recovery from severe hemiparesis: a randomized controlled trial. *Neurorehabil Neural Repair* 23:209–217.
- Duclos C, Roll R, Kavounoudias A, Roll JP (2007) Cerebral correlates of the “Kohnstamm phenomenon”: an fMRI study. *Neuroimage* 34:774–783.
- Edin BB, Vallbo AB (1990) Muscle afferent responses to isometric contractions and relaxations in humans. *J Neurophysiol* 63:1307–1313.
- Eliassen JC, Baynes K, Gazzaniga MS (1999) Direction information coordinated via the posterior third of the corpus callosum during bimanual movements. *Exp Brain Res* 128:573–577.
- Fallon JB, Mezeff VG (2007) Vibration sensitivity of human muscle spindles and Golgi tendon organs. *Muscle Nerve* 36:21–29.
- Formaggio E, Storti SF, Bosco Galeazzo I, Gandolfi M, Geroin C, Smania N, Spezia L, Waldner A, Fieschi A, Manganotti P (2013)

- Modulation of event-related desynchronization in robot-assisted hand performance: brain oscillatory changes in active, passive and imagined movements. *J Neuroeng Rehabil* 26:10–24.
- Franz EA, Packman T (2004) Fooling the brain into thinking it sees both hands moving enhances bimanual spatial coupling. *Exp Brain Res* 157:174–180.
- Frigon A, Rossignol S (2008) Short-latency crossed inhibitory responses in extensor muscles during locomotion in the cat. *J Neurophysiol* 99:989–998.
- Gallée C, Pope T, Billot S, Méneret A, Depienne C, Roze E (2011) Congenital mirror movements: a clue to understanding bimanual motor control. *J Neurol* 258:1911–1919.
- Ghefouri M, Thullier F, Gurfinkel VS, Lesienne FG (1998) Muscular after-contraction and ongoing postural reactions in standing and sitting humans. *Neurosci Lett* 250:61–65.
- Gilhodes JC, Roll JP, Tardy-Gervet MF (1986) Perceptual and motor effects of agonist–antagonist muscle vibration in man. *Exp Brain Res* 61:395–402.
- Gilhodes JC, Gurfinkel VS, Roll JP (1992) Role of Ia muscle spindle efferents in post-contraction and post-vibration motor effect genesis. *Neurosci Lett* 135:247–251.
- Goodwin GM, McCloskey DJ, Matthews PB (1972) The contribution of muscle efferents to kinaesthesia shown by vibration induced illusions of movement and by the effects of paralyzing joint efferents. *Brain Res* 95:705–748.
- Gregory JE, Morgan DL, Proske U (1987) Changes in size of the stretch reflex of cat and man attributed to aftereffects in muscle spindles. *J Neurophysiol* 58:628–640.
- Guerraz M, Provost S, Narison R, Brugnol A, Virolle S, Bresciani JP (2012) Integration of visual and proprioceptive efferents in kinaesthesia. *Neurosci Lett* 223:258–268.
- Gurfinkel VS, Levick YS (1988) Immediate and remote postactivation effects in the human motor system. *Neurophysiology* 21:343–351.
- Gurfinkel VS, Levick YS (1991) Perceptual and automatic aspects of the postural body scheme. In: Paillard Jacques, editor. *Brain and space*. New York, NY, US: Oxford University Press. p. 147–162. xi, 499 pp.
- Hegberth KE, Nordin M (1998) Postural after-contractions in man attributed to muscle spindle thixotropy. *J Physiol* 506:875–883.
- Hakula N, Izumizaki M, Kigawa K, Murae N, Atsumi T, Homma I (2014) Proprioceptive illusions created by vibration of one arm are altered by vibrating the other arm. *Exp Brain Res* 232:2197–2206.
- Holmes NP, Crozier G, Spence C (2004) When mirrors lie: “visual capture” of arm position impairs reaching performance. *Cogn Affect Behav Neurosci* 4:193–200.
- Hutton RS, Kaiya K, Suzuki S, Watanabe S (1987) Post-contraction errors in human force production are reduced by muscle stretch. *J Physiol* 393:247–259.
- Ivanenko YP, Wright WG, Gurfinkel VS, Horak F, Cordo P (2006) Interaction of involuntary post-contraction activity with locomotor movements. *Exp Brain Res* 169:255–260.
- Izumizaki M, Tsuge M, Akai L, Proske U, Homma I (2010) The illusion of changed position and movement from vibrating one arm is altered by vision or movement of the other arm. *J Physiol* 588:2789–2800.
- Koceja DM, Kamen G (1992) Contralateral influences on triceps surae motoneuron excitability. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 85:177–182.
- Kevounoudias A, Roll JP, Anton JL, Nazarian B, Roth M, Roll R (2008) Proprio-tactile integration for kinesthetic perception: an fMRI study. *Neuropsychologia* 46:567–575.
- Koch G, Ruge D, Cheeran B, Fernandez Del Olmo M, Pecchio C, Marconi B, Versace V, Lo Gerfo E, Tomiero S, Oliveri M, Caltagirone C, Rothwell JC (2009) TMS activation of interhemispheric pathways between the posterior parietal cortex and the contralateral motor cortex. *J Physiol* 587:4281–4292.
- Kohnstamm O (1915) Demonstration einer katonieartigen erscheinung beim gesunden (katoniusversuch). *Neurol Zentral Bl* 34S:290–291.
- Luu BL, Day BL, Cole JD, Fitzpatrick RC (2011) The fusimotor and refferent origin of the sense of force and weight. *J Physiol* 589:3135–3147.
- Mayston MJ, Harrison LM, Stephens JA (1999) A neurophysiological study of mirror movements in adults and children. *Ann Neurol* 45:583–594.
- Mercier C, Sirigu A (2009) Training with virtual visual feedback to alleviate phantom limb pain. *Neurorehabil Neural Repair* 23:587–594.
- Métral M, Blettery B, Bresciani JP, Luyet M, Guerraz M (2013) Trying to move your unseen static arm modulates visually-evoked kinesthetic illusion. *PLoS One*:e80360.
- Métral M, Guinot M, Bresciani JP, Luyet M, Roulin JL, Guerraz M (2014) Bimanual coordination with three hands: is the mirror hand of any help? *Neuropsychologia* 52:11–18.
- Mezzarane RA, Kohn AF, Couto-Roldan E, Martínez L, Flores A, Manjarez E (2012) Absence of effects of contralateral group I muscle efferents on presynaptic inhibition of Ia terminals in humans and cats. *J Neurophysiol* 108:1176–1185.
- Mima T, Sadato N, Yazawa S, Hanakawa T, Fukuyama H, Yonekura Y, Shibasaki H (1999) Brain structures related to active and passive finger movements in man. *Brain Res* 122:1989–1997.
- Neito E, Roland PE, Grafkes C, Choi HJ, Eickhoff S, Geyer S, Zilles K, Ehrsson HH (2005) Dominance of the right hemisphere and role of area 2 in human kinaesthesia. *J Neurophysiol* 93:1020–1034.
- Oldfield RC (1971) The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia* 9:97–113.
- Oullier O, Kevounoudias A, Duclos C, Albert F, Roll JP, Roll R (2009) Counteracting postural posteffects following prolonged exposure to whole-body vibration: a sensorimotor treatment. *Eur J Appl Physiol* 105:235–245.
- Proske U, Gandevia SC (2012) The proprioceptive senses: their roles in signaling body shape, body position and movement, and muscle force. *Physiol Rev* 92:1651–1697.
- Ramachandran VS, Altschuler EL (2008) The use of visual feedback, in particular mirror visual feedback, in restoring brain function. *Brain Res* 132:1693–1710.
- Rafshauge KM, Fitzpatrick RC (1995) Perception of movement at the human ankle: effects of leg position. *J Physiol* 488:243–248.
- Romaiguère P, Vedel JP, Azuley JP, Pagni S (1991) Differential activation of motor units in the wrist extensor muscles during the tonic vibration reflex in man. *J Physiol* 444:645–667.
- Romaiguère P, Anton JL, Roth M, Casini L, Roll JP (2003) Motor and parietal cortical areas both underlie kinaesthesia. *Brain Res Cogn Brain Res* 16:74–82.
- Roll JP, Vedel JP, Ribot E (1989) Alteration of proprioceptive messages induced by tendon vibration in man: a microneurographic study. *Exp Brain Res* 76:213–222.
- Rosen B, Lundborg G (2005) Training with a mirror in rehabilitation of the hand. *Scand J Plast Reconstr Surg Hand Surg* 39:104–108.
- Rothgangel AS, Braun SM, Beurskens AJ, Seitz RJ, Wade DT (2011) The clinical aspects of mirror therapy in rehabilitation: a systematic review of the literature. *Int J Rehab Res* 34:1–13.
- Swinnen SP, Puttemans V, Vangheluwe S, Wenderoth N, Levin O, Dounskaia N (2003) Directional interference during bimanual coordination: is interlimb coupling mediated by afferent or efferent processes. *Behav Brain Res* 139:177–195.
- Swinnen SP (2002) Intermanual coordination: from behavioural principles to neural-network interactions. *Nat Rev Neurosci* 3:348–359.
- Talbot WH, Darian-Smith I, Kornhuber HH, Mountcastle VB (1968) The sense of flutter-vibration: comparison of the human capacity with response patterns of mechanoreceptive afferents from the monkey hand. *J Neurophysiol* 31:301–334.
- Teesdale N, Forget R, Bard C, Paillard J, Fleury M, Lamare Y (1993) The role of proprioceptive information for the production of isometric forces and for handwriting tasks. *Acta Psychol (Amst)* 82:179–191.

- Vedel JP, Roll JP (1982) Response to pressure and vibration of slowly adapting cutaneous mechanoreceptors in the human foot. *Neurosci Lett* 31:289–294.
- Weerakkody NS, Mahns DA, Taylor JL, Gandevia SC (2007) Impairment of human proprioception by high-frequency cutaneous vibration. *J Physiol* 581:971–980.
- Wells SW (1944) The demonstration of tonic neck and labyrinthine reflexes and positive heliotropic responses in normal human subjects. *Neurosci Lett* 99:36–37.
- Worringham CJ, Stelmach GE (1985) The contribution of gravitational torques to limb position sense. *Exp Brain Res* 61:38–42.
- Zampini M, Moro V, Aglioti SM (2004) Illusory movements of the contralesional hand in patients with body image disorders. *J Neurol Neurosurg Psychiatry* 75:1626–1628.

(Accepted 11 November 2014)
(Available online 27 November 2014)

Trying to Move Your Unseen Static Arm Modulates Visually-Evoked Kinesthetic Illusion

Morgane Metral^{1,3}, Baptiste Blettery², Jean-Pierre Bresciani⁴, Marion Luyat³, Michel Guerraz^{1,2*}

1 Laboratory of Psychology and NeuroCognition, UMR 5105 CNRS – University of Savoie, Chambéry, France, **2** Department of Psychology, University of Savoie, Chambéry, France, **3** Laboratory of Functional Neurosciences and Pathologies, EA 4559, Lille, France, **4** Department of Medicine, University of Fribourg, Fribourg, Switzerland

Abstract

Although kinesthesia is known to largely depend on afferent inflow, recent data suggest that central signals originating from volitional control (efferent outflow) could also be involved and interact with the former to build up a coherent percept. Evidence derives from both clinical and experimental observations where vision, which is of primary importance in kinesthesia, was systematically precluded. The purpose of the present experiment was to assess the role of volitional effort in kinesthesia when visual information is available. Participants ($n=20$) produced isometric contraction (10-20% of maximal voluntary force) of their right arm while their left arm, which image was reflected in a mirror, either was passively moved into flexion/extension by a motorized manipulandum, or remained static. The contraction of the right arm was either congruent with or opposite to the passive displacements of the left arm. Results revealed that in most trials, kinesthetic illusions were visually driven, and their occurrence and intensity were modulated by whether volitional effort was congruent or not with visual signals. These results confirm the impact of volitional effort in kinesthesia and demonstrate for the first time that these signals interact with visual afferents to offer a coherent and unified percept.

Citation: Metral M, Blettery B, Bresciani J-P, Luyat M, Guerraz M (2013) Trying to Move Your Unseen Static Arm Modulates Visually-Evoked Kinesthetic Illusion. PLoS ONE 8(11): e80360. doi:10.1371/journal.pone.0080360

Editor: Silvana Allodi, Federal University of Rio de Janeiro, Brazil

Received: August 13, 2013; **Accepted:** October 10, 2013; **Published:** November 11, 2013

Copyright: © 2013 Metral et al. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Funding: The authors have no support or funding to report.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

* E-mail: Michel.guerraz@univ-savoie.fr

Introduction

For spatial tasks, the central nervous system (CNS) tends to prioritize visual afferents over other signals in the spatial domain [1-3]. The strong weight allocated to visual inputs can mask the involvement of other afferent or efferent signals. For instance, in kinesthesia, the vibration-evoked kinesthetic illusion is abolished by the vision of a static vibrated arm in an illuminated environment [4,5]. The illusion is also suppressed if the reflection of a static arm which occupies the position of the masked vibrated arm is displayed using a mirror positioned in the midsagittal plane [6].

However, interaction between visual and other signals strongly depends on the sensorial context [5,7]. For instance, when the visual and proprioceptive (from muscle receptors) channels both convey signals of a moving arm, the different sensory signals can be combined in an additive way to offer a coherent percept of arm movement. In a series of experiments, Guerraz et al. [8] investigated kinesthetic illusion in both unimodal visual (mirror box paradigm) / proprioceptive stimulation (vibration paradigm) and bimodal conditions. In the unimodal visual condition, the participant's left arm, the image

of which was reflected in a mirror, was passively moved into flexion/extension. Unimodal proprioceptive stimulation consisted of vibration of either the biceps or triceps of the masked right arm. In both unimodal conditions, participants experienced kinesthetic illusions coherent with the sensory stimulation. In bimodal conditions, the visual and proprioceptive stimulations were either congruent (passive displacement of the left arm into extension / right arm biceps vibration) or opposite (eg. passive displacement of the left arm into extension / right arm triceps vibration). Interestingly, predicted illusions computed on the basis of those experienced in each unimodal condition was quite similar to and strongly correlated with the kinesthetic illusion experienced in the combined bimodal conditions, which was later confirmed by Tsuge et al. [8].

Clinical and experimental evidence attests that position sense and kinesthesia is not derived exclusively from afferent inflow (muscle, tactile and visual afferents [9-16]), but also from efferent outflow signals [17-19] originating from volitional efforts. Gandevia et al. [17] investigated the involvement of efferent signals (signal of motor command) in healthy participants transiently deprived of peripheral signal of position

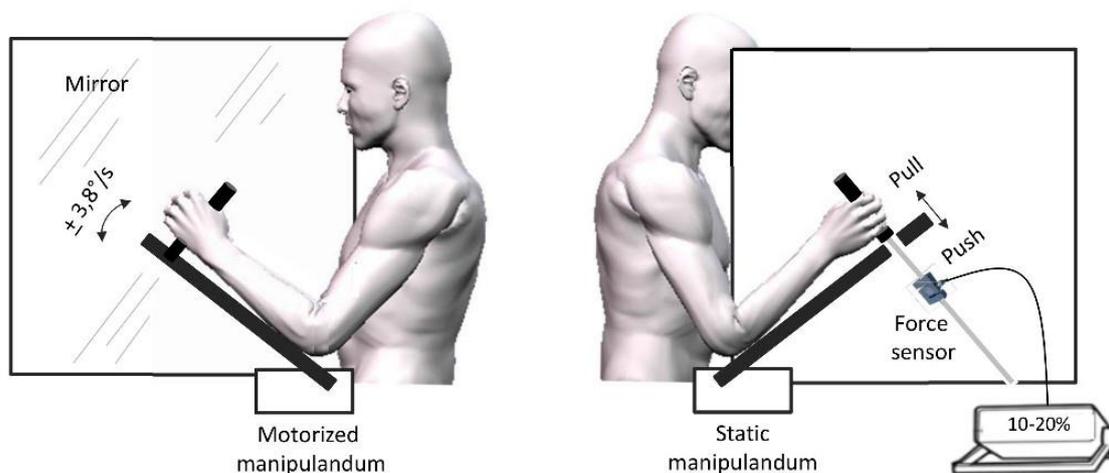


Figure 1. Experimental set-up. The left panel reflects the mirror side of the display with the motorized left hand. The right panel depicts the unseen static left arm (behind the mirror) on which participants exerted either pull/push effort or no effort.

doi: 10.1371/journal.pone.0080360.g001

and movement of one hand combined with the paralysis of that hand (by the use of ischemia). Results showed that attempted contraction strongly shifted the position of the "phantom" hand in the direction of the voluntary effort. Therefore, similarly to phantom kinaesthesia often reported by amputees [20], when it is the only available signal, the motor command strongly affects the position and movement sense. The involvement of efferent signals was later confirmed by Smith et al. [19] in more natural conditions, that is, when muscle proprioceptors are available but overt movement prevented. Although the distortion due to efferent signals was strongly reduced when muscle afferents were present (and contradictory), it was not abolished. The common feature of these experiments is that visual cues are systematically precluded. This can be easily understood considering the predilection for prioritizing visual afferents over other signals in many sensorial circumstances [1-3]. Therefore, although these results suggested a definite role of volitional effort (efferent signals) in kinaesthesia, it did not reveal whether they contributed when full afferent signals, including vision, are present. Using the mirror box paradigm, i.e., a sensorial context in which vision has been shown to interact with other signals [6], the present experiment tested whether visually-induced kinaesthetic illusions are modulated by volitional effort in condition of isometric contraction, either congruent or opposite to mirror reflection.

Method

1.1 Participants

Twenty healthy adult participants (11 females, 18 right-handed), ranging in age from 18 to 49 years ($m=26.6$ $SD=7.8$) participated in the experiment. None of the participants had a history of visual, proprioceptive or neuromuscular disease. All

volunteered and provided written informed consent prior to participating in the experiment. The experiment was performed in accordance to the ethical standards laid down in the 1964 Declaration of Helsinki and approved by the local ethics committee of the University of Savoie (UDS n° 2013025).

1.2 Material

Participants sat in front of a large custom built box. A mirror measuring 65 x 65 cm was positioned vertically in the middle of that box, with the reflective surface facing to the participants left arm and oriented parallel to his midsagittal axis (Fig. 1). Participants' forearms were positioned on each side of the mirror and were supported by two manipulanda devices positioned at 45° in the starting position. The distances between the manipulanda and the mirror were adjusted so that the mirror image of the left arm coincided with the position of the right arm. The manipulanda consisted in wooden arms mounted with handles on which participants positioned their forearms and hands. The left manipulandum was motorized (Low noise DC motor) and could rotate (via a remote controller) to move participant's left elbow into flexion or extension. Manipulandum rotation velocity was fixed at 3.8°/s. Participants' forearms were adjusted on the manipulandum so that the axis of rotation of the motorized device precisely coincided with the participant's elbow joint. Displacements of the manipulandum were recorded with an electromagnetic motion capture system (Polhemus Fastrak™, USA). A sensor was positioned on the device so that continuous signals (collected with a sampling frequency of 60 Hz) of the angles of the manipulandum were provided.

The right manipulandum was fixed. The handle was fixed to a tension and compression sensor force (TME, F501 TC) and could not move even in condition of maximal voluntary force.

This sensor was connected to a portable signal conditioner displaying the applied force in daN. This digital display was monitored online by the experimenter to control the force deployed by the participant (see procedure) but was not visible to the participant. EMG activities of the biceps and triceps brachii of the right arm were also recorded and analyzed offline to check for the pattern of EMG activity in the pull, push and rest conditions. EMG was recorded via surface electrodes placed with a 3cm inter-electrode distance longitudinally over the bellies of the muscles. A reference electrode was attached to a body area remote from the studied muscles. EMG data were sampled at 500 Hz with a Biopac device (Biopac systems Inc). Offline EMG analysis confirmed that participants exerted a limited force in the push and pull conditions as requested (see procedure); the mean integrated EMG of agonist muscles in the push (triceps) and pull (biceps) conditions were 12.4 % and 9 % of the maximal voluntary force (MVF) respectively. The mean integrated EMG activity did not exceed 2.5 % of MVF in the two antagonist muscles in the rest condition.

1.3 Procedure

Throughout the experiment, participants were required to look at the reflection of their left arm through the mirror orientated parallel to their midsagittal axis. Vision of the right arm was prevented. Both the right and left forearms were positioned at an angle of 45° to the horizontal prior to trial onset. Prior to experimental trials, participants were required to exert maximum force into flexion (Pull) or extension (Push) with their right arm against the unmovable handle/manipulandum. Based on this maximal effort into flexion and extension, they were trained to practice "Push" and "Pull" efforts with a force of an estimated 10-20% maximum effort. In experimental trials, following a baseline epoch of ~10s without any arm displacement, the left forearm could be passively moved for 10s at a constant velocity of 3.8°/s. Participants were instructed not to resist to this passive displacement. Three "Mirror movement" conditions were carried out: the left forearm, and therefore its reflection through the mirror, was passively moved either in "Flexion" (1), "Extension" (2), or remained "Static" (3). These three Mirror conditions were paired with three "Effort" conditions in a within subjects design: In the "Push" and "Pull" conditions, participants were required to either extend ("Push") or flex ("Pull") their right arm, to reach an effort of ~10-20% maximum. They exerted this effort on verbal instruction (start and stop) from the onset to the offset of left arm displacement. In the third condition, participants were required not to exert any force into flexion or extension ("Rest"). Each condition was repeated 3 times in pseudo-random order for a total of 27 trials per participant. Participants moved actively and synchronously their two arms into flexion-extension before each trial. This allowed the two arms to have a similar immediate history of contraction and length changes before trials [21,22].

1.4 Measure of kinesthetic illusion

Subjective report. During the trial, participants were required to verbalize when they felt their right arm started moving (illusory displacement). At the end of the trial, they were required to rank the direction (flexion or extension) and

speed of the felt displacement (illusion) of the right arm on a subjective scale ranging from 0 to 20 with steps of one. Zero corresponded to the absence of felt displacement of the referenced arm, ten being a felt displacement which velocity was equal to that of the passively moved left forearm. Twenty corresponded to a felt displacement which velocity was twice as important. Prior to the experiment, participants experienced trials with passive displacement of the left forearm to become familiar with subjective rating. This subjective rating was evaluated in a recent publication and it was shown to strongly correlate with judgment of position and velocity reproduced with the foot (see 6). Since in the present experiment participants were already engaged in a motor action (voluntary effort with the right forearm), foot adjustment was not considered. Illusions were quoted as positive when the felt displacement was in the direction of a flexion and negative when the felt displacement was in the direction of an extension.

1.5 Statistics

The χ^2 -test was used to compare the percentage of illusion occurrence in the different experimental conditions. When the left arm was static ("Mirror-static"), kinesthetic illusion occurred extremely rarely in the "Push" and "Pull" effort conditions (illusion occurred in only 4 out of 120 trials ~3%) and did never occur in the "Rest" effort condition. Therefore, those experimental conditions were not included in the statistical analyses. Accordingly, illusion intensity were analyzed using a 2x3 ["Mirror-movement" (Extension – Flexion) * "Effort" (Pull, Rest, Push)] repeated measures ANOVAs (within subjects design). Generalized eta square (η^2_G) was reported (See 23 for recommendation). The reported values are Huynh-Feldt corrected and post hoc tests were performed using Holm correction for multiple comparisons. Significance was set at 0.05.

Results

Occurrence of kinesthetic illusion

Kinesthetic illusion in the "Mirror-static" condition. As mentioned above, kinesthetic illusion occurred only on very rare occasions when the left arm (and its reflection through the mirror) was static, whether the effort of the right arm was "Pull" (1.6%), "Push" (1.6%) or "Rest" (0%).

Visually-induced kinesthetic illusion in the "rest" effort condition. Reflection of the passively moving left arm through the mirror often evoked kinesthetic illusions of right arm displacement in the same direction, that is, "mirror illusion". When participants were required to relax their right arm ("Rest"), mirror illusion occurred in 86% (52/60 trials), whereas they occurred in 83% (50/60 trials) of the trials when the arm was moved into flexion (mirror-flexion) and extension (mirror-extension), respectively. The difference did not reach significance ($\chi^2(1) < 1$ p>0.05). No illusion occurred in 12% and 15% of the trials in conditions of mirror-flexion and extension, respectively. Very few kinesthetic illusions which direction was opposite to visual stimulation were reported when the arm was moved either into flexion (mirror-flexion: 1.6%; 1/60 trials) or extension (mirror-extension: 1.6%; 1/60 trials).

Visually induced illusion in the "Pull" and "Push" effort conditions. As can be seen in Figure 2, the occurrence of visually induced kinesthetic illusion (mirror illusion) varied with Effort conditions. As compared to "Rest" (86%), when the left arm was moved passively into flexion (mirror-flexion), illusion occurrence decreased when participants were required to make an effort into extension ("Push" [opposite to mirror movement]: 60 %, $\chi^2(1)=9.6$ $p<0.01$) and increased when required to make an effort into flexion ("Pull" [congruent with mirror movement]: 98%, $\chi^2(1)=4.3$ $p<0.05$). Similarly, when the left arm was moved passively into extension (mirror-extension), the occurrence of mirror illusion tended to increase when participants were required to make an effort into extension ("Push" [congruent with mirror movement]: 93.3 %, $\chi^2(1)=2.2$ $p=0.15$, "Rest" = 83%) and decrease when required to make an effort into flexion ("Pull" [opposite to mirror movement]: 66%, $\chi^2(1)=3.6$ $p=0.05$). To sum up, visually driven illusion (mirror illusion) occurred in a high percentage of trials. In addition, the occurrence of mirror illusion increased when the effort was congruent with the passive displacement of the left arm (and its reflection through the mirror), and decreased when incongruent with this passive displacement.

In a few trials, participant reported kinesthetic illusions in the opposite direction to the passively moving left arm through the mirror. These kinesthetic illusions that were in the direction of effort, occurred only when effort was opposite to visual stimulation ("Pull – mirror-flexion" 8.33%, 5/60 & "Push – mirror-extension" 10%, 6/60).

Finally the highest percentage of trials in which no illusion was reported occurred when mirror movement and effort conditions were not congruent, that is in the "pull – mirror-extension" (23.3 %, 14/60 trials) and "push - mirror-flexion" (31.6%, 19/60 trials) conditions.

The occurrence of kinesthetic illusion (expressed in terms of frequency) for each experimental condition was reported in table 1. We also report in table 1 the frequency of participants that experienced either systematically or at least twice a kinesthetic illusion in the three trials per experimental condition.

Ratings of kinesthetic illusion (speed)

The ANOVA revealed a significant main effect of "Mirror-movement" ($F(1,19)= 99$ $p<0.01$ $\eta^2_G =.73$). Indeed, reflection of the passively moving left arm through the mirror evoked illusory extension of the right forearm in the "Mirror-extension" condition (quoted positively) and illusory flexion in the "Mirror-flexion" condition (quoted negatively). Although vision largely dominated the percept, the illusory displacement of the right arm was modulated by effort conditions ($F(2,38)=16.9$ $p<0.01$ $\eta^2_G =.15$) as depicted in Figure 3. As compared to the "Rest" condition, the right arm was perceived to move faster when the reflection of the moving left arm was congruent with the Effort produced in the right arm (Mirror-extension / Push and Mirror-flexion / Pull). In contrast, it was perceived as moving slower when the reflection of the moving left arm was incongruent with the Effort produced in the right arm (Mirror-extension / Pull and Mirror-flexion / Push). Post-hoc analysis showed that the mean kinesthetic illusion in the "Pull" condition differed significantly from the "Push" when the left arm was moved either into

flexion or extension ($p<0.05$). The difference between the "Pull" or "Push" conditions and the "Rest" condition did not systematically reach significance (Mirror-extension: Pull vs Rest $p>0.5$ – Push vs Rest $p>0.05$; Mirror-flexion: Pull vs Rest $p>0.5$ - Push vs Rest $p<0.01$). Finally, no interaction occurred between the "Mirror-Movement" and "Effort" factors ($F(2,38)=1.14$ $p>0.05$ $\eta^2_G =.01$).

In a supplementary analysis, within-subject rating variability was analyzed. For that purpose, the standard deviation was calculated for each participant in the different experimental conditions (on the basis of three trials per experimental condition). Data were then submitted to an ANOVA using a 2x3 ["Mirror-movement" (Extension – Flexion) * "Effort" (Pull, Rest, Push)] repeated measures. As can be seen in Figure 4, rating's variability increased when visual signals (reflection of left arm displacement) were opposite to volitional effort of the right arm and decreased when congruent. This is confirmed by the significant interaction between "Mirror-movement" and "effort" ($F(2,38) = 4.4$ $p<0.05$ $\eta^2_G =.04$). This effect was more pronounced when the mirror extension was concerned.

Discussion

In the present experiment, participants frequently reported illusory displacements of their right unseen forearm when looking at the mirror reflection of their passively moved left forearm (mirror illusion). This attests of the large involvement of visual afferents in kinesthesia and confirms previous observation [6]. Importantly, volitional efforts to move the right forearm while movement was prevented (isometric effort) affected both the occurrence and intensity of the mirror illusion.

Gandevia et al. [17] and Smith et al. [19] have elegantly demonstrated the involvement of volitional efforts in position sense and kinesthesia. These authors showed that although the magnitude of the bias in position sense attributed to the motor command is reduced in condition of intact proprioceptive afferents, it does not completely vanish (when compared to complete paralysis and anesthesia, e.g., due to ischemia). In these studies, the use of visual information was systematically precluded. In the present experiment, we assessed the contribution of volitional effort in kinesthesia when visual information is available. Our results show that when visual signals and volitional control were congruent, the occurrence of mirror illusion and its intensity increased as compared to conditions presenting the same visual information but in which no volitional effort was produced. When visual information and volitional effort were opposite, the occurrence and intensity of the illusion decreased. These results indicate that the CNS takes advantage of *all* available sources of information including motor signals in order to build a coherent percept of arm movement.

The way volitional control participates to kinesthetic perception is not straightforward. It has often been proposed to be useful to separate self-generated movements from those produced by an external agency [24,25] and therefore alleviate sensory ambiguities. Here, volitional control modulated both the occurrence and intensity of the mirror illusion. In addition, when volitional control was congruent with visual information,

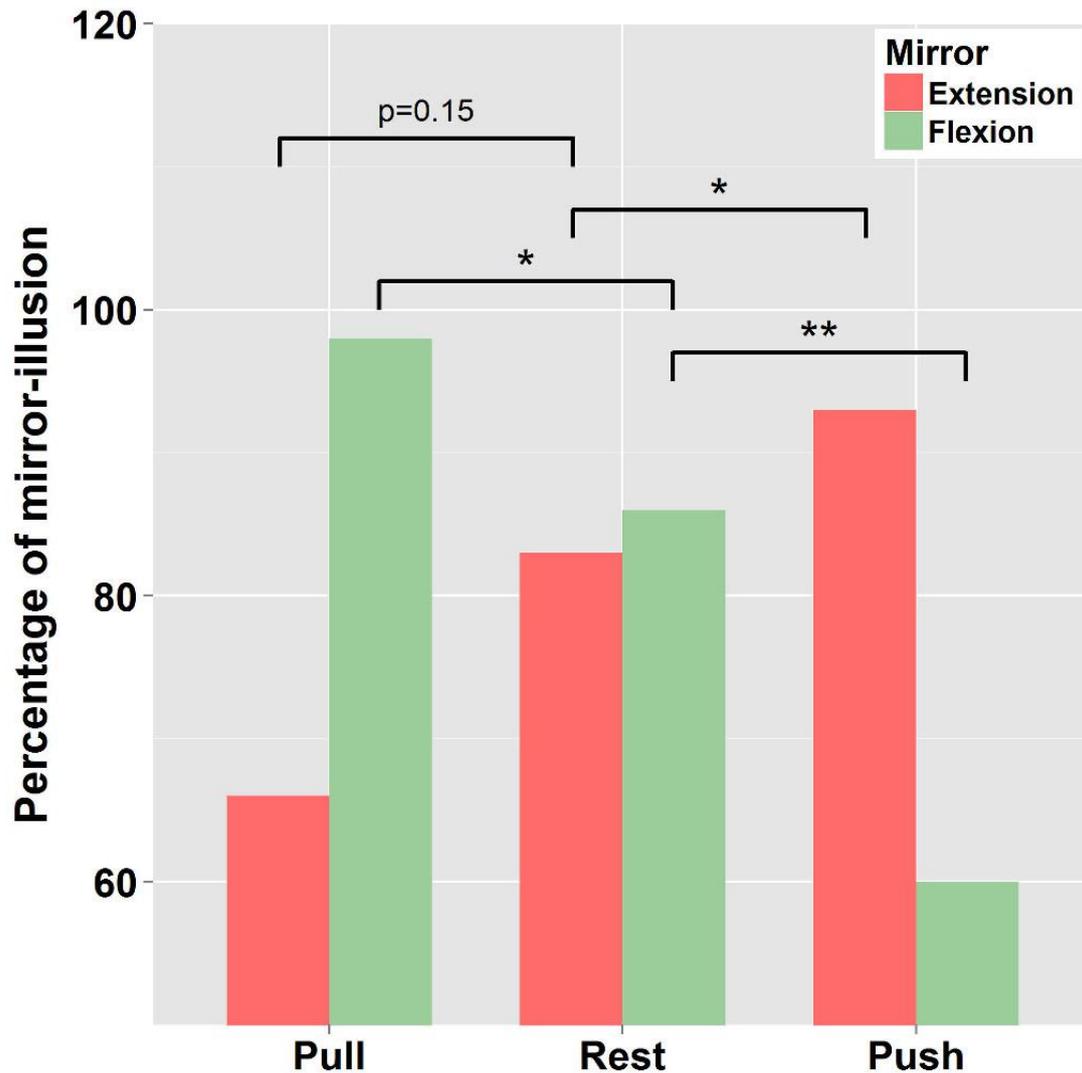


Figure 2. Occurrence of visually-induced kinesthetic illusion: Percentage of illusion occurrence with the passive displacement of the left arm in condition of mirror-flexion / mirror-extension in the three effort conditions (pull, rest and push). Asterisks indicate significance (* = $p < .05$, ** = $p < .01$).

doi: 10.1371/journal.pone.0080360.g002

the variability of the responses was reduced (rating's variability measured from one trial to another in a given experimental condition). This suggests that in condition of sensorial mismatch between visual and muscle proprioceptive signals, as in the mirror paradigm (visual signals of a moving arm & muscle proprioceptive signals of a static arm), the motor command either reinforce the trustworthiness of visual information when congruent, or weaken it when opposite.

Motor signals could therefore be integrated with sensory afferents and contribute to the final percept. Interestingly, in our experiment, the illusion was nearly systematically driven by the visual input. This suggests that the weight allocated to visual information was higher than that allocated to motor signals. This would be consistent with the high weight usually allocated to visual signals in spatial tasks [3], and would make much sense considering that motor signals are inherently ambiguous

Table 1. Upper table: Frequency of participants that experienced kinesthetic illusion in 3 or 2 trials over the 3 trials per experimental condition.

| Frequency of participants that experienced illusion 2 or 3 times out of 3 trials | | | |
|--|-------------|-------------|-------------|
| | Pull | Rest | Push |
| Extension | 0.75 | 0.9 | 1 |
| Static | 0.1 | 0 | 0.1 |
| Flexion | 1 | 0.9 | 0.7 |
| Frequency of illusion occurrence | | | |
| Extension | 66.6 | 83.3 | 93.3 |
| Static | 0.016 | 0 | 0.016 |
| Flexion | 0.983 | 0.86 | 0.6 |
| Mean intensity of kinesthetic illusion | | | |
| Extension | -3.7 (1.4) | -4.9 (1.25) | -6.2 (1.23) |
| Static | 0.16 (0.23) | 0 (NA) | -0.01 (0.2) |
| Flexion | 6.3 (1.24) | 5.7 (1.23) | 2.8 (1.6) |

Middle table: Frequency of kinesthetic illusion in the different experimental conditions. Lower table: Mean Intensity of kinesthetic illusion in the different experimental condition. Illusions were quoted as positive when the felt displacement was in the direction of a flexion and negative when the felt displacement was in the direction of an extension.

doi: 10.1371/journal.pone.0080360.t001

when kinesthetic perception is concerned. Indeed, motor commands do not systematically lead to overt movements and if so, the overt movement might well differ from the expected one as a consequence of external physical constraints for instance.

When the mirror reflected a static hand, isometric contractions did not trigger any illusion, suggesting that in this condition, the motor command was mostly ignored. As reported initially by Goodwin et al [4], vision of a static vibrated arm in an illuminated environment prevents vibration-evoked illusion to occur. Similarly, Gueraz et al [6] reported that the vibration-evoked kinesthetic illusion vanishes when participants saw the reflection of a static arm in lieu of the masked vibrated arm. Therefore, when the visual channel conveys signals of a static hand, at least when the visual context is sufficiently rich [5], the visual signal dominates the percept and both proprioceptive afferents and efferent signals can be largely ignored. The reasons of such dominance of visual signals likely stems from the high acuity of the visual system to detect motion (low

absolute threshold of visual motion detection). In that respect, the CNS likely gives priority to such highly reliable signals attesting of immobility of the arm (static arm condition) than to more labile proprioceptive signals [26] or inherently ambiguous motor signals.

It is difficult to allocate with certainty the significant effect of isometric contraction in our experiment to either the central command or its peripheral consequences. Isometric contraction is accompanied with i. shortening, though limited, of muscle fibers [27], ii. possible recruitment of spindle endings [28], iii. increased tension applied on the golgi organ tendons and iv. cutaneous pressure in the hand. Although the involvement of those afferent signals cannot be fully discarded, expectation based on the physiological properties of these afferents does not fit with our results. In condition of isometric contraction, changes in cutaneous pressure in the palm likely signal resistance to movement rather than movement per se what contrasts with the increased illusory displacement when the motor and visual signals were congruent. The involvement of spindle endings appears also unlikely. Indeed, Burke et al [28] reported that in condition of isometric contraction, spindle endings activity may occur as a consequence of fusimotor drive (if strength is superior to 1.5 Nm) but only in the homonymous muscle endings [28,29]. Although spindle activity is of primary importance in kinesthesia, increased activity is mainly associated with muscle lengthening. If involved, it would rather have reinforced the kinesthetic illusion when volitional effort was not congruent with visual inputs, and *vice et versa*, what is opposite to our results. Finally, tendon organs also increase their discharge during contraction [29]. Emerging data suggest that those organs contribute to proprioception but more precisely to the senses of effort and heaviness (see 30 for a review) rather than position and movement.

The present results tend to confirm the contribution of efferent signals to kinesthesia. Importantly, they show for the first time that when visual information is available, volitional effort signals interact with visual afferents to build a coherent percept. This interaction might be of interest in clinical practice, for instance with patients suffering from phantom pain. Indeed, volitional control could be combined with the classical mirror therapy, suggested to alleviate pain symptoms [31]. It may facilitate reanimation of lost phantom kinesthesia or help opening of the phantom hand in case of denching spasms for instance.

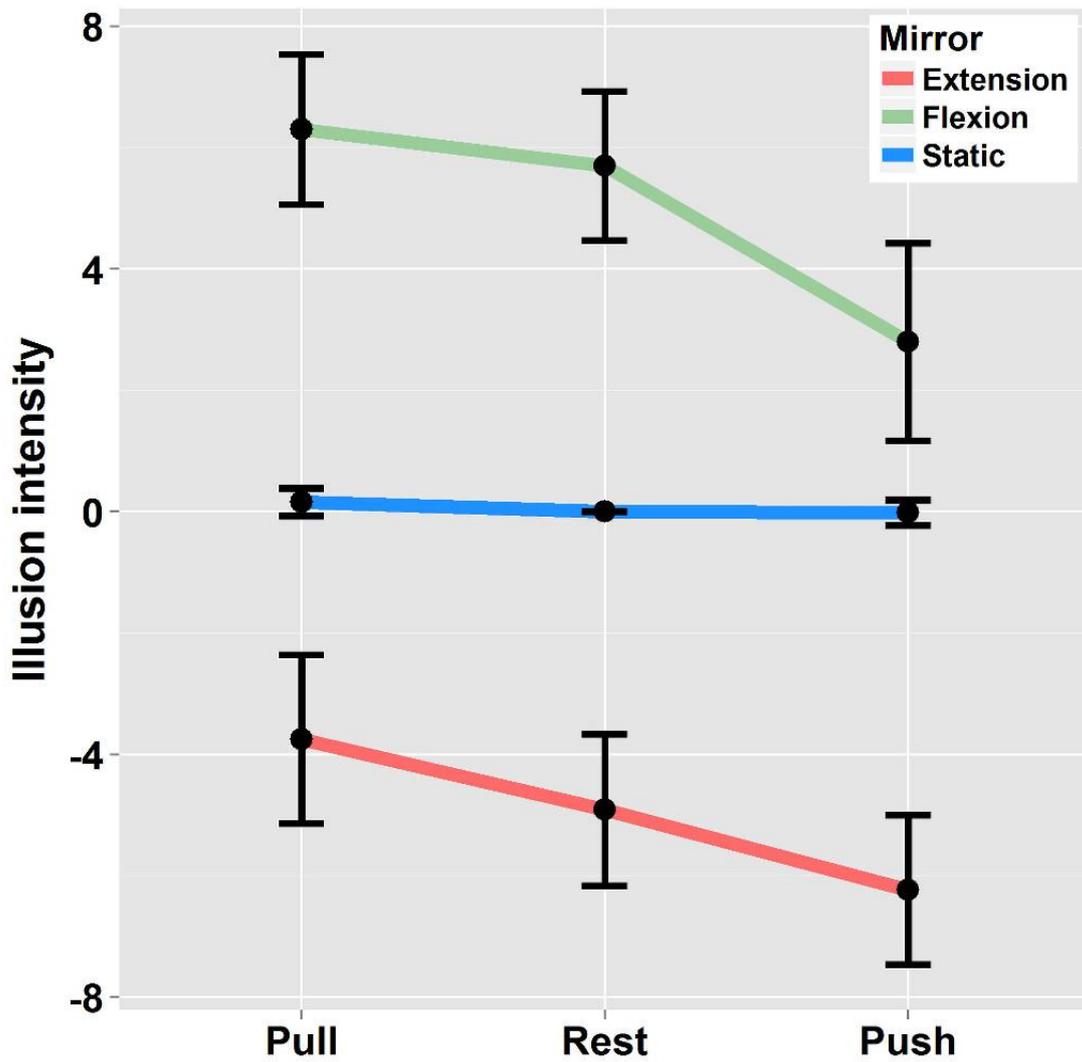


Figure 3. Illusion intensity: Ratings in condition of Mirror-flexion / Mirror-extension and static left arm in the three Effort conditions. Illusions were quoted as positive when the felt displacement was in the direction of a flexion and negative when the felt displacement was in the direction of an extension. Errors bars are interval confidence.
doi: 10.1371/journal.pone.0080360.g003

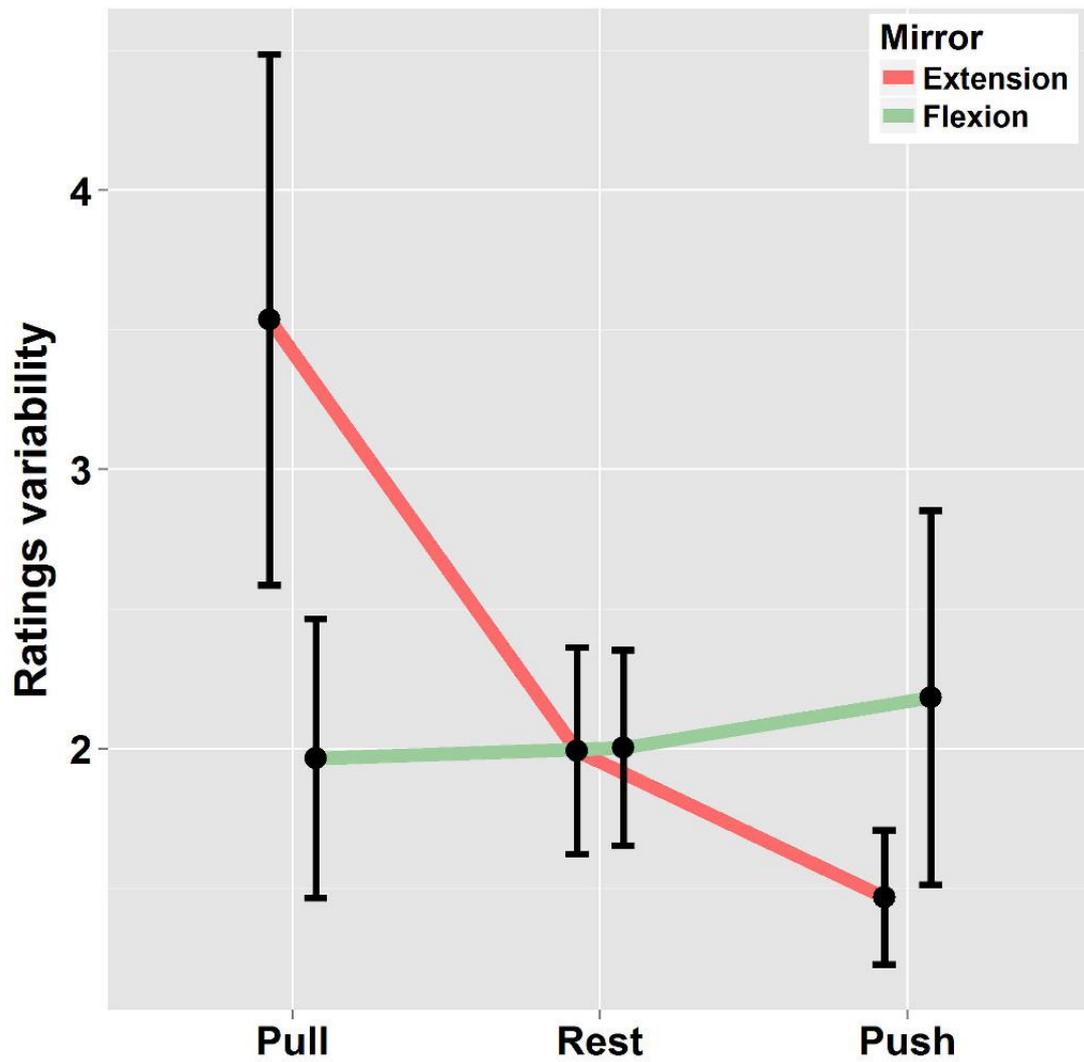


Figure 4. Standard deviation of ratings in condition of Mirror-flexion / Mirror-extension and static left arm in the three Effort conditions. Errors bars are interval confidence.
 doi: 10.1371/journal.pone.0080360.g004

Acknowledgements

We thank Alexandra Maillard for her help in data collection, Pierre Alain Barraud for technical assistance for the motorized manipulandum and Joel Crovella for English language editing.

Author Contributions

Conceived and designed the experiments: MM BB JPB ML MG. Performed the experiments: MM BB JPB ML MG. Analyzed the data: MM BB JPB ML MG. Contributed reagents/materials/analysis tools: MM BB MG. Wrote the manuscript: MM BB JPB ML MG.

References

- Hay JC, Pick HL, Ikeda K (1965) Visual capture produced by prism spectacles. *Psychon Sci* 2: 215-216.
- Van Beers RJ, Sittig AC, Gon JJ (1999) Integration of proprioceptive and visual position-information: An experimentally supported model. *J Neurophysiol* 81: 1355-1364. PubMed: 10085381.
- Bresciani JP, Drewing K, Ernst MO (2008) Human haptic perception and the design of haptic-enhanced virtual environments. *Springer Tracts in Advanced Robotics*. In: Bicchi A, Buss M, Ernst MO, Peer A. *The Sense of Touch and its Rendering: Progress in Haptics Research* p. 81-106.
- Goodwin GM, McCloskey DI, Matthews PB (1972) The contribution of muscle afferents to kinaesthesia shown by vibration induced illusions of movement and by the effects of paralysing joint afferents. *Brain* 95: 705-748. doi:10.1093/brain/95.4.705. PubMed: 4265060.
- Ladner JR, Taublieb AB (1984) Influence of vision on vibration-induced illusions of limb movement. *Exp Neurol* 85: 97-106. doi:10.1016/0014-4886(84)90164-X. PubMed: 6734787.
- Guerraz M, Provost S, Narison R, Brugnon A, violle S et al. (2012) Integration of visual and proprioceptive afferents in kinaesthesia. *Neuroscience* 223: 258-268. doi:10.1016/j.neuroscience.2012.07.059. PubMed: 22864182.
- Reichenbach A, Thielscher A, Peer A, Bühlhoff HH, Bresciani JP (2009) Seeing the hand while reaching speeds up on-line responses to a sudden change in target position. *J Physiol-London* 587: 4605-4616. doi:10.1113/jphysiol.2009.176362. PubMed: 19875067.
- Tsuge M, Izumizaki M, Kigawa K, Atsumi T, Homma I (2012) Interaction between vibration-evoked proprioceptive illusions and mirror-evoked visual illusions in an arm-matching task. *Exp Brain Res*, 223: 541-551. doi:10.1007/s00221-012-3281-7. PubMed: 23111431.
- Blanchard C, Roll R, Roll JP, Kavounoudias A (2011) Combined contribution of tactile and proprioceptive feedback to hand movement perception. *Brain Res* 1382: 219-229. doi:10.1016/j.brainres.2011.01.066. PubMed: 21276776.
- Blanchard C, Roll R, Roll JP, Kavounoudias A (2013) Differential contributions of vision, touch and muscle proprioception to the coding of hand movements. *PLOS ONE* 8(4): e62475. doi:10.1371/journal.pone.0062475. PubMed: 23626826.
- Bövinick M, Cohen J (1998) Rubber hands 'feel' touch that eyes see. *Nature* 391: 756. doi:10.1038/35784. PubMed: 9486643.
- Holmes NP, Crozier G, Spence C (2004) When mirrors lie: 'visual capture' of arm position impairs reaching performance. *Cogn Affect Behav Neurosci* 4: 193-200. doi:10.3758/CABN.4.2.193. PubMed: 15480925.
- Kavounoudias A, Roll JP, Anton JL, Nazarian B, Roth M et al. (2008) Proprio-tactile integration for kinesthetic perception: an fMRI study. *Neuropsychologia* 46: 567-575. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2007.10.002. PubMed: 18023825.
- Maravita A, Spence C, Driver J (2003) Multisensory integration and the body schema: close to hand and within reach. *Curr Biol* 13: R531-R539. doi:10.1016/S0960-9822(03)00449-4. PubMed: 12842033.
- Rothwell JC, Traub MM, Day BL, Obeso JA, Thomas PK et al. (1982) Manual motor performance in a deafferented man. *Brain* 105: 515-542. doi:10.1093/brain/105.3.515. PubMed: 6286035.
- Teasdale N, Forget R, Bard C, Paillard J, Fleury M et al. (1993) The role of proprioceptive information for the production of isometric forces and for handwriting tasks. *Acta Psychol* 82: 179-191. doi:10.1016/0001-6918(93)90011-F. PubMed: 8475765.
- Gandevia SC, Smith JL, Crawford M, Proske U, Taylor JL (2006) Motor commands contribute to human position sense. *J Physiol-London* 571: 703-710. doi:10.1113/jphysiol.2005.103093. PubMed: 16439427.
- Ansems GE, Allen TJ, Proske U (2006) Position sense at the human forearm in the horizontal plane during loading and vibration of elbow muscles. *J Physiol-London* 576: 445-455. doi:10.1113/jphysiol.2006.115097. PubMed: 16873408.
- Smith JL, Crawford M, Proske U, Taylor JL, Gandevia SC (2009) Signals of motor command bias joint position sense in the presence of feedback from proprioceptors. *J Appl Physiol* 106: 950-958. doi:10.1152/jappphysiol.91365.2008. PubMed: 19118155.
- Ramachandran VS, Hirstein W (1998) The perception of phantom limbs. *The D. O. Hebb lecture Brain* 121: 1603-1630.
- Gregory JE, Morgan DL, Proske U (1988) Aftereffects in the responses of cat muscle spindles and errors of limb position sense in man. *J Neurophysiol* 59: 1220-1230. PubMed: 3373276.
- Proske U, Morgan DL, Gregory JE (1993) Thixotropy in skeletal muscle and in muscle spindles: a review. *Prog Neurobiol* 41: 705-721. doi:10.1016/0304-0082(93)90032-N. PubMed: 8140258.
- Bakeman R (2005) Recommended effect size statistics for repeated measures designs. *Behav Res Methods* 37: 379-384. doi:10.3758/BF03192707. PubMed: 16405133.
- Guerraz M, Thilo KV, Bronstein AM, Gresty MA (2001) Influence of action and expectation on visual control of posture. *Brain Res. Cogn Brain Res* 11: 259-268. doi:10.1016/S0926-6410(00)00080-X.
- Matthews PBC (1988) Proprioceptors and their contribution to somatosensory mapping: complex messages require complex processing. *Can J Physiol Pharmacol* 66: 430-438. doi:10.1139/y68-073. PubMed: 3048612.
- Wann JP, Ibrahim SF (1992) Does limb proprioception drift? *Exp Brain Res* 91: 162-166. PubMed: 1301369.
- Griffiths RI (1991) Shortening of muscle fibres during stretch of the active cat medial gastrocnemius muscle: the role of tendon compliance. *J Physiol-London* 436: 219-236. PubMed: 2061831.
- Burke D, Hagbarth KE, Skuse NF (1978) Recruitment order of human spindle endings in isometric voluntary contractions. *J Physiol-London* 285: 101-112. PubMed: 154562.
- Edin BB, Vallbo AB (1990) Muscle afferent responses to isometric contractions and relaxations in humans. *J Physiol-London* 63: 1307-1313. PubMed: 2358878.
- Proske U, Gandevia SC (2012) The proprioceptive senses: their roles in signaling body shape, body position and movement, and muscle force. *Physiol Rev* 92: 1651-1697. doi:10.1152/physrev.00048.2011. PubMed: 23073629.
- Ramachandran VS, Altschuler EL (2008) The use of visual feedback, in particular mirror visual feedback, in restoring brain function. *Brain* 132: 1693-1710. doi:10.1093/brain/awp135. PubMed: 19506071.

Thèse de doctorat

Morgane METRAL

INTERACTION ENTRE LE SCHEMA CORPOREL ET LES COMPORTEMENTS MOTEURS DANS L'ANOREXIE MENTALE ET CHEZ LE SUJET SAIN

Résumé

Le schéma corporel est une représentation interne et dynamique du corps, de la morphologie, et des positions relatives des segments corporels. Celui-ci serait le support à partir duquel une motricité adaptée va pouvoir se mettre en place. L'objectif principal de ce travail doctoral était d'évaluer plus précisément cette intrication entre schéma corporel et comportements moteurs. Nous avons ainsi évalué à la fois l'effet de différentes distorsions du schéma corporel sur le comportement moteur, et inversement l'effet des comportements moteurs sur la modulation éventuelle du schéma corporel.

Tout d'abord, nous avons testé si la distorsion morphologique du schéma corporel rapportée récemment dans l'anorexie mentale avait un retentissement sur la locomotion des patientes, dans une tâche de passabilité d'ouvertures (Etude 1). Les patientes ont effectivement tourné leurs épaules pour des largeurs d'ouvertures qui, compte tenu de leur nouvelle morphologie, ne nécessitaient pas une telle contorsion. Des comportements moteurs identiques ont été observés chez une patiente ayant perdu massivement et rapidement du poids, mais sans souffrir d'anorexie mentale (Etude 2). Ces résultats dans leur ensemble soulignent la rigidité du schéma corporel face à des changements corporels majeurs, ainsi que son incidence forte sur le comportement moteur dans l'anorexie mentale.

Dans un deuxième temps, nous avons induit chez le sujet sain, grâce au paradigme miroir, souvent utilisé en réadaptation motrice, une distorsion entre schéma corporel et segments corporels, afin d'en évaluer les conséquences sur le comportement moteur volontaire (coordination bimanuelle, Etude 3) et involontaire (post-effet moteur, Etude 4). Les résultats de nos études font apparaître que la modulation des comportements moteurs dans le paradigme miroir serait plus liée aux afférences proprioceptives du bras face au miroir ou encore à une meilleure répartition des processus attentionnels, plutôt qu'à la distorsion du schéma corporel via le miroir.

Enfin, nous avons testé si les comportements moteurs, ou tout du moins l'intention motrice à l'origine, pouvaient en retour moduler le schéma corporel et le sens du mouvement (Etude 5). Les illusions de mouvement induites dans le paradigme miroir ont bien été modulées selon que l'intention motrice du bras soumis à l'illusion soit congruente ou non avec le sens du mouvement illusoire généré.

Compte tenu de l'implication de l'intention motrice dans la mise à jour du schéma corporel, nous suggérons que la prise en charge des troubles du schéma corporel (e.g. dans l'anorexie mentale), souvent basée sur une réadaptation visuelle de la représentation du corps, devrait être complétée par une remédiation sensori-motrice.

Mots clefs : schéma corporel, comportement moteur, anorexie mentale, paradigme miroir, kinesthésie